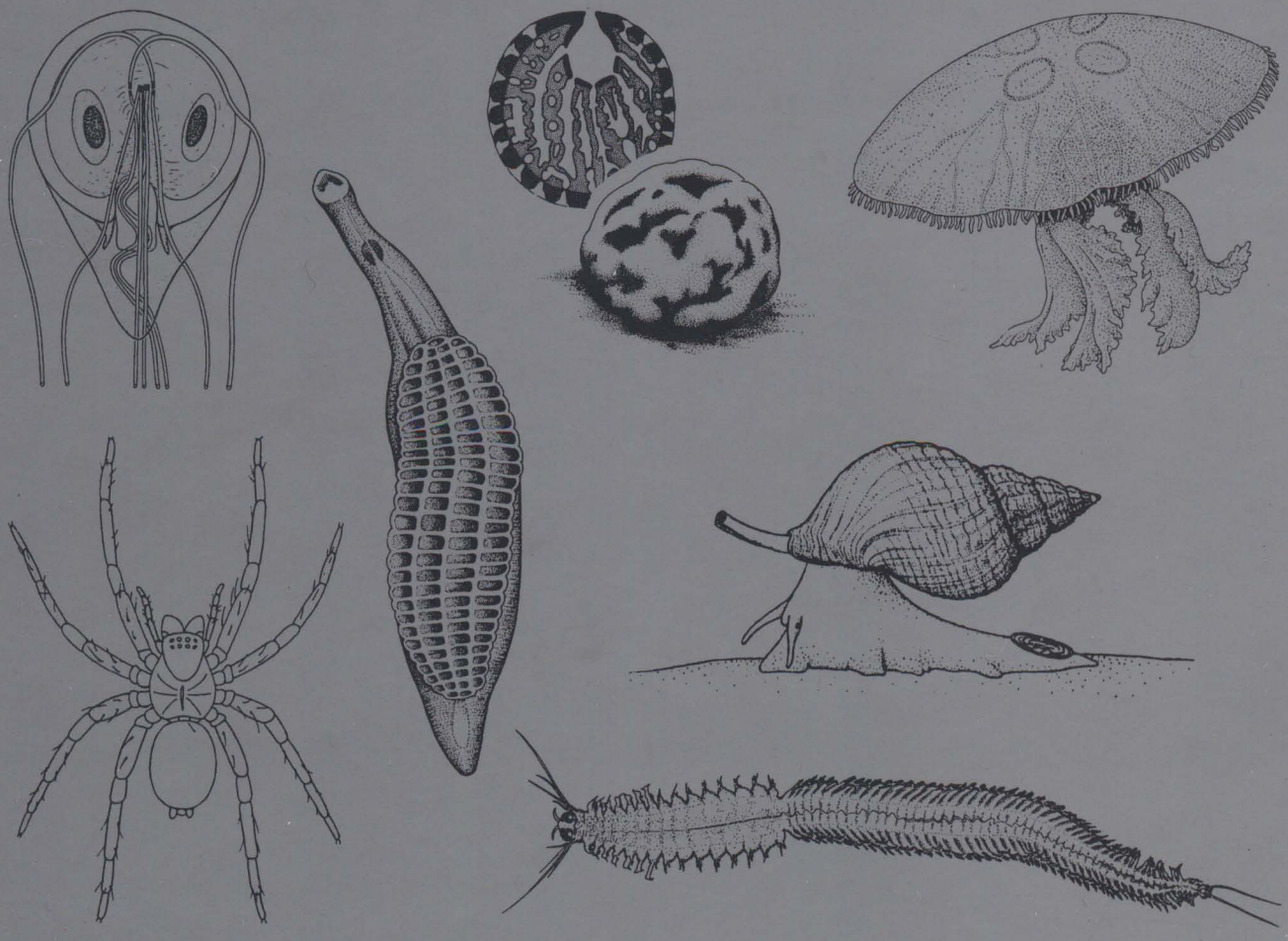
e-copy by API

ЗООЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

в двух томах

под ред. В. Вестхайде и Р. Ригера

Том 1: от простейших до моллюсков и артропод





http://jurassic.ru/

ЗООЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

в двух томах

под ред. В. Вестхайде и Р. Ригера

перевод с немецкого
под ред. проф. А.В. Чесунова

Товарищество научных изданий КМК
Москва ❖ 2008

http://Jurassic.ru/

ЗООЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Том 1: от простейших до моллюсков и артропод

под ред. В. Вестхайде и Р. Ригера

перевод с немецкого
под ред. проф. А.В. Чесунова

Товарищество научных изданий КМК
Москва ❖ 2008

http://Jurassic.ru/

УДК 592
ББК 28.6
З 852

ЗООЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ в двух томах. Том 1: от простейших до моллюсков и артропод. Под ред. В. Вестхайде и Р. Ригера. Пер. с нем. под ред. проф. А.В. Чесунова. М.: Т-во научных изданий КМК. 2008. iv + 512 + iv с.

Учебник и одновременно руководство по зоологии беспозвоночных. Перевод с немецкого издания 2003 г. На основании современных морфологических и молекулярно-филогенетических данных пересмотрена вся система животного мира. Описано строение, размножение и развитие, охарактеризована система, перечислены главнейшие представители всех беспозвоночных животных — от простейших до хордовых. Особое внимание уделено малым группам животного царства. Учебник богато иллюстрирован.
Для преподавателей, аспирантов и студентов биологических и экологических специальностей вузов, специалистов по зоологии беспозвоночных, а также для всех биологов, интересующихся современным состоянием зоологии.
Ил. 1172 (в двух томах).

Авторы: W. Dohle, P. Emschermann, K.-J. Götting, A. Goldschmid, H. Greven, G. Haszprunar, K. Hausmann, N. Hülsmann, H. Kapp, B. Klausnitzer, S. Lorenzen, H. Paulus, G. Purschke, R. Rieger, H. Ruhberg, A. Ruthmann, W. Schäfer, H.K. Schminke, W. Sterrer, J. McClintock Turbeville, R.van Soest, P. Weygoldt, W. Westheide, W. Xylander.

Переводчики: О.Н. Бёллинг (Кувардина), С.М. Ляпков, А.В. Михеев, О.Г. Манылов, А.А. Оскольский, А.В. Филиппова, А.В. Чесунов.

Главный редактор издательства: К.Г. Михайлов.

© 2004 Spektrum Akademischer Verlag GmbH, Heidelberg (Spezielle Zoologie. Teil 1: Einzeller und Wirbellose Tiere)
© 2008 Товарищество научных изданий КМК

ISBN 978-5-87317-491-1

http://jurassic.ru/

От издателя

С большой радостью представляю читателю руководство В. Вестхайде и Р. Ригера «Зоология беспозвоночных» (точное немецкое название — «Специальная (=Частная) зоология. Беспозвоночные»). Мне как зоологу (хотя и энтомологу) это особенно приятно. Преподаватели и студенты российских вузов столкнулись ныне с острой нехваткой современных руководств и учебников по зоологии беспозвоночных. К сожалению, отечественные авторы не спешат порадовать нас своими оригинальными творениями, а то, что выходит в качестве «оригинальных» учебников, основано на сильно устаревших к настоящему времени учебниках В.А. Догеля (для университетов; последнее издание — 1981 г.) и В.Ф. Натали (для педвузов; последнее издание — 1975 г.). Некоторые региональные издания совершенно недоступны в других городах России.

Единственное, что удалось сделать нашему издательству в этом направлении — это издать первую часть «Малого практикума по зоологии беспозвоночных» (2005, 2-е изд. — 2008). Это замечательное пособие написано авторами из Санкт-Петербургского государственного университета. Однако, вторая часть практикума до сих пор так и не написана.

Издательство «Академия» издаёт книгу Э.Э. Рупперта, Р.Д. Барнса и Р.С. Фокса «Зоология беспозвоночных» в четырёх томах. Два тома уже вышли весной 2008 г. Но, насколько мне известно от редакторов этого издания, текст книги оказался не всегда удовлетворительным даже в английском оригинале, и местами перевод пришлось буквально переписывать заново. Кроме того, основное внимание в этой книге уделено фауне Северной Америки, а не Евразии. В. Вестхайде и Р. Ригер делают акцент именно на европейской фауне. Жизненные циклы паразитов более подробно описаны именно в последнем руководстве. Малые группы животного царства также лучше освещены в руководстве Вестхайде и Ригера.

Работа над переводом «Зоологии беспозвоночных» В. Вестхайде и Р. Ригера была начата в 2004 г. и растянулась на долгие четыре года. За это время успело выйти новое немецкое издание, которое, к счастью, не очень сильно отличается от предыдущего.

Мы постарались не вносить больших изменений в текст книги, но кое-где это было совершенно необходимо. К сожалению, и в немецкий текст вкрались ошибки и недоработки, частично исправленные в новом немецком издании 2007 г. Оригинальное название «Частная зоология» стало ныне мало понятным для студентов и даже преподавателей вузов, поэтому я настоял на перемене названия. Я отказался также от исходного списка литературы на иностранных языках, поскольку эти издания совершенно недоступны в отечественных библиотеках.

Издание руководства в одном томе привело бы в появлению гигантского «кирпича» объёмом 942 страницы, крайне неудобного как для студентов, так и для преподавателей. Поэтому я принял решение разделить книгу на два тома, с сохранением сквозной нумерации страниц.

Над переводом работали семь переводчиков:

О.Н. Бёллинг (Кувардина) перевела разделы «Губки», «Тентакуляты», «Форониды», «Мшанки» и «Плеченогие».

О.Г. Манылов перевёл разделы «Метазоа (введение)», «Паразоа», «Плакозоа», «Мезозоа», «Двуслойные Эуметазоа», «Билатериа», «Спиралиа», «Плоские черви», «Гнатостомулиды», «Немертины», «Сипункулиды», «Камптозоа», «Эхиуриды», «Круглые черви», «Влолсатики», «Коловратки», «Скребни», «Киноринхи», «Приапулиды», «Лорициферы» и «Дополнения» (частично).

А.В. Михеев перевёл разделы «Членистые (введение)», «Членистоногие (введение)», «Онихофоры», «Тихоходки», «Эуартроподы», «Трилобиты», «Хелицеровые», «Мандибулата» и «Насекомые».

А.А. Оскольский перевёл вводные части, а также разделы «Одноклеточные», «Кишечнополостные», «Вторичноротые (введение)», «Щетинкочелюстные», «Полухордовые», «Иглокожие» и «Хордовые».

С.М. Ляпков перевёл раздел «Ракообразные».

А.В. Филиппова перевела раздел «Аннелиды».

А.В. Чесунов, помимо научного редактирования книги, перевёл раздел «Моллюски» и частично — «Дополнения». Он же сильно переработал переводы по аннелидам и насекомым.

Первоначально я хотел лично участвовать в переводе, и даже перевёл несколько страниц из раздела по хелицеровыми, но ввиду недостатка времени вынужден был отказаться от этой работы. Однако позднее я как минимум дважды прочитал весь перевод в корректуре и постарался, по мере своих сил, улучшить техническое оформление книги.

И.А. Жирков (Биологический факультет МГУ), помимо вёрстки книги, внимательно читал все предоставленные ему тексты и много сил уделил улучшению рисунков. Неоценимый вклад в улучшение перевода внёс А.В. Смирнов (Зоологический институт РАН), который взял на себя труд прочитать и переработать раздел по иглокожим. Е.Н. Темерева (Био-

http://Jurassic.ru/

логический факультет МГУ) постоянно консультировала нас и особенно помогла в работе над расшифровкой надписей на рисунках и подписей к ним. О.Г. Манылов, лично знакомый с ныне покойным Р. Ригером, принял особое участие в организации перевода. Л.Л. Случевская неформально подошла к общему редактированию книги. М.К. Леонтович приняла посильное участие в редактировании и вёрстке книги. Очень полезными оказались советы заведующего кафедрой зоологии беспозвоночных МГУ, члена-корреспондента РАН В.В. Малахова. Всем этим лицам я выражаю свою глубокую признательность.

Особую благодарность хочу выразить А.Б. Цетлину (Биологический факультет МГУ) и К.В. Макарову (Московский педагогический государственный университет), вдохновивших меня на организацию перевода руководства В. Вестхайде и Р. Ригера. Без их рекомендаций эта книга никогда не увидела бы свет.

К.Г. Михайлов, издатель

http://jurassic.ru/

Предисловие к русскому переводу

Долгие годы традиционно основным пособием по зоологии беспозвоночных в советских и российских университетах был очень удачный учебник В.А. Догеля, многократно дополнявшийся и улучшавшийся. Однако последнее, седьмое издание под редакцией Ю.И. Полянского вышло ещё в 1981 г. С тех пор в зоологии произошли масштабные изменения. Открыто множество новых групп организмов, иногда очень высокого таксономического ранга — ремипедии, лорициферы, циклиофоры, микрогнатозои. Методами электронной микроскопии, иммуноцитохимии, конфокальной микроскопии получено множество новых данных по анатомии и тонкой морфологии тканей практически всех групп животных, в результате чего появилось новое понимание функционирования и значения межклеточного вещества (матрикса), ресничного эпителия, прото- и метанефридиев, кровеносной системы, эволюции целомической выстилки. В результате новых фактов кардинально пересмотрены родственные отношения внутри групп книдарий, плоских червей, аннелид, первичнополостных червей. За прошедшие годы несколько раз кардинально менялась система протистов, а вместе с ними всех эукариот. Основным методом выявления филогенетических отношений стало сравнение нуклеотидных последовательностей медленно и быстро эволюционирующих участков генома, а господствующей идеологией систематической биологии стал кладизм. Все эти новые данные и концепции ещё не попали в российские учебники.

«Зоология беспозвоночных (Специальная зоология. Беспозвоночные)» ныне является основным современным учебником зоологии в университетах Германии и германоязычных стран. Первое издание учебника вышло в 1996 г. Переиздание, с небольшими исправлениями и дополнениями, суммированными в отдельной главе в конце книги, появилось в 2003 г. Именно с этого варианта сделан настоящий перевод. Наконец, в 2007 г., когда работа над нашим переводом подходила к концу, появилось второе издание «Зоологии беспозвоночных», увеличенное в объёме до 976 страниц (от исходных 909); во втором издании все дополнения вставлены в основной текст.

Отдельные главы написаны авторитетными специалистами по конкретным группам беспозвоночных, в основном это немецкие профессора. Однако трудами редакторов, очень известных зоологов Вилфрида Вестхайде и недавно ушедшего из жизни Райнхарда Ригера, учебник строго выдержан едином стиле.

Для российского читателя учебник непривычен, прежде всего, отказом от традиционных формальных таксономических категорий — типа, класса, отряда и т.д. Принятие безранговой номенклатуры связано с тем, что жёсткие категории плохо совместимы с принципом построения системы на основе филогении. Так, понятно, что, например, различия между традиционными «классами» позвоночных и «классами» каких-нибудь жгутиконосцев будут совершенно несопоставимы по геному, по уровню расхождения ветвей на кладограмме, по геологическому времени расхождения от общих предков. Недостатками формальных категорий высших таксонов является также и то, что они в большинстве установлены давно и без каких-либо общих правил (субъективно), и то, что число традиционных категорий недостаточно для выражения многообразия отношений родства в рамках филогенетической системы. Поэтому вместо рангов в учебнике приняты «ступени»: названия таксонов разных групп различаются по номерам глав, величине абзацного отступа, по размеру и жирности шрифта. Мы сознаём недостатки такого обозначения: если в полиграфическом виде разница между ступенями более или менее понятна, то это крайне неудобно в устной речи. В дискуссиях, докладах, на лекциях придётся постоянно как-то более многословно оговаривать позицию каждого таксона на филогенетическом дереве.

Большое достоинство учебника — внимание к малым группам животного царства. На рассмотрение групп сравнимого таксономического ранга отводится примерно равный объём, независимо от их видового богатства, экологической роли или экономического значения.

Вряд ли этот книга может служить основным учебником для студентов I курса — она слишком велика и сложна, чтобы быть прочитанной и усвоенной за небольшое время перед экзаменом. Однако это прекрасное справочное пособие для преподавателей, аспирантов, продвинутых и заинтересованных студентов, всех биологов, интересующихся современным состоянием зоологии.

А.В. Чесунов

http://jurassic.ru/

http://jurassic.ru/

Предисловие

Описание многообразия животных организмов и их жизненных форм, знакомство с планами строения и функциональными механизмами, отнесение к уровням организации и к естественным группам в эволюционной системе — современному каталогу разнообразия живых существ, приводящему в обозримый порядок 1,2 миллиона видов, — это нелёгкие задачи для учебника, который, с одной стороны, должен быть достаточно обширным по охвату материала, а с другой — всё же доступным обозрению, легко читаемым и хотя бы частично усваиваемым студентами. Прототипом, на структуру которого мы ориентировались, был том по систематике из учебника зоологии Вурмбаха [Wurmbach], переработанный Рольфом Зивингом [Rolf Siewing] в 1985 г.; из-за ранней смерти редактора его новые издания не выходили, и лишь наша книга призвана стать его преемницей. Таким образом, мы переняли концепцию Зивинга, согласно которой отдельные главы должны быть написаны компетентными, главным образом, немецкоязычными специалистами по соответствующим группам животных. При 25 авторах, однако, есть явный риск утраты однородности учебника. А потому и наша переработка не позволяет достичь полной соразмерности отдельных глав, сосредоточения внимания на одних и тех же моментах содержания, а также стилистического единства текста и иллюстраций; мы отчасти намеренно оставляем индивидуальные особенности отдельных глав, которые, по нашему мнению, придают этой книге особый стиль. К таким неоднородностям текста принадлежат, конечно же, различия в глубине изложения функциональной морфологии (т.е., собственно, одной из концептуальных основ замысла нашего учебника) при характеристиках планов строения и жизненных проявлений у отдельных таксонов. Остаться в этом достаточно последовательными, как мы полагаем, нам не удалось отчасти из-за различий в уровне изученности разных групп. В том, что касается числа страниц и изображений, мы — как и Зивинг — серьёзно намеревались уделить особое внимание малым группам, значение которых для понимания системы в большинстве случаев не меньше, чем у крупных таксонов, насчитывающих много видов. Напротив, многообразие форм больших групп, например Ciliophora, Mollusca или Insecta, мы могли отразить лишь обзорно, поэтому огромное богатство сведений по морфологии и биологии их видов было представлено лишь в весьма малой мере. Мы посчитали это оправданным, поскольку крупным таксонам посвящено много научной и популярной литературы.

Формальное изложение **систематического деления** на последовательно филогенетической основе — пожалуй, самая трудная проблема, которая встала перед нами при создании этой книги (вероятно, это проблема вообще любого учебника систематики). Полностью отказываясь от классических категорий линнеевского иерархического порядка, мы следовали уже давно заявленному требованию филогенетической систематики, осуществление которого для большинства читателей ещё не вошло в привычку. Тем не менее, важнейшие основания для этого кажутся нам убедительными: (1) Приписывание надвидовых таксонов к категориям — дело произвольное, не подчиняющееся каким-либо правилам; из-за этого одни и те же таксоны в разных системах могут быть отнесены к разным (иногда сильно различающимся) категориям. (2) Одинаковые категории создают видимость соответствия рангов, хотя такое соответствие между различными группами на самом деле не соблюдается. (3) Число общеупотребительных названий категорий было бы недостаточным для того, чтобы, следуя филогенетическим принципам, упорядочить хотя бы часть организмов. Широкое использование альтернативной формы представления системы оказывается, однако, столь же малопрактичным. Это относится к строгому применению нумерического принципа, а также к принципу «последовательного включения» сестринских групп одного ранга: маркирование таксонов посредством одной лишь нумерации привело бы к длинным и совершенно невнятным рядам цифр. Правда, принцип обозначения, отражающий включение таксонов, очень привлекателен; простейшим способом он позволяет ввести последовательную иерархическую субординацию. Этот принцип, однако, может наглядно использоваться лишь в тех случаях, когда схема систематического деления не превышает одну страницу. Для всей системы или для её крупных частей он кажется нам непригодным. Кроме того, если применять такой принцип, то надписи внутри текстов не смогут явно показывать систематическое деление. Следовательно, для его последовательного введения необходимо полное расчленение всей совокупности организмов на сестринские группы, которое пока может быть разработано не для всех разделов системы.

Эти трудности — как и тот факт, что крупные части системы в настоящее время все ещё остаются дискуссионными, — позволяют проводить формальное систематическое деление, основываясь на различных принципах.

В основу выделения самых крупных групп мы положили значимые организационные и функциональные ступени эволюции: (1) Одноклеточная организация (**«Одноклеточные Eukaryota»**) — много-

http://Jurassic.ru/

клеточная организация (**Metazoa**); (2) среди Metazoa: **Parazoa** — **двуслойная организация** («**Coelenterata**») — **трехслойная организация** (**Bilateria**); (3) последние подразделяются нами на **Spiralia** — **Nemathelmintes** — **Tentaculata** — **Deuterostomia**. Внутри этих крупных групп последовательно рассматриваются субтаксоны с характерными и отчетливо обособленными планами строения — «типы» многих традиционных систем. Лишь для их выделения мы применяем числовые обозначения, которые, однако, не превышают четырёх уровней и лишь частично отражают принцип филогенетической субординации. Там, где для крупных групп требовалось дальнейшее расчленение, оно показывалось с помощью различных шрифтов и положений для названий таксонов. Для того чтобы ещё более прояснить предполагаемые филогенетические отношения, графически изображали в виде родословных деревьев с важнейшими апоморфиями и частично обсуждали в тексте.

Ископаемые таксоны не были учтены ни при построении филогенетических деревьев, ни при выделении посредством числовых обозначений. Вообще, мы представляем только такие ископаемые группы, которые по существенным признакам отличаются от современных таксонов, кажутся важными для обсуждения филогенетических вопросов и притом могут считаться относительно хорошо изученными; их выбор не претендует на полноту. Описания ископаемых (в отличие от рецентных) групп в тексте визуально выделены серым растровым фоном.

Совершенно по-новому были систематизированы **одноклеточные**; вероятно, в учебниках специальной зоологии пока нет аналогов подобной системы. Тут нам нелегко дался отказ от таких хорошо знакомых группировок, как, например, «жгутиконосцы», «амёбы» или «корненожки», или же отнесение других таксонов к совершенно иным филогенетическим позициям. Изобилие новых морфологических — прежде всего ультраструктурных — и молекулярных данных потребовало, однако, совсем новой систематической концепции, которая в будущем предположительно претерпит ещё отдельные изменения, но должна быть прочной в своих основах. Эта концепция отказывается также от традиционного разделения организмов на растительные и животные на уровне одноклеточных. Мы постулировали поэтому значительную общность одноклеточных эукариот, включая те таксоны, которые содержат только фотоавтотрофные виды и традиционно продолжают включать в учебники ботаники; такие группы, однако, рассматривались более кратко или лишь упоминались. По разным причинам, в том числе из-за традиционно устоявшейся принадлежности «протозоологии» к специальной зоологии, мы всё же не смогли решиться на, вероятно, самую последовательную трактовку этой проблемы, то есть на полное исключение одноклеточных и ограничение понятия «животное» лишь представителями Metazoa; при этом учебник должен был бы начинаться с Porifera.

Характерной особенностью учебника Зивинга было отнесение всех Bilateria к единой ветви или разделу [Phylum] «Coelomata» и выделение в его составе трёх подразделов [Subphyla]: Archicoelomata, Chordata и Spiralia. Размещение хордовых (включая позвоночных) в средней части системы (а также и учебника) нашло мало сочувствия. Несомненно, разделение Bilateria на крупные группы является одной из труднейших и наиболее дискуссионных проблем филогенетики, для которой мы здесь не можем предложить убедительного решения. Поэтому мы снова расположили субтаксоны билатерий в традиционной последовательности, которая тем не менее частично подтверждается современными, хотя обычно и незавершёнными молекулярными исследованиями: Spiralia — Nemathelminthes — Tentaculata — Deuterostomia. Таким образом, Vertebrata (Craniota) возвращаются в конец системы. Правда, по ряду причин мы склонялись к тому, чтобы отделить позвоночных от «одноклеточных» и «беспозвоночных»: это разделение дается как само собой разумеющееся в учебниках из англо-американского региона и часто подобным же образом осуществляется в практике преподавания в немецкоязычных университетах. Позвоночным будет посвящён второй том этой книги, который выйдет позже. В нём также должен быть обзор методов филогенетической систематики, особенно позвоночные.

Монофилия **Nemathelminthes** и их положение в системе уже давно остаются проблематичными. В отличие от большинства других учебников, здесь они располагаются вслед за Spiralia. Традиционное помещение немательминтов возле Plathelminthes и Nemertini нам кажется не вполне верным: рядом с плоскими червями и немертинами лучше поставить более родственные им группы. В настоящее же время родственные связи немательминтов выглядят совершенно неопределёнными. Выведение различных способов дробления Nemathelminthes от спирального дробления кажется нам недостаточно обоснованным; нет и сильных аргументов, подтверждающих сестринские отношения отдельных таксонов Nemathelminthes со Spiralia на основе морфологических признаков. Тесное родство возможно лишь между гнатостомулидами и коловратками, о чем свидетельствуют совпадения в строении их жевательного аппарата. Происхождение Spiralia и Nemathelminthes от предка, общего только для них, пока является гипотезой.

http://jurassic.ru/

Подобно систематизации Bilateria, выделение групп предковых Metazoa (Porifera, Placozoa, «Mesozoa», Cnidaria и Ctenophora) строго по принципам филогенетической систематики — предмет напряженных дискуссий. Здесь систематическое изложение в основном придерживается уровней организационной и функциональной дифференциации этих таксонов, что проявляется прежде всего в гистологии и цитологии их представителей. Данные, полученные в результате ультраструктурных и молекулярно-биологических исследований последних лет, позволили получить, однако, множество данных, которые позволяют нам создать всё более реалистичные картины эволюции животных организмов от одноклеточности через примитивные объединения клеток и организмы с эпителиеподобными структурами к таким формам организации, которые имеют настоящие эпителии и органы. В центре внимания этих концепций находится значение экстрацеллюлярного (внеклеточного) матрикса и его структурных элементов (а также межклеточных контактов) для интеграции клеток и поддержания постоянства формы многоклеточных животных.

В тех случаях, когда вокруг филогенетической системы идут особенно острые дискуссии и выдвигается несколько достаточно обоснованных гипотез, мы приводим, по меньшей мере, два альтернативных эволюционных древа. Тем самым мы стремимся продемонстрировать заинтересованному студенту, что во многих разделах системы ещё есть место для филогенетических поисков, и отметить те из них, для которых современные исследования были бы особенно нужны. Конечно же, мы, как и некоторые из наших коллег-авторов, имеем свои представления по вопросам филогенетики — и они отражены во всей книге или же в её отдельных главах. Нашей задачей было, однако, не допускать бездискуссионных и аподиктических гипотез, касающихся некоторых крупных противоречий зоологической систематики. Морфологию и систематику следует представлять не как завершённые зоологические дисциплины, но как чрезвычайно динамичные области, нуждающиеся в новых исследованиях. На то, какие неожиданные и волнующие открытия все ещё могут быть сделаны при проведении систематико-морфологических исследований, показывают, например, многие новые виды, найденные за последние годы, вплоть до недавно описанного *Symbion pandora*. Этот вид нельзя отнести ни к одному из уже установленных высших таксонов, поэтому первооткрыватели симбиона Функ (Funch) и Кристенсен (Kristensen) ввели для него новый таксон **Cycliophora** (см. рисунок на обложке [немецкого издания]). По заказу издательства учебник должен быть не дискуссионной книгой, провоцирующей «филогенетические бои», — в нём предполагается отразить лишь умеренные изменения традиционной системы, чтобы, помимо прочего, облегчить студентам переход от других учебников зоологии. По этой причине мы отказались от замысла элиминировать все группировки, считающиеся парафилетическими. Они сохранены прежде всего там, где их до сих пор не удаётся убедительно разделить на монофилетические таксоны; такие группировки обозначены кавычками («»). Кроме того, предположительно полифилетические группировки оказалось необходимо сохранить лишь для одноклеточных эукариот; при этом речь идёт о традиционных группах (обозначенных звёздочкой *), разделить которые не удаётся до сих пор.

Давая обзоры анатомических, гистологических, микроанатомических и цитологических признаков, мы хотим продемонстрировать, что областью морфологии служит анализ структур самых разных размеров — вплоть до органических макромолекул. В филогенетической систематике морфологические признаки противопоставляются результатам анализов последовательностей ДНК и РНК, однако удовлетворительно строить филогенетические деревья в будущем позволит лишь глубокое знание обоих комплексов данных и понимание содержательных различий между ними.

Конечно же, из-за своего объёма эта книга больше, чем просто учебное пособие. Мы надеемся, что она также станет справочником для студентов и, возможно, некоторых зрелых зоологов, а кто-нибудь уже после (или ещё до) сдачи экзаменов будет читать её просто ради интереса. Этому должно способствовать и обилие рисунков и фотографий, многие из которых — оригиналы. Мы понимаем их как приглашение к «чтению взахлёб», или, выражаясь вслед за авторами 33-го издания учебника Страсбургера (Strasburger, Lehrbuch der Botanik, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, New York, 1991), как «часто недооцениваемый метод играючи приблизиться к сложным материям». Именно на отбор и подготовку иллюстраций мы вместе с нашими коллегами-авторами затратили особенно много времени и умственных усилий; всё же глаз — это важнейшее окно, через которое морфолог и систематик получают информацию. Наряду с классическими схемами планов строения и традиционными зоологическими рисунками общего вида [Habitusbildern], были использованы и ультраструктурные изображения, сделанные на сканирующем и трансмиссионном электронных микроскопах; они показывают важнейшие результаты, полученные этими методами за последние 25 лет.

Специальная зоология — это та часть научной зоологии, которая главным образом занимается

http://jurassic.ru/

«species», т.е. видами. Соответственно учебник может быть посвящён не только планам строения, эволюционной истории и основным особенностям надвидовых таксонов, но также может уделять внимание отдельным видам. Мы приняли это в расчёт, упоминая отдельные виды после обсуждения таксонов; прежде всего, приводятся названия и краткие характеристики видов фауны Германии. Последние помечены звёздочкой (*) перед их родовым названием.

Одинадцать авторов учебника уже участвовали в книге Вурмбаха и Зивинга, четырнадцать авторов присоединились позже. Всем нашим коллегам-авторам мы выражаем особенную благодарность, прежде всего за ту доброжелательность, с которой они воспринимали наши представления и пожелания. В создании этого учебника с готовностью участвовало чрезвычайно большое число коллег и сотрудников, подчас затрачивавших на это немало сил и труда; здесь мы их от всего сердца благодарим за их неоценимый вклад самого разного рода. Так, отдельные части этой книги критически просмотрели:

Проф. Ф.Г. Барт (Prof. Dr. F.G. Barth), Вена; проф. Б. Дарнхофер-Демар (Prof. Dr. B. Darnhofer-Demar), Регенсбург; проф. В. Доле (Prof. Dr. W. Dohle), Берлин; проф. А. Фишер (Prof. Dr. A. Fischer), Майнц; проф. Х. Флюгель (Prof. Dr. H. Flugel), Киль; д-р Х. Форстнер (Dr. H. Forstner), Инсбрук; проф. С. Гелдер (Prof. Dr. S. Gelder), Преск Айл (Presque Isle); проф. А. Гольдшмид (Prof. Dr. A. Goldschmid), Зальцбург; проф. В. Хаас (Prof. Dr. W. Haas), Бонн; проф. Д. Хаспрунар (Prof. Dr. G. Haszprunar), Мюнхен; проф. Т. Хольштайн (Prof. Dr. T. Holstein), Франкфурт-на-Майне; д-р П. Кестлер (Dr. P. Kestler), Оснабрюк; д-р. В. Косте (Dr. W. Koste), Квакенбрюк; проф. О. Краус (Prof. Dr. O. Kraus), Гамбург; магистр П. Ладурнер (Mag. P. Ladurner), Инсбрук; проф. С. Лоренцен (Prof. Dr. S. Lorenzen), Киль; проф. К. Меркель (Prof. Dr. K. Märkel), Бохум; д-р Э. Мейер (UD Dr. E. Meyer), Инсбрук; Х. Мозер (UD Dr. H. Moser), Инсбрук; проф. Моштлер (Prof. Dr. Mostler), Инсбрук; д-р Б. Нойхаус (Dr. B. Neuhaus), Берлин; д-р К. Норенья-Янсен (Dr. C. Noreña-Janssen), Мадрид; д-р Г. Пуршке (Dr. G. Purschke), Оснабрюк; проф. К. Роде (Prof. Dr. K. Rohde), Армидэйл; проф. Шедл (Prof. Dr. Schedl), Инсбрук; проф. М. Шлегель (Prof. Dr. M. Schlegel), Лейпциг; проф. Х.К. Шминке (Prof. Dr. H.K. Schminke), Ольденбург; д-р П. Швендингер (Dr. P. Schwendinger), Инсбрук; проф. Ф. Шторх (Prof. Dr. V. Storch), Гейдельберг; д-р А. Свобода (Dr. A. Svoboda), Бохум; проф. К. Талер (Prof. Dr. K. Thaler), Инсбрук; д-р Х. Ульрих (Dr. H. Ulrich), Бонн; проф. Д. Валосек (Prof. Dr. D. Waloßek), Ульм; д-р С. Вайрер (Dr. S. Weyrer), Инсбрук.

Иллюстрации, в том числе и фотографии, нам любезно предоставили:

Проф. Дж. Альберти (Prof. Dr. G. Alberti), Гейдельберг; д-р А. Антониус (Dr. A. Antonius), Вена; д-р В. Аренс (Dr. W. Arens), Байройт; проф. Б. Баччетти (Prof. Dr. B. Baccetti), Сиена; проф. Барделе (Prof. Dr. Bardele), Тюбинген; д-р Т. Бартоломеус (PD Dr. T. Bartolomaeus), Гёттинген; проф. Б. Бенгстон (Prof. Dr. B. Bengston), Упсала; д-р В. Бёкелер (Dr. W. Bockeler), Киль; проф. Р. Буксбаум (Prof. Dr. R. Buchsbaum), Пасифик Гров; д-р М. Бирн (Dr. M. Byrne), Сидней; проф. С. Конвей Моррис (Prof. Dr. S. Conway Morris), Кембридж; д-р В. Кул (Dr. W. Cool), Лоуренс; д-р Д. Дебрюйер (Dr. D. Desbruyères), Брест; д-р С. Доминик (Dr. S. Dominik), Бохум; д-р М. Дювер (Dr. M. Duvert), Бордо; проф. Г. Айзенбайс (Prof. Dr. G. Eisenbeis), Майнц; д-р П. Эмшерманн (Dr. P. Emschermann), Фрейбург; проф. М. Федонкин, Москва; д-р К. Федра (Dr. K. Fedra), Вена; д-р А. Фьяла (Dr. A. Fiala), Баньюль-сюр-Мер; Г. Фидлер (G. Fiedler), Лейпциг; д-р Д. Фиге (Dr. D. Fiege), Франкфурт-на-Майне; проф. Х. Флюгель (Prof. Dr. H. Flüssner), Зальцбург; д-р Х.Д. Франке (Dr. H.D. Franke), Гельголанд; проф. О. Франсен (Prof. Dr. Å Franzén), Стокгольм; д-р С. Гардинер (Dr. S. Gardiner), Брин Моур (Bryn Mawr); проф. Т. Х. Дж. Джилмор (Prof. Dr. T.H.J. Gilmour), Саскатун; проф. В. Гнатци (Prof. Dr. W. Gnatzy), Франкфурт-на-Майне; проф. К.І.П. Гриммеликхёйзен (Prof. Dr. C.J.P. Grimmelikhuijzen), Копенгаген; д-р В. Греве (Dr. W. Greve), Гамбург; д-р Й. Гутт (Dr. J. Gutt), Бремерхафен; проф. А. К. Хэррис (Prof. Dr. A.K. Harris), Чапел Хилл; д-р В. Хаймлер (Dr. W. Heimler), Эрланген; проф. Х. Хемлебен (Prof. Dr. C. Hemleben), Тюбинген; А. Хиршфельдер (Dipl.-Biol. A. Hirschfelder), Оснабрюк; д-р И. Иллич (Dr. I. Illich), Зальцбург; д-р Х.Д. Джонс (Dr. H.D. Jones), Манчестер; д-р М. Джонс (Dr. M. Jones), Фрайди Харбор; д-р М. Клагес (Dr. M. Klages), Бремерхафен; проф. Й. Клима (Prof. Dr. J. Klima), Инсбрук; д-р Б. Кнофлах (Dr. B. Knoflach), Инсбрук; д-р. В. Косте (Dr. W. Koste), Квакенбрюк; проф. Р.М. Кристенсен (Prof. Dr. R.M. Kristensen), Копенгаген; д-р П. Ладурнер (Dr. P. Ladurner), Инсбрук; проф. Х.А. Лоуенстэм (Prof. Dr. H.A. Lowenstam), Пасадена; магистр Дж. Майр (Mag. G. Mair), Белфаст; магистр О. Манылов, Санкт-Петербург; проф. К. Меркель (Prof. Dr. K. Markel), Бохум; проф. Х. Мельхорн (Prof. Dr. H. Mehlhorn), Дюссельдорф; д-р Ч. Дж. Мессинг (Dr. C. G. Messing), Форт Пирс; д-р Х. Моосляйтнер (Dr. H. Moosleitner), Зальцбург; д-р Б. Нойхаус (Dr. B. Neuhaus), Берлин; д-р К. Норенья-Янсен (Dr. C. Norena-Janssen), Мадрид; проф. К. Нильсен (Prof. Dr. C. Nielsen), Копенгаген; проф. Й. Отт (Prof. Dr. J. Ott), Вена; проф. Дж. Паттерсон (Prof. Dr. J. Patterson),

http://jurassic.ru/

Сидней; д-р Р. Патцнер (Dr. R. Patzner), Зальцбург; проф. Х.М. Петерс (Prof. Dr. H.M. Peters), Тюбинген; д-р Х.-К. Пфау (Dr. H-K. Pfau), Хюнштеттен-Вальбах; проф. М. Ройтер (Prof. Dr. M. Reuter), Турку; д-р А.Л. Райс (Dr. A.L. Rice), Уормли; д-р С. Ригби (Dr. S. Rigby), Лестер; проф. Р. Рёттгер (Prof. Dr. R. Röttger), Киль; д-р К. Рютцлер (Dr. K. Rutzler), Вашингтон; проф. Б. Руннегар (Prof. Dr. B. Runnegar), Лос Анжелес; В. Салвенмозер (W. Salvenmoser), Инсбрук; д-р Г. Шатц (Dr. H. Schatz), Инсбрук; д-р Г.О. Шиннер (Dr. G. O. Schinner), Вена; А. Шрехардт (A. Schrehardt), Эрланген; проф. Ю. Слюсарев, Санкт-Петербург; проф. Х. Сплехтна (Prof. Dr. H. Splechtna), Вена; Государственный музей природоведения (Staatliches Museum für Naturkunde), Штутгарт; д-р М. Штаубер (Dr. M. Stauber), Виллих; д-р Г. Штайнер (Dr. G. Steiner), Вена; д-р А. Свобода (Dr. A. Svoboda), Бохум; проф. Х. Тарашевски (Prof. Dr. H. Taraschewski), Карлсруэ; проф. С. Тайлер (Prof. Dr. S. Tyler), Ороно; проф. У. Вельш (Prof. Dr. U. Welsch), Мюнхен; проф. А. Вессинг (Prof. Dr. A. Wessing), Гиссен; д-р С. Вейрер (Dr. S. Weyrer), Инсбрук; д-р К. Виттманн (Dr. K. Wittmann), Вена; проф. Д. Цисслер (Prof. Dr. D. Zissler), Фрейбург.

Подготовка этой книги была бы невозможна без понимания и постоянной поддержки наших жён Алисы Вестхайде и д-ра Гунде Ригер. Мы благодарим госпожу Ригер также и за критичную правку и ценную помощь, которая оказалась очень существенной при оформлении книги.

Христиана Шёпфер-Штеррер (Christiane Schöpfer-Sterrer) из Вены, Анна Штайн (Anna Stein) и Гисберт Шмиц (Giesbert Schmitz) из Оснабрюка и Манфред Клинкхардт (Manfred Klinkhardt) из Ритберга воспроизвели множество рисунков по их оригиналам и образцам из литературы. За это мы очень благодарим их, а также — художников некоторых наших авторов. Особой благодарности и признания заслуживают студенты и сотрудники из обеих наших рабочих групп, без критического интереса и персонального участия которых мы, пожалуй, вообще не смогли бы подготовить этот том. Из них мы хотели бы здесь назвать прежде всего Андрею Ноэль (Andrea Noël) из Оснабрюка, Дитмара Райтера (Diet mar Reiter) из Инсбрука, Монику К. Мюллер (Monika C. Müller) и д-ра Г. Пуршке (Dr. G. Purschke) из Оснабрюка, Гертруд Матт (Gertrud Matt), Элизабет Пёдер (Elisabeth Pöder), Карла Шатца (Karl Schatz) и Конрада Эллера (Konrad Eller) из Инсбрука.

Особая радость для нас — выразить благодарность издательству и прежде всего господам д-ру Вульфу Д. фон Люциусу (Dr. Wulf D. von Lucius) и Бернда фон Брайтенбуха (Bernd von Breitenbuch) за их постоянный интерес, г-на д-ра Ульриха Г. Мольтманна (Dr. Ulrich G. Moltmann) и г-жу Ингу Айкен (Inga Eiken) за очень компетентную поддержку и гармоничную атмосферу нашего сотрудничества.

Вилфрид Вестхайде (Wilfried Westheide) и
Рейнхард М. Ригер (Reinhard M. Rieger)
Оснабрюк и Инсбрук, февраль 1996 г.

http://Jurassic.ru/

Важнейшие термины филогенетической систематики

В эту подборку, не претендующую на полноту, включены термины, упоминаемые в тексте. За более полным обзором терминологии филогенетических исследований следует обратиться к цитированным ниже работам, которые были использованы и для этой подборки.

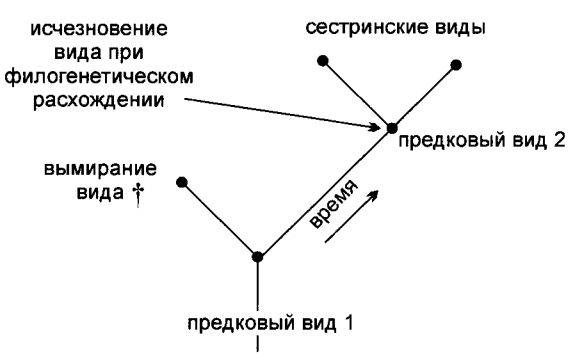
Анагенез — трансформация состояний признаков [Merkmaleigenschaften] в эволюционной линии. Противоположность кладогенезу, означающему процесс становления нового признака или нового состояния признака при расхождении видов [Artspaltung].

Апоморфия — производный признак (или состояние признака [Merkmalauspragung]), то есть эволюционно новое свойство или структура. Вторично отсутствующий признак также может быть апоморфией.

Аутоапоморфия — производный признак (или состояние признака), присутствующий только у данного таксона. Монофилия таксона обосновывается, как минимум, одной аутоапоморфией.

Например, аутоапоморфией таксона Araneae, которая отсутствует у других таксонов арахнид, служит наличие паутинных бородавок, происходящих из видоизменённых конечностей IV и V опистосомальных сегментов.

Вид — реальное надиндивидуальное единство, существующее в природе. Вид охватывает все индивиды, которые в своей совокупности имеют единый генофонд [Genpool] и репродуктивно изолированы от других видов. Во время этого сколь угодно длинного ряда поколений между первым событием расхождения видов [Artspaltungsvorgang] и последующим таким событием или же вымиранием, индивиды репродуктивно, генетически и экологически изолированы от других эволюционных линий (= рядов поколений), существующих одновременно. Как правило, виды возникают в процессе филогенетического расхождения [Artspaltungsprozesse] и исчезают при последующем расхождении или путём вымирания.



Базовая модель [Grundmuster] — совокупность реконструированных признаков предкового вида [einer Stammart].

Внешняя группа — все современные и ископаемые таксоны вне рассматриваемой группы. Для обнаружения плезиоморфий при филогенетическом анализе в качестве внешних групп обычно используются подходящие сестринские группы.

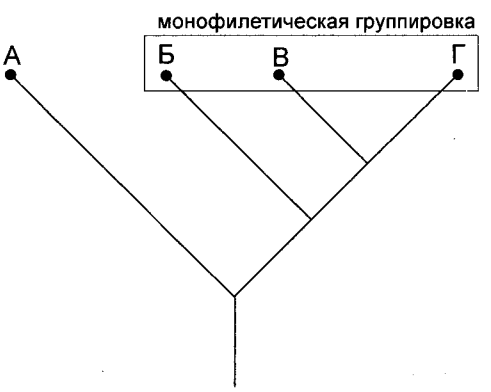
Гомология — соответствие признаков у различных таксонов, которое не случайно, а обусловлено генетической информацией, унаследованной от общего предкового вида. Гомологичные признаки не должны быть полностью сходны между собой, а даже могут сильно отличаться друг от друга по структуре и функции (как задние крылья перепончатокрылых или других Pterygota и жужжальца двукрылых).

Иерархия признаков — упорядоченная система признаков по принципу последовательного вложения (соподчинения).

Конвергенция — сходство признаков у различных таксонов, которые нельзя объяснить общностью генетической информации, унаследованной от общего предкового вида, то есть возникших независимо друг от друга.

Таковы, например, трахеи Onychophora, Arachnida, Insecta и других Antennata.

Монофилетическая группа [Monophylum] — замкнутая общность родственных организмов любого размера и ранга, содержащая в себе все виды, происходящие от одного предкового вида [von einer Stammart].

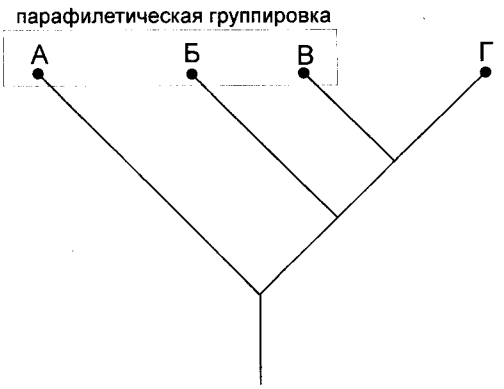


Парафилетическая группа [Paraphylum] — группа близкородственных организмов, возникших от одного предкового вида, но которая, в отличие от монофилетического таксона, содержит в себе не все виды, происходящие от данного предкового вида, а только часть из них. Предковый вид парафилетического таксона является таковым не только для всех

http://jurassic.ru/

тех видов, которые входят в него, а ещё и для некоторой другой группы.

Например, «Oligochaeta» — парафилетический таксон, поскольку их предковый вид будет предковым видом также и для Hirudinea. В этой книге парафилетические таксоны будут выделяться кавычками, например «Turbellaria».



План строения [Bauplan] — изначальная конструктивная схема морфологической организации высшего таксона, существенно отличная от других таксонов.

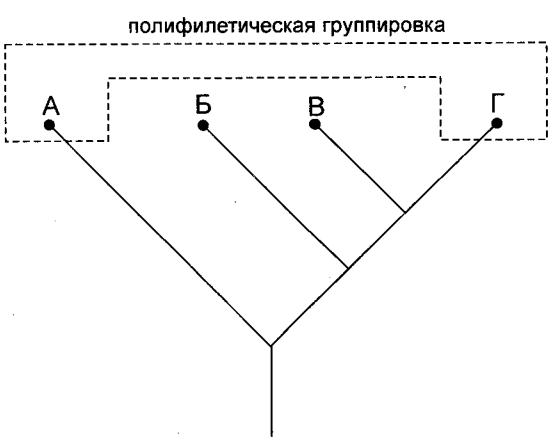
Говорят, например, о плане строения моллюсков или насекомых.

Плезиоморфия — исходный («примитивный») признак (или состояние признака), то есть эволюционно более древнее свойство или структура, которое представлено не только у обсуждаемого, но также и у некоторого другого таксона.

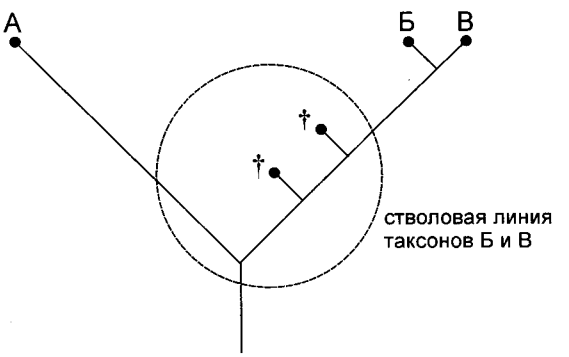
Например, хорда — это плезиоморфия таксона Acrania, поскольку эта структура должна была присутствовать также и у стволового вида всех Chordata.

Полифилетическая группа — группировка видов или других таксонов, не происходящих от ближайшего общего предкового вида и объединяемых на основе неверно гомологизированных признаков. Такая группа не образует монофилетического единства в системе организмов. Группировки, признаваемые полифилетическими, не имеют законного статуса для филогенетической систематики.

Например, «Amoeba» и «Sporozoa» в старых системах одноклеточных животных представляли собой сборные группы из различных таксонов, не состоящих друг с другом в более близком родстве.



Предковая или стволовая линия (стволовая группа) [Stammlinie (Stammgruppe)] — совокупность ископаемых таксонов вдоль одной «ветви» филогенетического дерева от общего предкового вида двух монофилетических групп до предкового вида одной из этих двух групп.

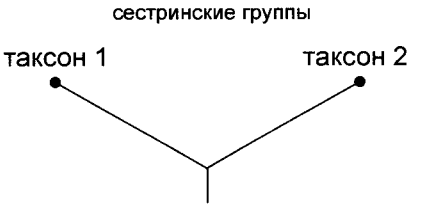


Предковый вид [Stammart] — вид, который в результате видообразования (расхождения видов) распался на два новых (сестринских) вида и поэтому прекратил свое существование. Путем расхождения от этих новых видов могут произойти следующие виды.

Признак (фен) — любое свойство, которое можно отметить у живого существа, обусловленное наследованием или/и взаимодействием с окружающей средой. Признаки, возникающие в процессе эволюции, могут изменяться (трансформироваться) или исчезать («негативные признаки»).

Радиация (адаптивная) — многообразные изменения базовой модели [eines Grundmusters] в результате относительно быстрого видообразования и приспособлений к разнородным нишам.

Сестринские группы (также **сестринские таксон** или **адельфотаксоны**) — два таксона, которые имеют только один общий предковый вид.



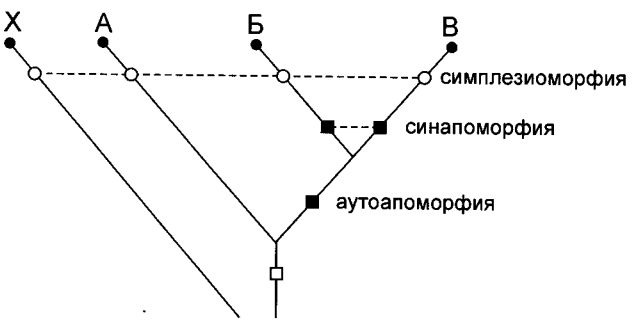
http://jurassic.ru/

Пример сестринских групп: Acanthobdellida и Euhirudinea.

Симплезиоморфия — изначальный («примитивный») гомологичный признак (или состояние признака), который представлен и за пределами данной монофилетической группы.

Например, хитиново-протеиновая кутикула — это симплезиоморфия Crustacea и Antennata, которая представлена и у всех остальных Arthropoda за пределами Mandibulata.

Синапоморфия — производный гомологичный признак (или состояние признака), который представлен только в одной из подгрупп монофилетической группы. Синапоморфии обосновывают принадлежность отдельных таксонов к монофилетической группе.



Например, хитиново-протеиновая кутикула — это синапоморфный признак Onychophora и Euarthropoda.

Таксон — группа организмов любого объёма и ранга, которую можно отличить от других групп, представляющая собой единство, основанное на родстве, и образующая поэтому элемент системы природы. Каждый таксон — монофилетическая группа.

Например, все индивиды, относящиеся к виду *Fascicola hepatica*, все Digenea, все Plathelminthes, все Bilateria и все Eukaryota — это всё таксоны.

Филогенетическое дерево [Stammbaum] — графическое изображение гипотезы о родственных связях. Линия на нём символизирует существование предкового вида во времени, а разветвление — его расхождение на два новых.

Литература

Ax P. 1984. Das Phylogenetische System. Systematisierung der lebenden Natur aufgrund ihrer Phylogenese. Gustav Fischer, Stuttgart — New York.

Riedl R. 1975. Die Ordnung des Lebendigen. Parey, Hamburg – Berlin.

Sudhaus W., Rehfeld K. 1992. Einführung in die Phylogenetik und Systematik. Gustav Fischer, Stuttgart – Jena – New York.

http://jurassic.ru/

Значения часто употребимых латинских и греческих частей слов в зоологических названиях и терминах

(частично по F.C. Werner, Die Benennung der Organismen und Organe nach Große, Form und anderen Merkmalen, VEB Max Niemeyer Verlag, Halle, 1970)

par, paris	пара, как прилаг. = равный, одинаковый
аб+	от (указывает на удаление)
ад+	при, возле, вблизи
аксиальный, аксо-	осевой
ана-	вверх, снова
анте-	перед, прежде
апикальный	верхушечный
апо-	от (указывает на удаление)
базальный	расположенный в основании
брахи-	короткий
вентральный	брюшной
гапло-	простой
гетер(о)-	имеющий другие свойства, отличающийся, разнородный
гипо+	под, ниже
гнат-	челюстной, щёчный
гомо	равный, однородный
гон	воспроизводство, рождение, потомство
де+	в сторону, вниз, от (удаление),
без	десм- полоса
дипло-	двойной
дистальный	расположенный на удалении
дорсальный	спинной
интер+	между, посреди
интернальный	внутренний, находящийся внутри
интра+	внутри
инфра+	ниже чего-либо
каудальный	хвостовой, связанный с хвостом
латеральный	находящийся сбоку, на стороне
лепт-	тонкий, нежный, узкий
лонги-	длинный, дальний
макро-	крупный, большой
медианный	находящийся в середине
мез-	середина, центр
мета+	со-, после, от, позади
микро-	маленький, мелкий
мио-	мускульный
морфо-	форма, образ, облик, фигура, внешний вид
нем(ат)	нить
ното-	(1) спина, поверхность, (2) юг, (3) знак, признак
олиго-	мало-
описто-	задний, назад
оральный	ротовой, относящийся ко рту
орто-	прямой, нормальный
пара+	около, при
паур- [paur-]	малый, незначительный
пер+	через, сквозь
пери+	вокруг, сверх чего-либо
пиг-, пиге	анальный, анальное отверстие
плезио-	близкий, похожий
плевро-	сторона тела, бок
плео	больше
подо-	нога, ножной
поли-	много-, частый
пост+	позади, после
пре+	перед, передний
про-	перед
проз-	прежде, туда, при, рядом
прозо-	впереди, прочь, вдалеке от чего-либо
проксимальный	расположенный ближе к середине тела
прот(ер)-	впереди, раннее, лучше
протер-	самый передний
птер(иг)	перо, крыло
ретро	назад
ростральный	относящийся к роструму
сим-, син-	с, вместе
сом(ат)	тело, вещь, персона
стен(о)	узкий, тонкий
стом(ат)	рот
суб+	под, под поверхностью
супра+	над, вверху
тело-	относящийся к концу или находящийся на нём
трансверсальный	поперечный (по расположению)
трихо-	волосы, щетина
трохо-	круг, колесо
уро-	хвост
фаго-	чуждый
филло-	лист, трава
фило-	род, вид
фронтальный	лобовой, относящийся ко лбу
цел-	полый, выпуклый
церк-	хвостовой
цефал-	головной, верхушечный
цикл-	круг, дуга
цито-	клеточный
эври-	широкий, просторный
экз(о)+	вне, снаружи, лежащий на поверхности
экс	внешний, обращённый вовне
экстра+	вне, снаружи
экто(о)+	наружный, внешний
эн+	внутри, посреди
энд(о)+	внутренний, внутри
эп(и)+	над чем-либо, выше чего-либо, на, при
эу+	нормальный, типичный

http://jurassic.ru/

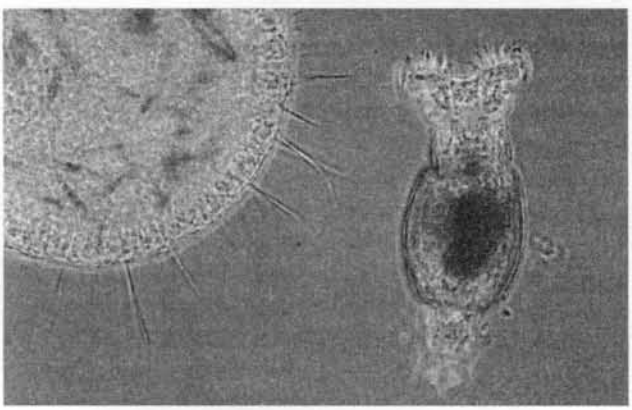
Protozoa

Земля населена множеством одноклеточных организмов. Хотя подавляющее их большинство составляют прокариоты, существуют и **одноклеточные эукариоты**, громадное число видов и особей которых едва ли поддаётся оценке. Они обитают главным образом в воде, причём небольшие размеры позволяют им заселять мельчайшие пространства, наполненные влагой, такие, например, как поры в почве. Маленькие размеры — это ещё и существенная причина того, почему среди них есть много паразитических (особенно эндопаразитических) таксонов.

Размеры самых мелких одноклеточных, таких как спорозоиты Apicomplexa, составляют лишь несколько микрометров. Размеры самых крупных форм измеряются сантиметрами: таковы некоторые фораминиферы, образующие раковины, например современные *Cycloclypeus carpenteri* (диаметр до 13 см) и ископаемые виды *Nummulites* (32 см в диаметре!). Таким образом, разница в размерах одноклеточных может быть десятитысячекратной, в то время как для млекопитающих этот показатель составляет лишь 750 раз (синий кит – этрусская карликовая бурозубка).

Некоторые одноклеточные превосходят по размеру ряд многоклеточных животных (илл.1). Особенно нагляден пример организмов из пор между песчинками морского пляжа: в одной такой пробе можно найти, например, инфузорий из родов *Loxophyllum* или *Tracheloraphis* (длина до 2 мм) наряду с полихетами из рода *Diurodrilus* (длина 250–450 мкм).

Ещё в 1838 г. Эренберг (1795–1876) в своём труде «Мельчайшие обитатели настоев (Infusionsthierchen) как совершенные организмы», не потерявшем значения и до нашего времени, обосновал мнение о том, что одноклеточные представляют собой миниатюрных микроскопических животных, имеющих свои прототипы в фауне, видимой невооружённым глазом. Он последовательно описал у одноклеточных желудочно-кишечный тракт (пищеварительные вакуоли), сосудистую систему, слюнные железы (особые вакуоли или зоохлореллы), яичко (макронуклеус) с семенными пузырьками (сократительными вакуолями) и яичниками (микронуклеусы).



Илл. 1. Сравнение размеров одноклеточного (*Actinosphaerium* sp., Heliozoea) и многоклеточного (Rotatoria).
Оригинал K. Hausmann, Берлин.

Klaus Hausmann и Norbert Hülsmann, Берлин

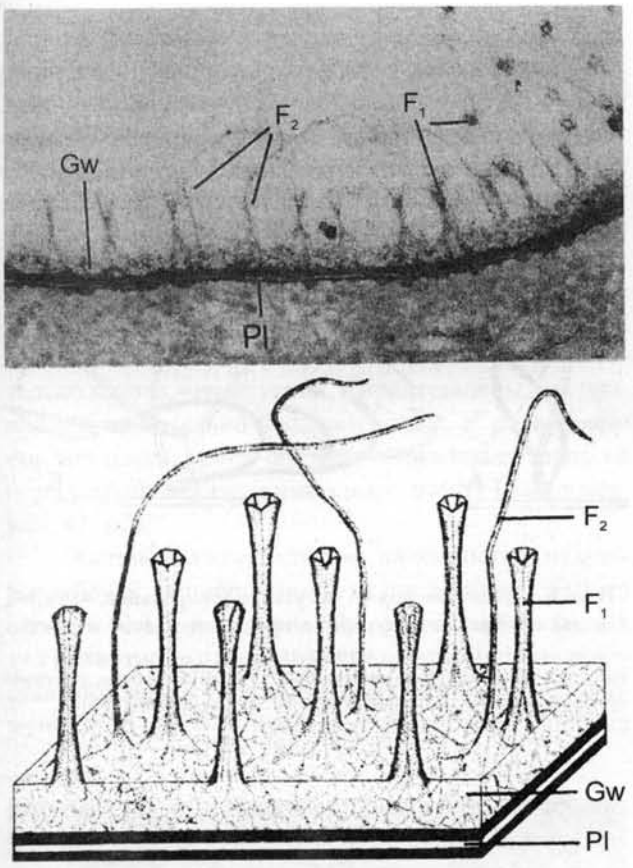
Зибольд в 1845 г. впервые дал определение **Protozoa** как животных, «самые разные системы органов которых разделены нечётко, а неправильная форма и простая организация которых могут быть сведены к одной клетке». Сегодня мы знаем, что у существ с одноклеточной организацией могут выполняться почти все те же функции, для которых Metazoa необходимы многочисленные клетки в различных дифференцированных тканях и органах.

В ходе эволюции одноклеточных сложилась та дифференцированная клеточная организация, которая нам известна как эуцит (настоящая эукариотная клетка). У первоначальных эукариот (Microspora, Archamoeba и Tetramastigota, называемых также «Archezoa») митохондрий не было; лишь Metakaryota приобрели их путем эндосимбиоза. Тем самым, одноклеточные Metakaryota обладают всеми частями и органеллами типичной эукариотной клетки, а именно, как минимум, одним ядром, митохондриями, иногда пластидами, эндоплазматической сетью (ЭР), диктиосомами, лизосомами, пероксисомами, акантосомами (coated vesicles), рибосомами, микрофиламентами и микротрубочками. Как любая клетка, организм одноклеточного окружён плазматической мембраной. Снаружи на ней часто находится весьма обширный гликокаликс, который может иметь особую дифференцированную структуру (илл. 2). Сверх того, как «Archezoa», так и в особенности метакариотические одноклеточные, имеют ряд органелл, представленных только у них, главным образом, в тех или иных специфических структурах: таковы, например, сократительные вакуоли, экструсомы, аксостиль или парабазальный аппарат. В комплект даже самого простого эукариотного одноклеточного входят хромосомы и аппарат митотического деления, так что у них имеется митоз как предпосылка бесполого (вегетативного) размножения. Половые же процессы — образование гаплоидных клеток путем мейоза и их слияние — представляют собой изначальный признак одноклеточных эукариот; он обнаружен уже у Microspora.

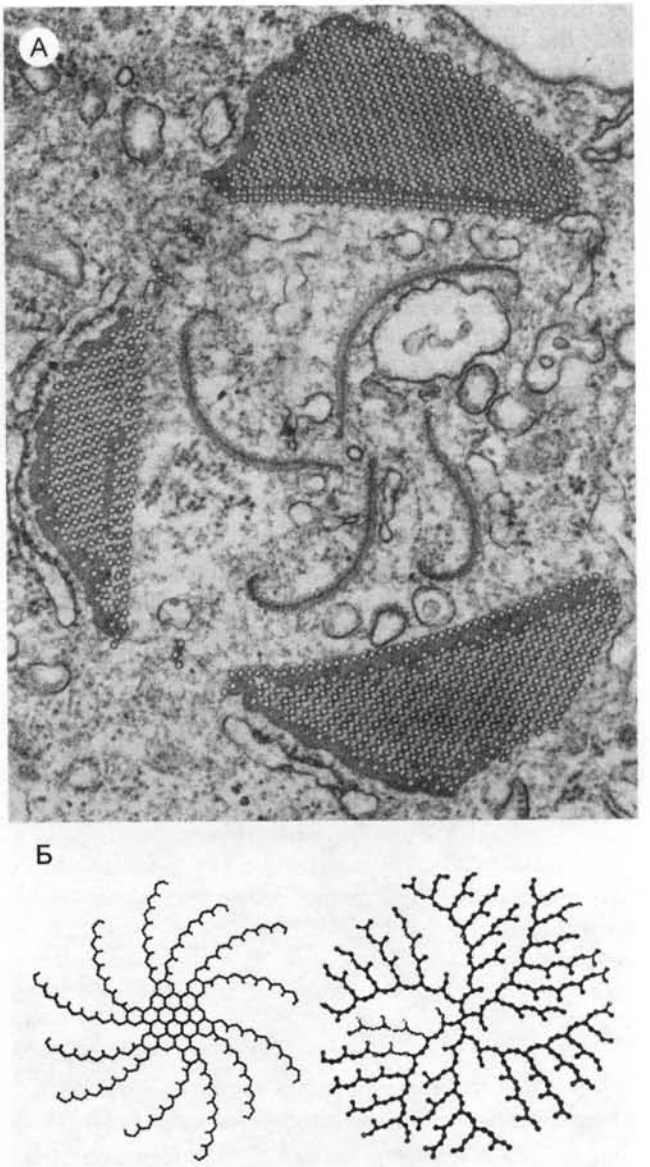
Строение

Большинство одноклеточных имеют свою специфическую форму, которая поддерживается внутри- или внеклеточными скелетными элементами.

http://jurassic.ru/



Илл. 2. Гликокаликс *Vannella simplex* (Amoebozoa). Различные типы филаментов (F_1, F_2) на ячеистом основном слое (Gw); под ним плазмалемма (Pl). Из Hausmann и Stockem (1972).



Илл. 3. Высокоупорядоченные агрегаты из микротрубочек. А — *Entosiphon sulcatum* (Euglenozoa), ротовой аппарат. Б — Polycystinea, расположение микротрубочек в аксоподиях. Увел. × 55 000. А — оригинал D.J. Patterson, Сидней; Б — по Cachon и Cachon (1975).

Такую опорную функцию выполняют, в частности, **микротрубочки**. Она становится явной, когда они объединяются в пучки и служат опорой для сложных структур, таких, например, как аксоподии солнечников, аксостили Axostylata (илл. 33, 34, 36, 37) или опорный палочковый аппарат эвглен и инфузорий (илл. 3, 84); кроме того, они поддерживают в определенном положении системы органоидов, например, сократительных вакуолей у инфоузорий (илл. 21).

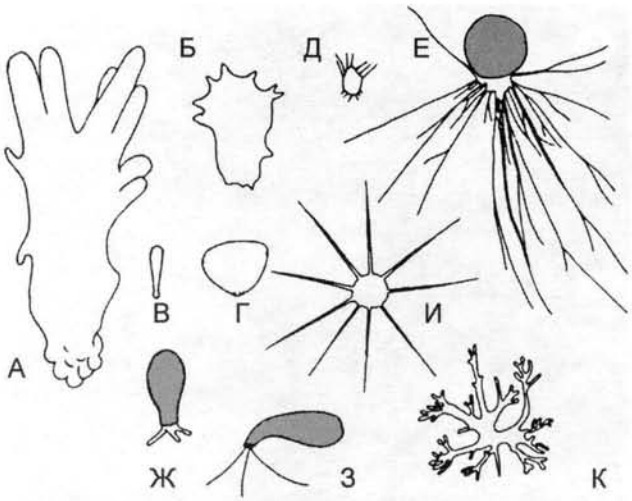
Стабилизация формы достигается также благодаря полосам пелликулы эвглен или эпиплазме некоторых инфузорий (илл. 71). У ряда групп скелетную функцию выполняют внутриклеточные элементы, образованные из **неорганических** веществ (например, скелеты радиолярий из кремнезёма) (илл. 110). Особняком стоит скелет из сульфата стронция, представленный только у Acantharea (илл. 109). Весьма обычны и внеклеточные чешуйки, оболочки или иные покровы из органического и неорганического материала, участвующие в поддержании формы; они образуются, главным образом, в эндоплазматической сети или в диктиосомах и выводятся наружу посредством экзоцитоза.

Органеллы движения и локомоция

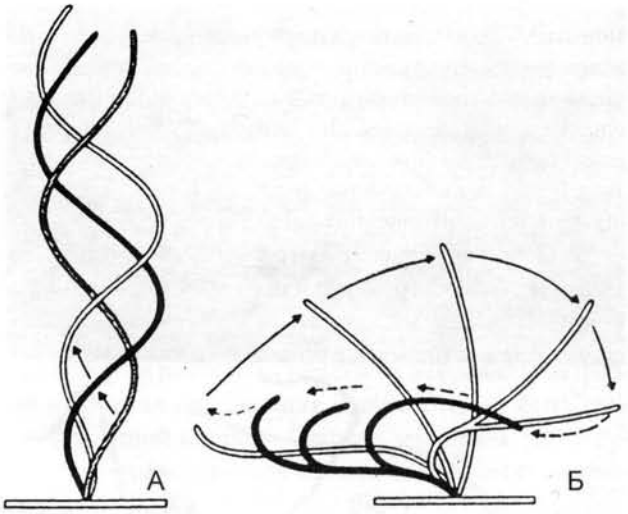
Большинство одноклеточных организмов могут активно передвигаться. В настоящее время известно два механизма, имеющих самое общее распространение и обеспечивающих подвижность: это (1) движение цитоплазмы и (2) движение жгутиков и ресничек.

Движение протоплазмы (движение посредством **псевдоподий**), особенно отчётливо выраженное у амебоидных клеток, создается сократительной системой, молекулярную основу которой образуют белки актин и миозин. У амёбоидных одноклеточ-

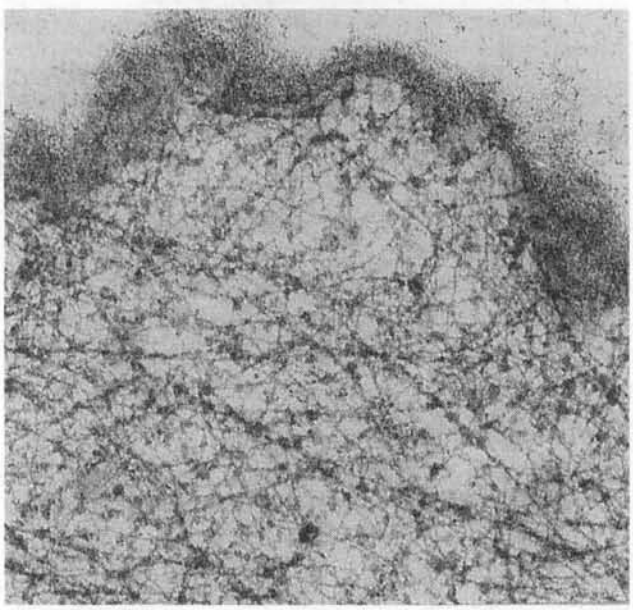
http://jurassic.ru/



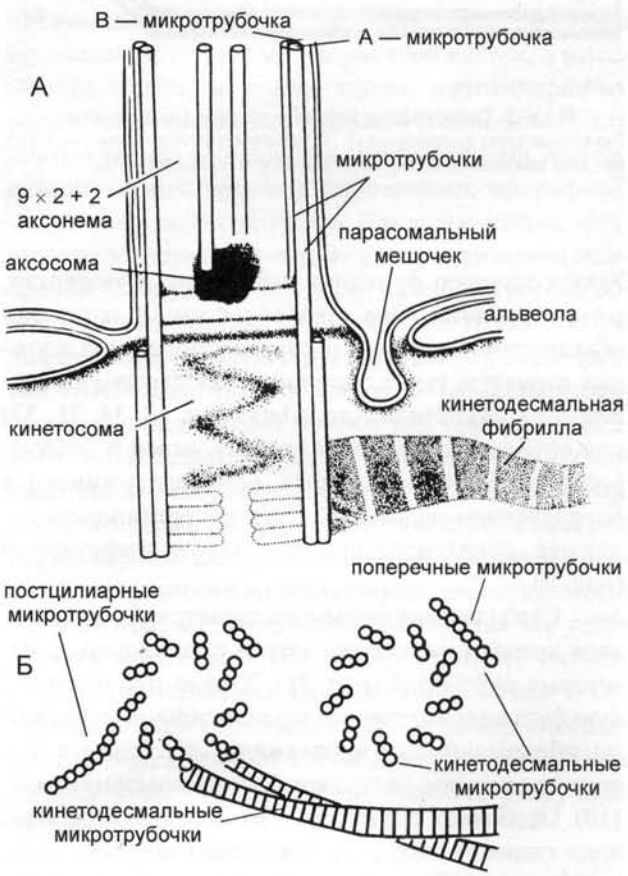
Илл. 4. Форма псевдоподий.
А — лопастная, полиподиальная (*Amoeba*, Lobosea). Б — коническая полиподиальная (*Mayorella*, Lobosea). В — лопастная, миноподиальная (*Saccamoeba*, Lobosea). Г — вееровидная (*Vannella*, Lobosea). Д — нитевидная (*Nuclearia*, Filosea). Е — сетевидная (*Allogromia*, Foraminiferea). Ж — лопастная, организм покрыт оболочкой (*Nebela*, Lobosea). З — нитевидная, организм покрыт оболочкой (*Cyphoderia*, Filosea). И — лучистое расположение (*Actinophrys*, Heliozoea). К — разветвлённая (*Stereomyxa*, Acarpomyxea). Из Hausmann (1985).



Илл. 6. Способ биения (А) жгутиков (спиральное, «винтовое») и (Б) ресничек (гребное, преимущественно в одной плоскости).
Имеются также жгутики, движущиеся в одной плоскости, и реснички, производящие спиральные биения. Из Hausmann (1985).



Илл. 5. Сеть кортикальных филаментов у *Amoeba proteus* (Amoebozoa); у верхнего края рисунка косо срезанная плазматическая мембрана.
Увел. × 120 000. Из Hauser (1978).



Илл. 7. Кинетиды инфузорий.
А — продольный срез. Б — поперечный срез. А — из Margulis, McKann и Olendzenski (1993); Б — из Lynn (1995).

ных эти белки упорядочены в трёхмерную сеть в периферических областях клетки (илл. 5). При локальном и согласованном сокращении этой сети возникает ток цитоплазмы (илл. 97), обусловливающий передвижение клетки. Различные типы псевдоподий (ложноножек) показаны на илл. 4.

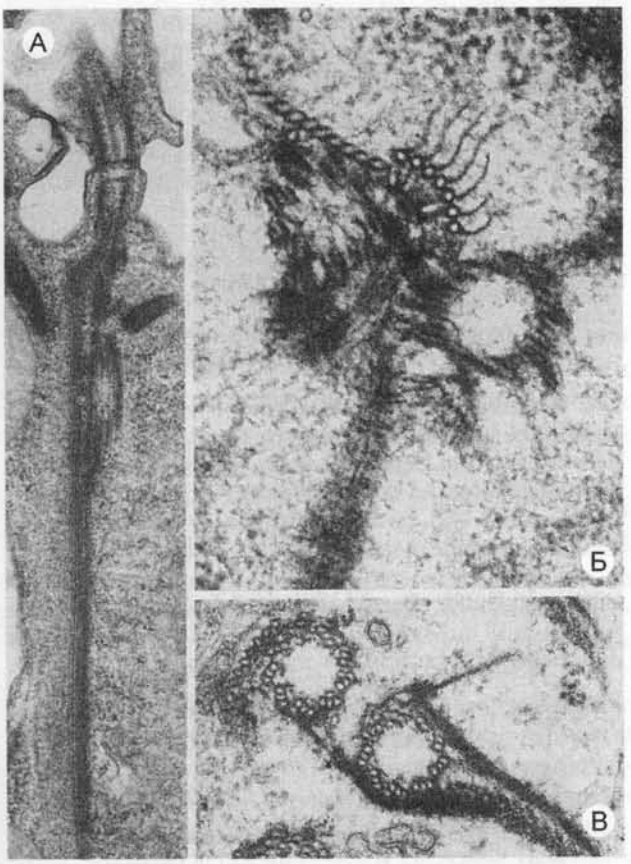
Основной принцип сокращения, вероятно, тот же, что и в поперечнополосатой мускулатуре млекопитающих: благодаря активности миозиновых головок, актиновые и мио-

http://jurassic.ru/

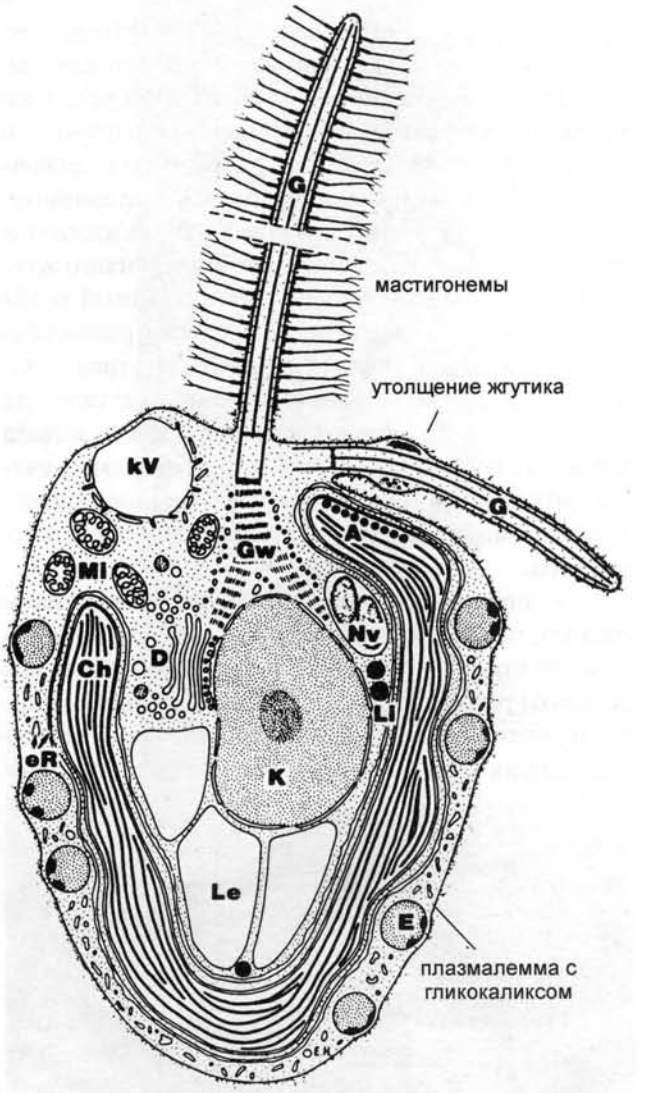
зиновые филаменты, затрачивая энергию, скользят друг мимо друга, что приводит к укорачиванию или, вернее, уменьшению соответствующей области клетки. Правда, у одноклеточных представлен главным образом один из вариантов миозина (миозин I), который отличается от миозина II поперечнополосатых мышц своим молекулярным строением и аггрегационным поведением.

Жгутики (флагеллы) и **реснички** (цилии) идентичны по ультраструктуре и работают по одной функциональной схеме, однако различаются способом своего биения (илл. 6). Кроме того, реснички значительно короче, чем жгутики, и представлены, как правило, в значительно большем числе. У ряда таксонов жгутики и реснички могут появляться лишь на определённой фазе жизненного цикла (например, илл. 43, 67).

Аксонемы жгутиков и ресничек состоят из микротрубочек, расположенных на поперечном срезе по схеме 9 × 2 + 2. Аксонемы образуются из **базальных тел** (**кинетосом**), которые на поперечном срезе представляют девять триплетов микротрубочек, расположенных по кругу — такое же строние типично и для



Илл. 8. Базальные тельца (кинетосомы) жгутиков (А, Б) и ресничек (В) и корешковые структуры, связанные с ними.
А, Б — *Chilomonas paramecium* (Cryptomonada). В — *Climacostomum virens* (Ciliophora). А — × 22 000, В — × 77 000, С — × 66 000. А, Б — оригиналы K. Hausmann, Берлин; В — оригинал D. Fischer-Defoy, Дармштадт.



Илл. 9. Схема организации одноклеточной фотоавтотрофной эукариоты *Ochromonas tuberculatus* (Metakaryota, Chrysomonadea).
A — глазок (стигма), Ch — хлоропласт, D — диктиосома, E — экструсома, eR — эндоплазматический ретикулюм, G — жгутик, Gw — корешковый аппарат жгутика, K — ядро, kV — сократительная вакуоль, Le — лейкозиновая вакуоль, Li — липидные капли, Mi — митохондрия, Nv — пищеварительная вакуоль. Длина (без жгутиков) около 12 мкм. По данным разных авторов.

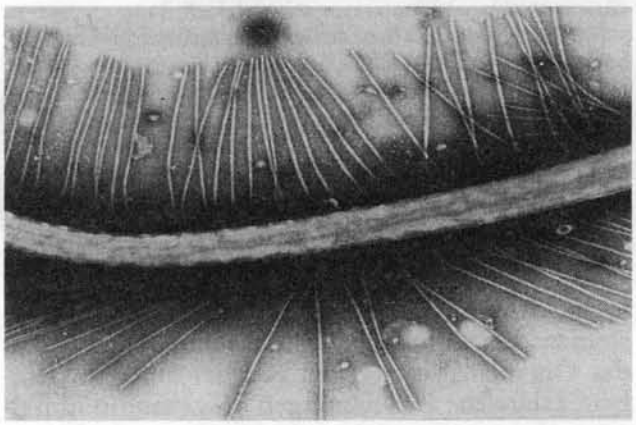
центриолей (илл. 7, 8). Не каждое базальное тело несёт аксонему. Часто базальные тела представляют собой окончания **корешковых структур** микротубулярной или микрофиламентозной природы, которые могут быть втягинуты глубоко в клетку. Их строение и функции различны у разных таксонов. Особое таксономическое значение имеют структуры, связанные с базальными телами жгутиков и ресничек (илл. 7, 8). Корешковые структуры заякоривают базальные тела, испытывающие механическое усилие при ударе реснички или жгутика. В определённых пределах они могут отвечать и за поддержание формы клетки. Наконец, при делении клетки базальные тела, в качестве центриолей, могут служить центра-

Сайт Ю. Ярошенко
http://jurassic.ru/

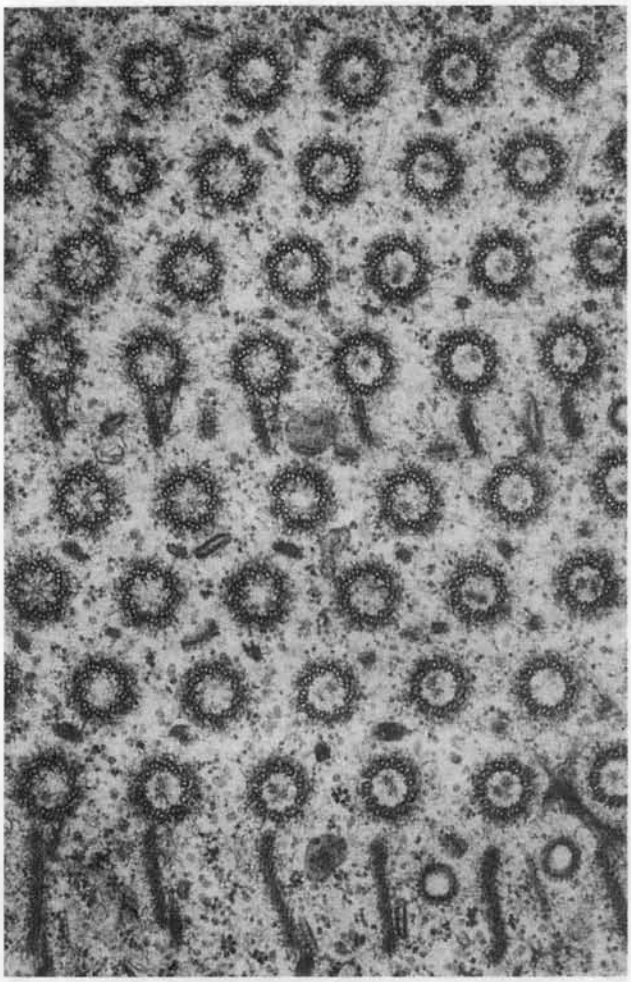
ми образования многочисленных микротрубочек, из которых собирается веретено митотического деления.

Далеко не всегда все жгутики либо реснички одной клетки устроены совершенно идентично: в этих случаях имеет место анизоконтия (гетероконтия). У *Ochromonas*, например, один, более длинный, жгутик вытянут вперед, тогда как другой изогнут и направлен назад (илл. 9); при этом у короткого жгутика есть базальное утолщение, а длинный несёт мастигонемы — волосовидные придатки, расчленённые на три отдела (илл. 10). Эти два жгутика предназначены для различных задач: длинный служит для передвижения и, у фаготрофных видов, для захвата пищи, в то время как короткий может, например, участвовать в фототаксисе. Строение и расположение жгутиков может быть использовано для целей систематики.

У инфузорий с разными ресничками (гетеротрихия), так называемая соматическая цилиатура состоит из относительно коротких ресничек, тогда как реснички ротового аппарата заметно длиннее. Цирры являются щетинковидными органеллами движения инфузорий (илл. 79), а имеющие вид пластинок



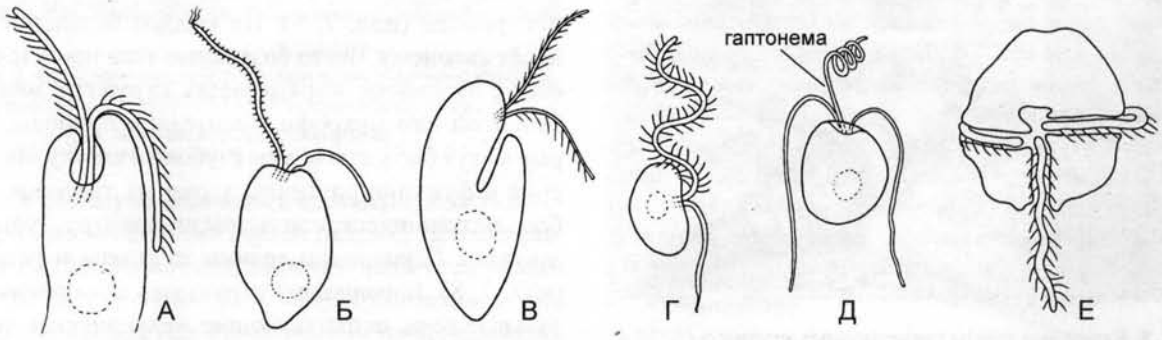
Илл. 10. Жгутик (фрагмент) с мастигонемами. Увел. × 22 000. Из Hausmann (1977).



Илл. 12. *Paramecium putrinum* (Ciliophora, Nassophorea). Базальные тела ресничек из мембранелл, срезанные поперёк. Увел. × 38500. Оригинал D.J. Patterson, Сидней.

или плёнок мембранеллы предназначены для создания турбулентности, в которую вовлекаются пищевые частицы. И цирры, и мембранеллы всегда образованы из множества ресничек (илл. 12, 13).

Часто наблюдаемое **метахрональное** биение ресничек, обычное для инфузорий (илл. 14), не обусловлено внутриклеточными координирующими про-

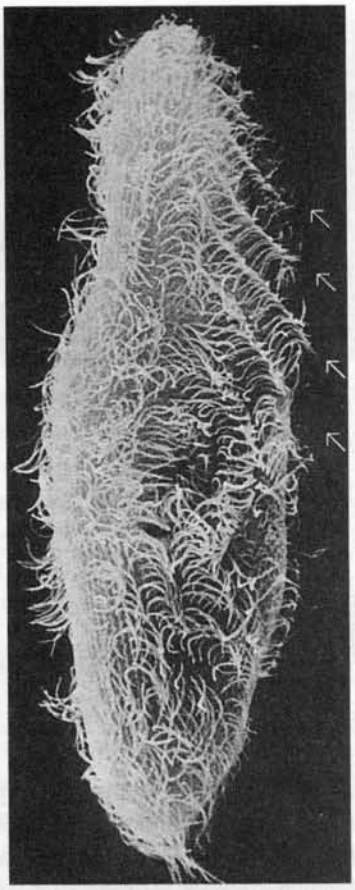


Илл. 11. Типы жгутиковых систем.
А — Euglenozoa. Бифлагеллятная изоконтная с мастигонемами. Б — Chrysomonadea. Бифлагеллятная анизоконтная гетеродинамическая. Моторный жгутик с двумя рядами мастигонем. В — Cryptomonada. Бифлагеллятная анизоконтная с двумя или одним рядом мастигонем. Г — Labyrinthulea. Бродяжка с гетероконтными жгутиками. Д — Prymnesiomonada. Бифлагеллятная изоконтная с гаптонемой. Е — Dinoflagellata. Бифлагеллятная анизоконтная. Из Margulis, McKhann и Olendzenski (1993).

http://jurassic.ru/



Илл. 13. Адоральные ряды мембранелл у *Eufolliculina* sp. (Cilliophora, Heterotrichia).
Увел. × 1 760. Оригинал M. Mulisch, Кёльн.



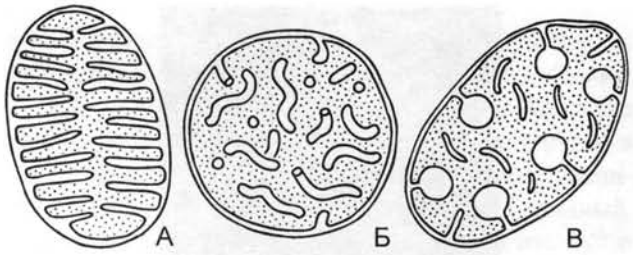
Илл. 14. Метахрональное биение ресничек (стрелки) у инфузории (*Paramecium caudatum*).
Увел. × 1 000. Из Hausmann (1974).

цессами, а возникает из-за внешних гидродинамических взаимодействий между отдельными ресничками, расположенными рядами.

К этому можно добавить, что у одноклеточных известны и другие проявления движений, но их природа пока до конца не выяснена. К ним принадлежат движения **аксостиля**, состоящего из пучков микротрубочек (илл. 34, 35). Гаптонема примнезиид (илл. 11, 49), лишь внешне напоминающая жгутик, производит характерные движения — очень быстрые свёртывание и развёртывание — механизм которых неизвестен. С локомоцией связаны и так называемые метаболические изменения содержимого клетки, которые можно наблюдать, например, у эвглен; они производятся, вероятно, актин-миозиновой системой. Некоторые виды инфузорий способны лишь к метаболическим движениям. Как причина изменений формы здесь рассматриваются мионемы, состоящие из нитевидных элементов. Иными принципами обусловлен, по-видимому, транспорт частиц вдоль аксоподий у солнечников, а также поток частиц в ретикулоподиях (например, у фораминифер), идущий во многих, обычно даже в противоположных направлениях: предполагается участие в нём двигательных белков динеина и кинезина, связанных с микротрубочками. В своей основе неясна причина уже давно известного движения пищеварительных вакуолей у инфузорий (циклоза); предполагают, что в нём играют роль микрофиламенты. Наблюдаются, наконец, молниеносные сокращения спазмонем (например, в ножках сидячих колониальных инфузорий *Zoothamnium*). Механизм этих движений описывается как очень быстро протекающее конформационное изменение (чувствительное к кальцию и независимое от АТФ) неких филаментов, не сопоставимых ни с актином, ни с миозином.

Заслуживает внимания система локомоции, сопрягающая между собой конформационные изменения филаментов и скользящие движения микротрубочек. Такая система имеется у инфузории *Stentor*, способной к быстрому сокращение своего клеточного тела; такое сокращение обеспечивается филаментами, в то время как возврат к нормальной форме происходит благодаря микротрубочкам. По-прежнему неясно, какую роль играет продольная складчатость на поверхности тела грегарин в их так называемом скольжении (илл. 66).

http://jurassic.ru/



Илл. 15. Типы митохондрий.
А — пластинчатые кристы. Б — трубчатые кристы. В — везикулярные (дискоидальные) кристы. Из Margulis, McKhann и Olendzenski (1993).

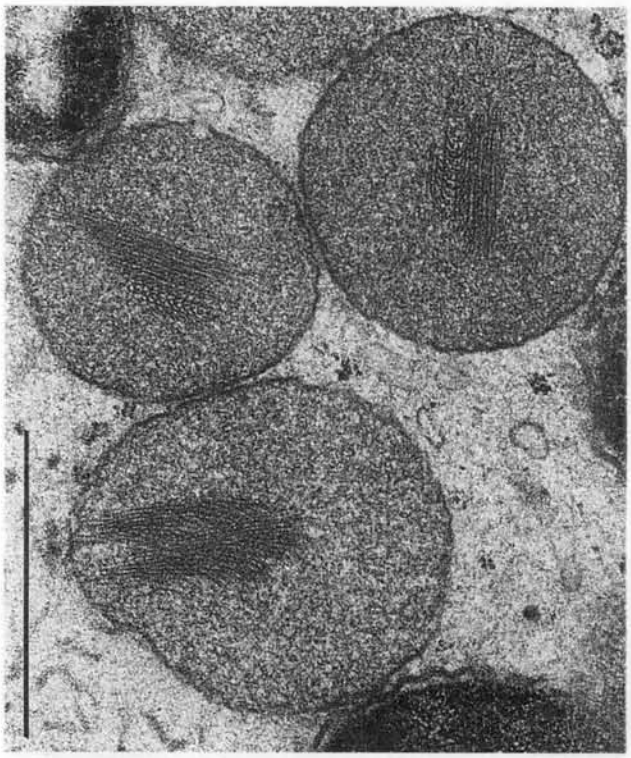
Снабжение энергией

За снабжение энергией отвечают органеллы **митохондрии**. Они состоят из двух мембранных систем. Наружная мембрана ровная и гладкая, тогда как от внутренней мембраны отходят многочисленные впячивания. У одноклеточных известны пластинчатые, трубчатые и пузыревидные впячивания (кристы) (илл. 15).

Некоторые авторы пытались привлечь различия ультраструктуры митохондрий для выяснения филогенетических связей. Их усилия, однако, пока не привели к значимым результатам.

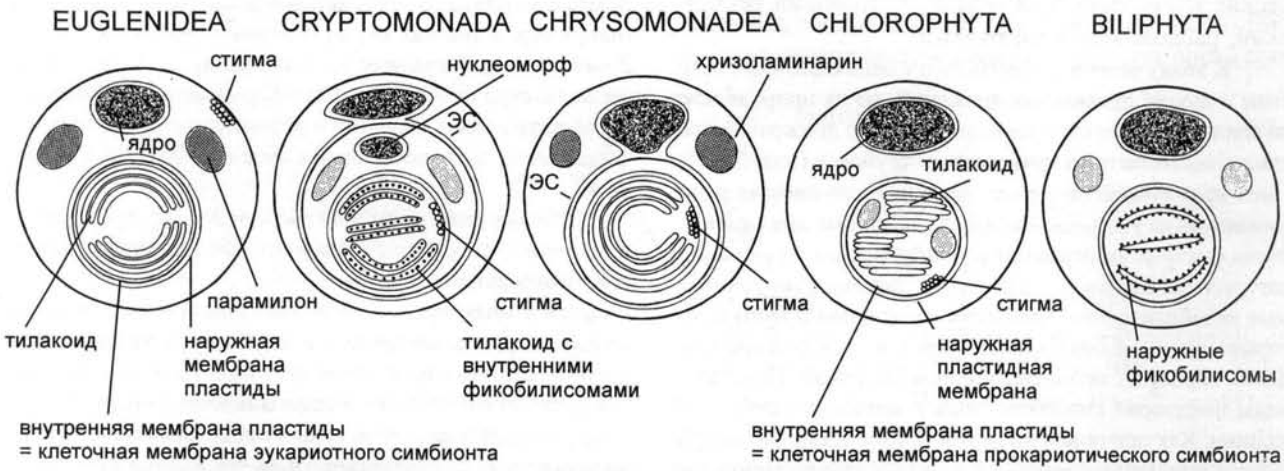
Число митохондрий в различных группах одноклеточных варьирует в широких пределах. Инфузории и крупные амебоидные клетки обладают, как правило, несколькими сотнями этих органелл, тогда как некоторые виды жгутиконосцев имеют, напротив, только одну. У одноклеточных, живущих в бескислородных условиях, митохондрий часто вообще не находят, но вместо них присутствуют **гидрогеносомы** (илл. 16). Эти структуры также имеют отношение к снабжению клетки энергией; они могут быть более или менее сильно модифицированными митохондриями.

Митохондрии могут содержать характерные включения. Примером может быть кинетопласт, легко выявляемый под микроскопом при помощи соответствующего окрашивания; он представляет собой упорядоченное скопление митохондриальной ДНК у бодонид и трипаносом (илл. 40, 41).



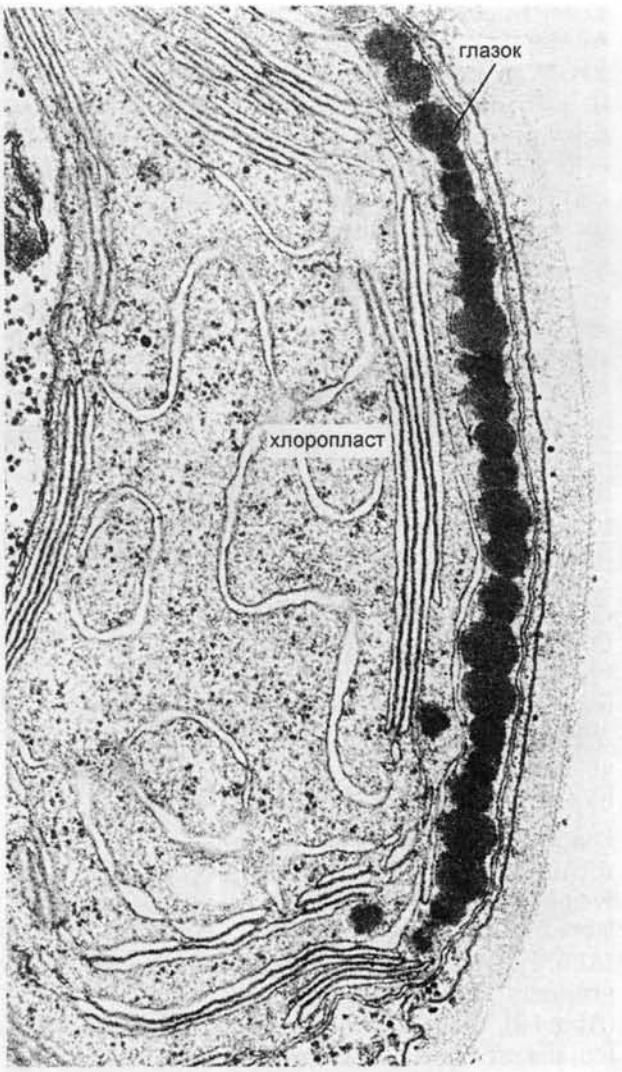
Илл. 16. Гидрогеносомы. *Placojoenia sinaica* (Parabasalea, Hypermastigida).
Масштаб 1,1 мкм. Оригинал R. Radek, Берлин.

В **хлоропластах** (пластидах) протекает фотосинтез. Как органеллы, функционирующие неограниченное время, они найдены только у одноклеточных со жгутиками. Если они появляются в плазме инфузорий или амебоидных форм, то речь идёт об органеллах, происходящих из пищи соответствующих организмов, которые некоторое время осуществ-



Илл. 17. Пластиды и мембранные системы различных одноклеточных фотоавтотрофных Metakaryota.
По Sleigh (1989). ЭС — эндоплазматическая сеть

http://jurassic.ru/



Илл. 18. Глазок (стигма) в хлоропласте.
Chlorogonium elongatum (Chloromonadida). Увел. × 49500. Оригинал D. Fischer-Defoy, Дармштадт.

ляют фотосинтез, но в конце концов разлагаются. Однако водоросли в специальных вакуолях, которые встречаются у видов амёб и инфузорий, живут в длительном симбиотическом сообществе со своими хозяевами.

Подобно митохондриям, пластиды состоят из двух мембранных систем. Таксоны различаются особенностями видоизменения их внутренней мембраны (тилакоидов) (илл. 17). Хлоропласты некоторых групп флагеллят содержат глазок (стигму) (илл. 18), скопление капель каротиноидов, которое часто находится вблизи основания жгутика. Предполагают, что глазок связан с фототаксическим поведением соответствующих одноклеточных, каким-то пока неясным способом он влияет на движения жгутика. Существуют также виды со стигмой в цитоплазме вне хлоропласта.



Илл. 19. Пищеварительные вакуоли у *Lembus* sp. (Ciliophora).
Длина около 40 мкм. Оригинал D.J. Patterson, Сидней.

Транспортные системы

Для клеточных процессов необходимы особые транспортные системы, которые обеспечивают образование, отделение, слияние и дальнейший транспорт вакуолей. Хотя основные процессы эндо-, интра- и экзоцитоза у одноклеточных и многоклеточных могут быть идентичны, у одноклеточных есть некоторые особенности. В первую очередь речь идёт об организмах, у которых (как, например, у определенных жгутиконосцев и инфузорий) имеется кортикальная плазма. Для того чтобы от их плазмалеммы могли отделяться пищеварительные вакуоли (илл. 19), а экскреторные вакуоли сливаться с ней, кортикальная система прерывается в некоторых областях, обеспечивая здесь прямой доступ к плазматической мембране из внутренних областей клетки.

Эндоцитоз жидких субстанций называют пиноцитозом, а поглощение частиц — фагоцитозом. Поскольку при пиноцитозе обычно поглощаются также и частицы, а при фагоцитозе — всегда и некоторое количество жидкости, резкой границы между этими процессами провести нельзя.

Различные стадии развития Apicomplexa имеют **микропоры**, которые служат для поступления пищи (илл. 62). В этих случаях можно говорить о цитостоме (клеточном рте), поскольку речь идёт не о временной, а о длительно существующей структуре. У фаготрофных видов есть разнообразные ротовые аппараты. Типичные формы с хорошо выраженным оральным (ротовым) аппаратом — это инфузории. По способу поступления пищи их разделяют на фильтраторов и глотателей.

Фильтраторы при помощи ресничек и мембранелл создают ток воды, который приносит им пищевые частицы. Ротовой аппарат этих инфузорий обычно состоит из нескольких отделов различной структуры и функции (илл. 70). В его основании находится область, кортикальная цитоплазма в которой настолько модифицирована, что она не препятствует отделению пищеварительных вакуолей. Механизмы, лежащие в основе отделения вакуолей, не выяснены.

http://jurassic.ru/

Глотатели, жертвами которых, как правило, становятся крупные организмы (например, другие одноклеточные), обладают, соответственно, большим по размеру ротовым аппаратом, который обычно способен сильно расширяться. Так, инфузория *Didinium* питается, главным образом, сравнительно крупными парамециями. Пока неизвестно, каким способом происходит открывание подобного ротового аппарата, равно как и неясна природа сил, которые делают возможным его открывание и закрывание.

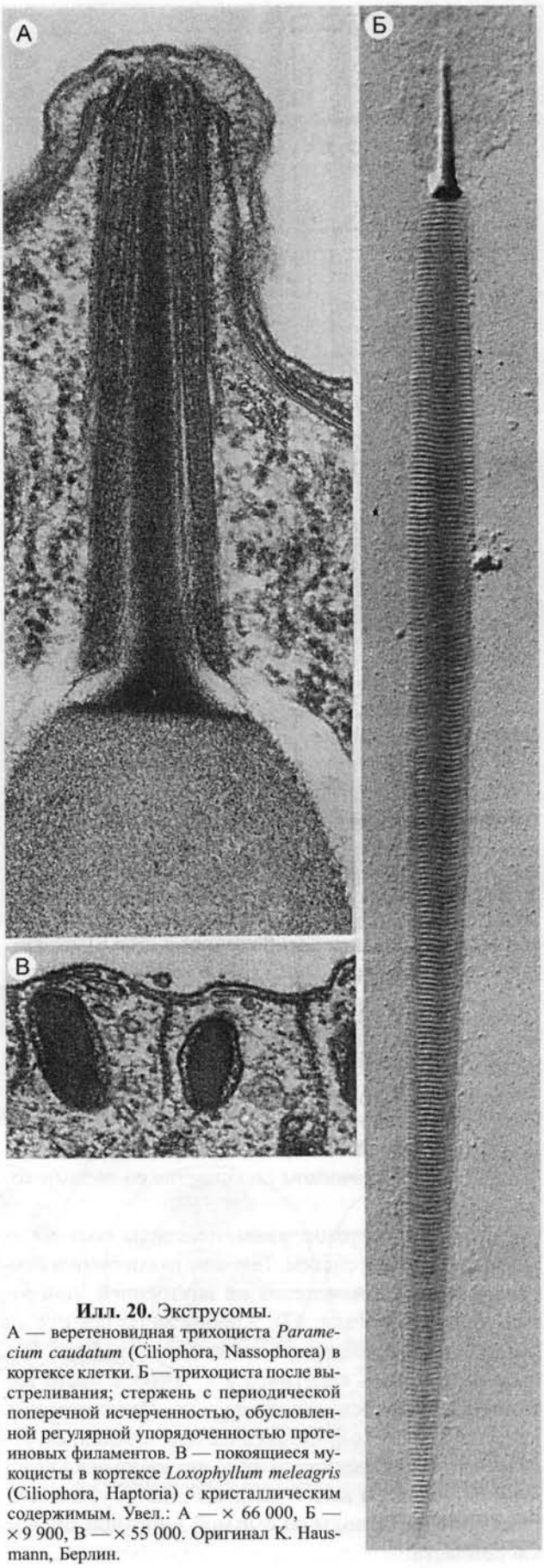
Виды инфузорий, которые специализируются на эндоцитозе нитчатых водорослей (например, *Pseudomicrothorax*, *Nassula*), для поступления пищи используют ротовой **палочковый аппарат**. Он состоит из пучков, расположенных в виде трубки, которые состоят из многочисленных микротрубочек, соединённых друг с другом поперечными мостиками (илл. 88).

На основе многочисленных совпадений в структуре и функции щупальца сосущих инфузорий (илл. 85) можно рассматривать как модифицированные палочковые аппараты. Имеются доказательства того, что часть микротрубочек палочкового аппарата связана с актином.

При противоположном процессе, **экзоцитозе**, вакуоли должны сливаться с плазматической мембраной, чтобы вывести их содержимое наружу, например при выстреливании экструсом, при опорожнении пульсирующей вакуоли или при дефекации. Во всех трёх случаях пелликулярная система, поскольку она присутствует, должна быть устроена так, чтобы могло легко проходить слияние плазмалеммы с соответствующей вакуолью. Иногда можно найти выводную пору, предназначенную для опорожнения сократительной вакуоли, и порошицу (**цитопиг**, **цитопрокт**) — для дефекации. Необходимое слияние мембран происходит только за короткий срок (секунды и доли секунды). После экзоцитоза вакуоли снова отделяются от плазматической мембраны, транспортируются назад в глубину клетки и, в случаях экструсом и вакуолей, предназначенных для дефекации, распадаются на мелкие пузырьки, которые потом вновь попадают в распоряжение клетки.

Хотя наблюдения под световым микроскопом показывают, что в основе опорожнения пульсирующих вакуолей лежит их сокращение, до сих пор нет убедительного представления о том, по какой функциональной схеме оно происходит. Представляется верным, напротив, что опорожнение дефекационных вакуолей осуществляется в результате внутреннего давления клетки.

Экструсомы — это типичные органеллы одноклеточных. Как структуры, окруженные мембраной, в спокойном состоянии они, главным образом, находятся в кортикальной цитоплазме клеток (илл. 20) и различаются у разных видов по структуре и функции. Их общая характеристика состоит в том, что при



Илл. 20. Экструсомы.
А — веретеновидная трихоциста *Paramecium caudatum* (Ciliophora, Nassophorea) в кортексе клетки. Б — трихоциста после выстреливания; стержень с периодической поперечной исчерченностью, обусловленной регулярной упорядоченностью протеиновых филаментов. В — покоящиеся мукоцисты в кортексе *Loxophyllum meleagris* (Ciliophora, Haptoria) с кристаллическим содержимым. Увел.: А — × 66 000, Б — × 9 900, В — × 55 000. Оригинал K. Hausmann, Берлин.

http://jurassic.ru/

механическом, электрическом или химическом раздражении они выводят своё содержимое наружу, причём каждый раз форма и структура этих органелл изменяется типичным способом. Известно около десяти типов экструсом, из которых три имеют особенно широкое распространение; это веретеновидные трихоцисты, мукоцисты и токсицисты.

Веретеновидные трихоцисты представлены в многочисленных таксонах жгутиконосцев и инфузорий. *Paramecium caudatum* — самый известный пример одноклеточного, оснащенного такими экструсомами. Трихоцисты, которые в спокойном состоянии находятся в кортикальной системе в виде веретеновидных органелл, за доли секунды выстреливают стреловидные белковые структуры в окружающую среду (илл. 20).

Эти стрелы состоят из особым образом оформленного наконечника и стержня. Наконечник и стержень всегда имеют заметную периодическую поперечную исчерченность, которая обусловлена регулярной трёхмерной упорядоченностью протеиновых нитей.

Выстреливание трихоцист представляется как быстрое развёртывание протеиновой сети, которая в спокойном состоянии уже заранее сформирована. Какие силы приводят к такому взрывоподобному развёртыванию, неизвестно. Биологическая роль трихоцист — защита от врагов.

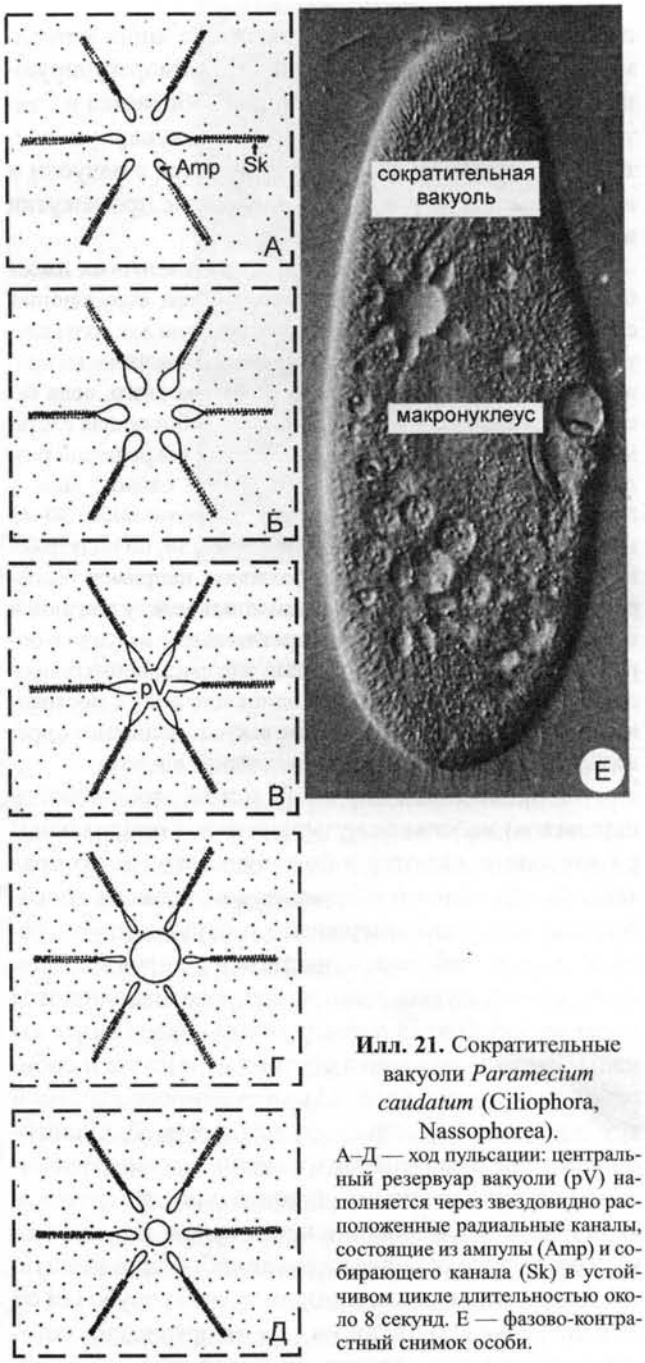
Мукоцисты (илл. 20) есть у жгутиконосных одноклеточных, инфузорий, а также, несколько иначе устроенные, у амёбовидных форм. В состоянии покоя содержимое этих органелл имеет плотную, регулярно исчерченную (паракристаллическую) структуру.

После их выхода, для которого требуется несколько секунд и который можно сравнить с вытеканием, снова появляется резко очерченное, регулярно структурированное образование, состоящее из нитевидных основных элементов, организованных обычно в шестиугольный узор. Содержимое органеллы многократно увеличивается в длину и ширину по сравнению с исходной формой. Функция мукоцист по-видимому, связана с образованием цист у покоящихся стадий, однако прямых доказательств этого пока нет.

Функция **токсицист** (илл. 82) не вызывает сомнений. Эти экструсомы парализуют или даже умерщвляют организмы-жертвы, после чего они легко могут быть фагоцитированы. Поэтому среди одноклеточных такими органеллами обладают преимущественно глотатели.

Содержимое покоящихся токсицист состоит из капсулы, в которую в простейшем случае ввёрнут рукав во всю её длину. Этот рукав, в зависимости от его типа, при выстреливании выворачивается или выдвигается телескопически; так он выходит наружу и, подобно игле для инъекций, проникает в жертву. При этом, вероятно, инъецируется ядовитое вещество. Во многих случаях вывернутый рукав в два или три раза длиннее капсулы.

По структуре и функции токсицисты обнаруживают замечательное сходство со стрекательными капсулами книдарий. Самое заметное различие между ними в размерах: у книдарий на одну клетку приходится одна стрекательная капсула, тогда как одноклеточные, соответственно, обладают сотнями токсикоцист, очень маленьких в сравнении со стрекательными капсулами.



Илл. 21. Сократительные вакуоли *Paramecium caudatum* (Ciliophora, Nassophorea).
А–Д — ход пульсации: центральный резервуар вакуоли (pV) наполняется через звездовидно расположенные радиальные каналы, состоящие из ампулы (Amp) и собирающего канала (Sk) в устойчивом цикле длительностью около 8 секунд. Е — фазово-контрастный снимок особи.

Гаптоцисты в головках щупалец у сосущих инфузорий представляют собой, вероятно, модифицированные токсицисты. Они служат для обездвиживания жертвы.

Сократительные вакуоли — это мембранные структуры, типичные для одноклеточных, но представленные и у некоторых Metazoa. Вакуоль — видимая под световым микроскопом часть сложной си-

http://jurassic.ru/

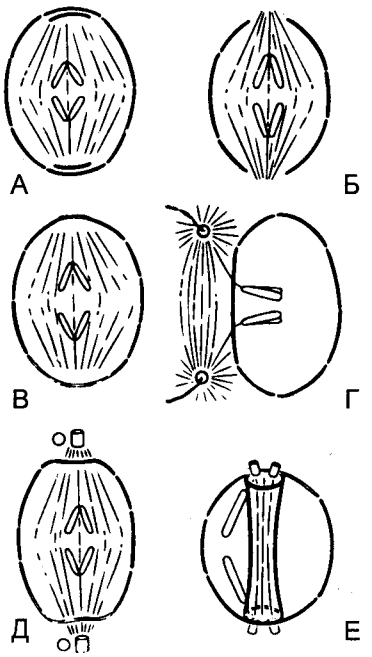
стемы, которая может быть выявлена лишь методами электронной микроскопии. Это осморегулирующая органелла: жидкость, которая собирается из цитоплазмы в губчатую канальную и лакунарную системы (спонгиоме), далее накапливается в вакуоли и выводится наружу через определённые промежутки времени (илл. 21).

Цитоплазма у пресноводных одноклеточных имеет более высокую концентрацию ионов, чем окружающая среда. Вследствие этого через проницаемую для воды клеточную мембрану вода извне постоянно осмотически проникает в клетку. Клетка бы лопнула из-за этого, если бы сократительная вакуоль как постоянно работающая система не обеспечивала равновесие. Частота сокращений различна у разных видов: у *Amoeba proteus* около 5 мин, у *Paramecium caudatum* — 5–10 сек, у *Spirostomum* 30–40 мин. Она зависит от размера тела и вакуоли, но подвержена также влиянию и внешних факторов, например температуры и градиента концентраций ионов между плазмой и внешней средой. Служат ли сократительные вакуоли в определённой мере и для выделения водорастворимых продуктов обмена, неизвестно. У одноклеточных с постоянной формой тела сократительные вакуоли занимают определённое видоспецифическое положение в клетке.

В простейшем случае (у некоторых амёбоидных видов) маленькие пузырьки перед опорожнением вакуоли сливаются в большую вакуоль, которая затем соединяется с плазмалеммой и таким способом выводит своё содержимое в окружающую среду. У многих инфузорий, например у видов *Paramecium*, обе их пульсирующие вакуоли наполняются через звездообразно расположенные радиальные каналы. Радиальный канал состоит из ампулы и собирательного канала (илл. 21), окружённого системой трубочек и пузырьков — спонгиоплазмой. Спонгиоплазма представлена микроскопическими трубочками, декорированными цитоплазмой, по которым вода переходит в собирательный канал. По-видимому, спонгиоплазма представляет собой проводящую систему, в то время как декорированные трубочки по её периферии собственно и есть те органеллы, которые служат для отделения жидкости.

Трубочки декорированы спирально расположенными грибовидными образованиями. Подобное покрытие мембран находят у всех выделительных органелл одноклеточных. По новейшим представлениям, это связано с тем, что грибовидные структуры на декорированных трубочках действуют как протонные помпы, которые осуществляют транспорт воды в сократительные вакуоли, направленный против осмотического градиента.

У динофлагеллят имеются так называемые пузулы (илл. 59), функция которых сопоставима с функцией сократительных вакуолей. У них, однако, лишь эпизодически наблюдается набухание и сжатие, но почти никогда не бывает регулярной пульсации. Пока до конца не ясно, действительно ли пузулы имеют отношение к осморегуляции.



Илл. 22. Типы митоза (изображены только две хроматиды). А — *Nassula* (Ciliophora), микронуклеус. Б — *Chlamydomonas* (Phytomonadea). В — *Rotaliella* (Foraminifera). Г — *Barbulanympha* (Parabasalea, Hypermastigida). Д — *Myxotheca* (Granulorticulosea). Е — *Syndinium* (Dinoflagellata). Из Грелля (Grell, 1980).

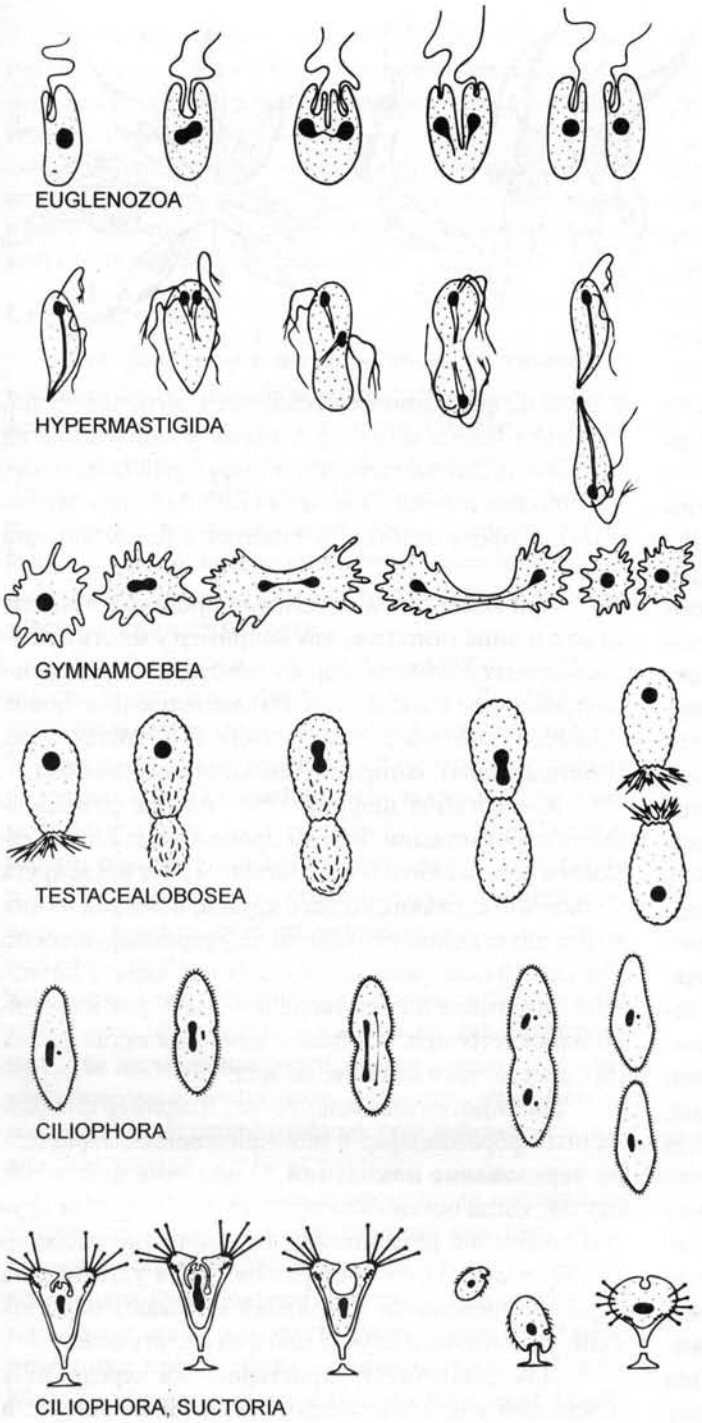
Размножение и жизненный цикл

Все простейшие обладают как минимум одним клеточным ядром. У некоторых одноклеточных есть много одинаковых ядер, благодаря чему при определённых обстоятельствах становится возможным увеличение объёма клетки (например, у амёб из рода *Chaos*). В зависимости от таксона, ядра могут быть гаплоидными или диплоидными. Другие одноклеточные — прежде всего фораминиферы и инфузории — имеют ядра двух типов: как минимум, один микронуклеус и один макронуклеус. Это явление называют **ядерный дуализм**.

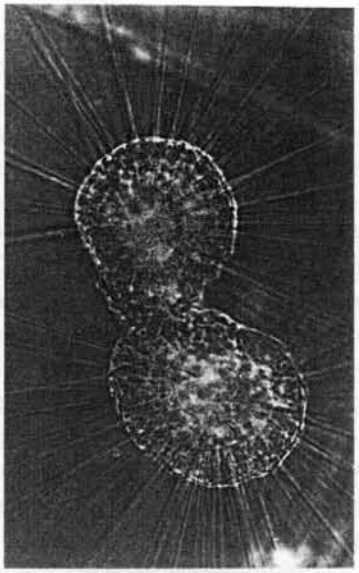
Ядра обоих типов могут быть многочисленными. У инфузорий **микронуклеусы** диплоидны и служат носителями генетической информации (генеративные ядра); **макронуклеусы** (соматические ядра), напротив, полиплоидны (до 5000-плоидных) и управляют обменом веществ. Инфузории могут жить без микронуклеуса, однако быстро погибают без макронуклеуса.

Хромосомы в макронуклеусах не всегда представлены в соответствующем числе: многократно амплифицироваться может лишь часть генома. У брюхоресничных инфузорий, например, в макронуклеусе имеется лишь 5% генома микронуклеуса. ДНК находится в нём в виде миллионов коротких линейных фрагментов, содержащих по одному гену.

http://Jurassic.ru/



Илл. 23. Формы бесполого размножения одноклеточных эукариот.



Илл. 24. Бесполое размножение. Деление *Actinosphaerium eichhorni* (Heliozoea). Оригинал P. Emschermann, Фрайбург.

Различия ядер проявляются не только в отношении их числа и функции, но и в способе их деления (внешнее или внутреннее веретено, интактная или фрагментированная ядерная оболочка и т.д. (илл. 22)).

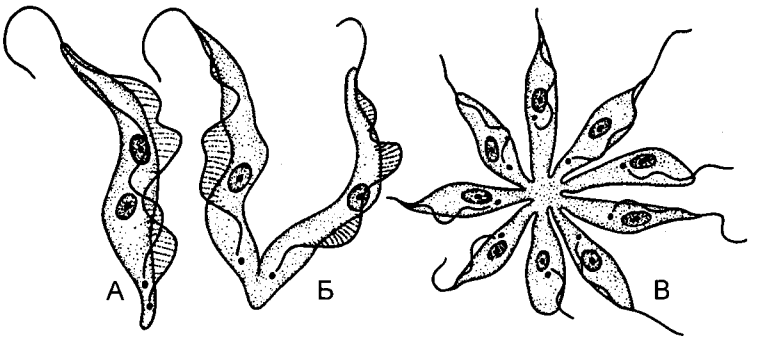
Как правило, ядро делится митотически, после чего обычно происходит деление клетки, что лежит в основе **бесполого размножения** (агамогонии); преобладает **деление на две клетки** (илл. 23, 24, 25). У голых амебоидных клеток, у которых не удаётся распознать никакой полярности, перетяжка образуется в любом месте (илл. 23). У амёбоидных форм, имеющих оболочку, при клеточном делении должен образоваться наружный скелет и для нового индивида. В этих случаях псевдостом (отверстие, через которое псевдоподии выводится наружу) задаёт полярность клетки. Новая оболочка надстраивается как зеркальное отражение уже имеющегося «домика» (илл. 23).

Жгутиконосцы делятся, как правило, вдоль их продольной оси (илл. 23, 25). Правда, в некоторых случаях продольное деление заметно только в начале процесса цитокинеза. На более поздних его этапах целостные цитоплазматические комплексы (например, жгутики со своими корешковыми структурами и ядром) перемещаются к протоволежащему полюсу клетки (илл. 23).

Поперечное деление типично для инфузорий (илл. 23). При этом происходят довольно сложные морфогенетические процессы, например стоматогенез (возникновение нового ротового аппарата), образование второго цитопига, удвоение сократительных вакуолей, а также увеличение кортикальной системы.

Следующий способ деления — **почкование** — специфичен для сидячих инфузорий (илл. 23). Так называют развитие маленьких дочерних особей (например, бродяжек у Suctoria), которые, будучи свободноживущими организмами, могут осваивать новое пространство для жизни (илл. 86). Поскольку бро-

http://jurassic.ru/



Илл. 25. Бесполое размножение.
А, Б — деление в продольном направлении у одного из видов *Trypanosoma* (Trypanosomatea). В — множественное деление у *Trypanosoma*. Из Grell (1964).

дяжки сильно отличаются по своему строению от материнских клеток, но приобретают исходную форму после прикрепления к подходящему субстрату, их онтогенез представляет собой разновидность метаморфоза.

Множественное деление наиболее обычно для паразитических одноклеточных — например, шизогония у Apicomplexa (илл. 25). Благодаря этому способу деления, при котором в особых случаях из одной клетки могут возникать сотни дочерних особей, обеспечивается эффективное заражение нового хозяина. У свободноживущих одноклеточных (как, например, у *Noctiluca scintillans*) множественное деление встречается значительно реже, и его биологическое значение непонятно.

Во многих таксонах, например у фитомонад, фораминифер, Apicomplexa и инфузорий, наблюдается **половой процесс**. Под ним понимается копуляция двух гаплоидных гамет или гаметных ядер. В **зиготе** происходит слияние ядер (кариогамия) в **синкарион**. Перед этим диплоидный набор хромосом должен наполовину редуцироваться в ходе мейоза. В разных группах с половым размножением мейоз занимает разное место в жизненном цикле.

Одноклеточные — хороший пример того, что половой процесс не обязательно должен быть связан с репродукцией. Например, конъюгация инфузорий является половым процессом без размножения.

Различают три разновидности полового процесса: гаметогамию, автогамию и гамонтогамию. При гаметогамии происходит копуляция (слияние) свободноподвижных гамет от двух различных гамонтов (клеток, образующих гаметы). Если гаметы морфологически не отличаются друг от друга, говорят об изогамии; при анизогамии размеры, форма или структура гамет различны. Наконец, оогамия — это вариант анизогамии, при котором мужские и женские гаметы напоминают по своему облику и различиям в размерах сперматозоиды и яйцеклетки многоклеточных.

Автогамными называют тех одноклеточных, у которых копулируют гаметы (или гаметные ядра), происходящие от одного гамонта (самооплодотворение). Этот вид полового размножения известен у солнечников, фораминифер (например, *Actinophrys sol*, *Rotaliella heterocaryotica*), а также у гипермастигид (например, *Barbulanympha*) и инфузорий (например, *Paramecium aurelia*, *Euplotes minuta*, *Tetrahymena rostrata*). Эффект автогамии видится в рекомбинации генов.

При гамонтогамии половой процесс начинается со слияния гамонтов, как например у многих многокамерных фораминифер и у некоторых Apicomplexa (грегарины и аделеиды). На последующих этапах процесса появляются гаметы (или, по крайней мере, гаметные ядра), которые сливаются между собой.

Конъюгация инфузорий — особая разновидность гамонтогамии. В этом процессе две клетки гамонтов (конъюганты) располагаются друг возле друга и локально сливаются одна с другой; в каждой из них в ходе двухстадийного мейоза дифференцируются по два сексуально различных гаметных ядра и происходит взаимное оплодотворение. Здесь уже на уровне одноклеточных возникает двуполая организация (процесс конъюгации см. на илл. 72).

Для многих одноклеточных, например для различных фораминифер и для Apicomplexa, характерно **чередование поколений**. О нём речь идёт в том случае, когда организмы из следующих друг за другом поколений размножаются различными способами. Если смена способов размножения установлена строго, чередование поколений называют облигатным; в противном случае оно факультативное.

Для дальнейшей характеристики чередования поколений у одноклеточных важен также момент, в который происходит редукция числа хромосом (мейоз). Если смена способа размножения не сопряжена с изменением состояния хромосомного набора, то чередование поколений является гомофазным; в иных случаях его называют гетерофазным. В итоге получается три типа чередования поколений:

1. Гапло-гомофазное: диплоидна только зигота, все остальные стадии гаплоидные (например, у Apicomplexa).

2. Дипло-гомофазное: гаплоидны только гаметы (или гаметные ядра), все остальные стадии диплоидны (например, у инфузорий).

http://jurassic.ru/

3. Гетерофазное: за (гаплоидным или диплоидным) поколением с бесполым размножением следует поколение, которое размножается половым путем (например, у фораминифер).

При чередовании поколений у фораминифер оба поколения бывают как идентичными по своему строению, так и настолько сильно отличающимися друг от друга, что могут быть отнесены к разным видам.

Систематика

При реконструкции филогенеза растительных и животных организмов исходят из предпосылки, что все эукариотические существа происходят от одного предкового вида и поэтому образуют монофилетический таксон **Eukaryota**. Из этой предпосылки следует представление о современных одноклеточных Eukaryota как о парафилетическом таксоне, который выделяется лишь по одному плезиоморфному признаку — одноклеточности.

Таким образом, с точки зрения филогенетической систематики нет такого таксона как **Protista**. При традиционном разделении простейших на «одноклеточных животных», или **Protozoa** и «одноклеточных растениях», или **Protophyta** речь также идёт не о монофилетических группах, а, скорее, о полифилетическом объединении совершенно различных таксонов и парафилетических группировках. По этой причине их тоже не следует использовать в современной системе. Разделение одноклеточных эукариот на животные и растительные организмы противоречит ходу филогенеза, поскольку, вероятно, фотоавтотрофные (так называемые растительные) одноклеточные многократно и независимо — то есть вторично — развивались из гетеротрофных (так называемых животных) клеток.

Общий предок всех современных организмов с одноклеточной и многоклеточной тканевой организацией был одноклеточным существом, которое — по данным микропалеонтологии — жило уже два миллиарда лет назад и по своим размерам (5–20 мкм) отчётливо превосходило прокариот (илл. 118А). Между этим периодом протерозоя и первым надёжно установленным появлением многоклеточных животных и растений, сохранившихся в ископаемом состоянии, в палеозое лежит огромный отрезок времени (около 700 млн. лет), в течение которого должна была произойти эволюция планов строения современных одно- и многоклеточных организмов. Поскольку трактовка ископаемых остатков из протерозоя очень ненадёжна, то при реконструкции эволюционной истории руководствуются прежде всего сравнением морфологических, биохимических и молекулярно-биологических характеристик и выявлением их гомологий у современных живых существ. При этом данные биогеохимии оказывают ценную помощь, позволяя реконструировать «рамочные» экологические условия в древние периоды истории Земли.

Эволюция от праорганизмов к современным и вымершим таксонам животного и растительного мира сопровождалась радикальными изменениями атмо-, гидро- и литосферы. Эти изменения были в значительной мере обусловлены жизнедеятельностью фотоавтотрофных прокариот, прежде всего цианобактерий, которые появились как свободноживущие организмы (например, сине-зелёные в составе строматолитов), а позже — ещё и как симбиотические партнеры эукариотных живых существ. В результате фотолитического расщепления воды содержание кислорода в атмосфере возросло приблизительно от 0% до современного уровня, который стабилизировался примерно 400 млн. лет назад. Вследствие обогащения атмосферы и гидросферы кислородом имели место процессы окисления, которые привели, в частности, к выветриванию на поверхности Земли и высвобождению питательных солей. Дальнейшим последствием фотосинтеза стало уменьшение содержания углекислого газа в океанах и атмосфере, сопровождавшееся, среди прочего, образованием мощных толщ осадков из кремнезёма и углекислого кальция.

Для реконструкции эволюционной истории следует учитывать тот важный факт, что свободный кислород представляет собой яд для клетки. Известно, что рецентные клетки избегают кислородного отравления лишь в том случае, если в них идут процессы поглощения кислорода. Эти процессы могут быть либо приурочены к определённым компартментам клетки (пероксисомам или глиоксисомам, гидрогеносомам, митохондриям), либо могут осуществляться особыми эндосимбиотическими бактериями, которые способны к активному дыханию и свободно располагаются в цитоплазме или в вакуолях. Поэтому следует исходить из того, что при увеличении содержания кислорода в атмосфере эволюционным преимуществом обладали также и свободные эукариоты, которые жили в тесном контакте с аэробными бактериями или же обладали гидрогеносомами.

Очень вероятным представляется происхождение митохондрий в результате такого симбиоза с прокариотами. Обстоятельства, лежащие в основе такого пути развития, описаны **эндосимбиотической теорией** [= теорией симбиогенеза]. При этом всё большее предпочтение отдаётся представлению о том, что митохондрии возникли однократно, в остальных же случаях развитие симбиотических ассоциаций остановилось на менее совершенной ступени, как у Parabasalea.

http://jurassic.ru/

Гидрогеносомы найдены только у одноклеточных, лишённых митохондрий. Пока неясно, появились ли они в результате преобразования митохондрий или им подобных симбионтов, или же постепенно сформировались внутри клетки хозяина. Признается, однако, что гидрогеносомы инфузорий из рубца жвачных возникли независимо от гидрогеносом жгутиконосцев (Parabasalea), обитающих в кишечнике термитов. Но в любом случае наличие митохондрий или гидрогеносом — это производный признак, который может быть привлечён для выявления монофилетических таксонов (Parabasalea, Metakaryota).

Эндосимбиотическая теория также объясняет и происхождение пластид. Этот шаг, однако, был связан с уже устоявшимся присутствием митохондрий и мог, по-видимому, произойти только у Metakaryota. Формированию типичных пластид, функционирующих длительное время, также предшествовали многочисленные стадии эндосимбиоза между метакариотической клеткой-хозяином и прокариотами.

Эндосимбионты, ставшие пластидами, родственны современным цианобактериям. Очевидно, что в ходе эволюции появилось два таксона с настоящими пластидами: это Chlorophyta и Biliphyta. Вероятно, эти два таксона прежде всего различались между собой лишь по составу пигментов у своих симбионтов: красные водоросли обладают, помимо дополнительных пигментов, хлорофиллами *a* и *c*; зеленые же водоросли и высшие растения, произошедшие от них, имеют хлорофиллы *a* и *b*. Другие таксоны (например, некоторые Euglenozoa и Dinoflagellata) приобрели способность к фотоавтотрофности благодаря эндосимбиозу с эукариотическими клетками, уже имеющими пластиды.

Следует повторить ещё раз: приобретение пластид в результате эндосимбиоза с про- или эукариотическим клетками происходило с высокой вероятностью многократно, причём эндосимбионты несомненно произошли от общего предка. По этой причине растения — будь то одноклеточные или многоклеточные — не образуют ни монофилетического, ни парафилетического единства; этот термин обозначает различные эукариотические организмы с фотоавтотрофным питанием.

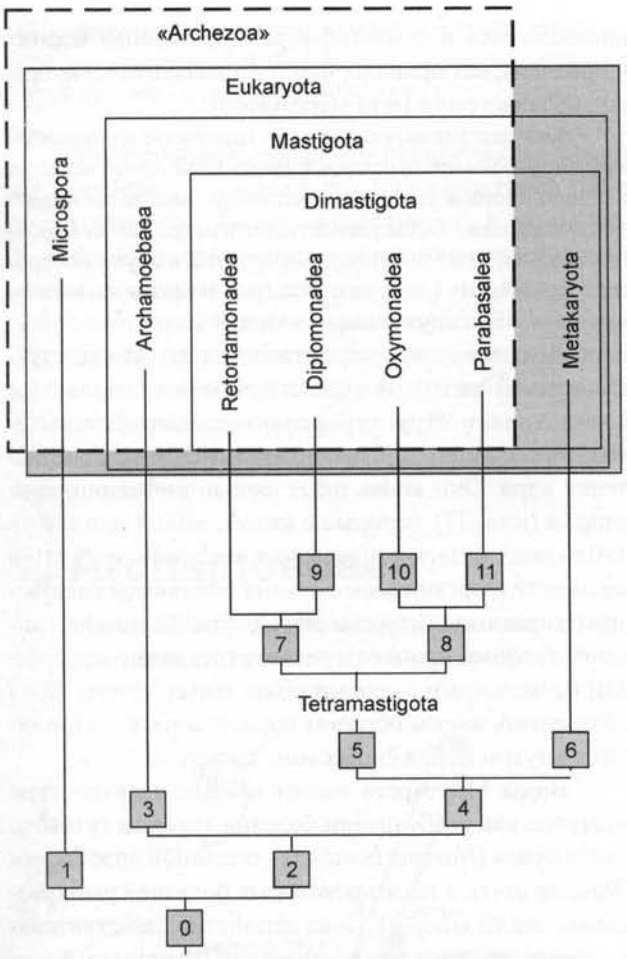
При реконструкции эволюционной истории эукариотических клеток-хозяев большое значение придают наличию типичных **жгутиков** (равно как и принадлежащих им корешковых аппаратов). Хотя эволюция этого аппарата движения остаётся предметом дискуссий (его происхождение объясняется либо анагенетическим развитием из более простых ассоциаций микротрубочек, либо же приобретением их от эндосимбионтов, вошедших в состав клетки), наличие жгутиков у отдельных таксонов рассматривается как производный признак. Отсутствие этих органелл может быть исходным состоянием, если оно сопряжено с появлением других анцестральных особенностей. При наличии же других черт более позднего происхождения (например, митохондрий и пластид) отсутствие жгутиков следует трактовать как производный признак. Считается, например, что вторичная потеря жгутиков имела место у многочисленных групп, до сих пор помещаемых в «Sarcodina», и поэтому их нельзя больше ставить в основу системы одноклеточных.

Отсутствие или наличие **диктиосом** (аппарата Гольджи) интерпретируют подобным же образом. Бросается в глаза, что эта система мембранных цистерн найдена только в тех клетках, которые также снабжены и гидрогеносомами или митохондриями. Предположительно, в период эволюционного становления аппарата Гольджи его функции в существенной мере были обусловлены сменой типа питания: вместо осмотрофии и фагоцитоза органических частиц у одноклеточных появилось хищничеством. Это способствовало эволюции GERL-комплекса (Golgi — ER — Lysosomen или аппарат Гольджи — эндоплазматический ретикулюм — лизосомы). Новой задачей диктиосом стал синтез оболочек, цист, а также экструсом у одноклеточных, которые, имея подобные структуры для нападения и защиты, могли, очевидно, развивать лучшие стратегии выживания.

Новые данные ультраструктурных и молекулярных исследований позволили произвести реконструкцию системы, которая на уровне одноклеточных существенно отличается от традиционной системы. Правда, во многих деталях она остаётся пока лишь предварительной (илл. 26). Для **предка** эукариот можно предполагать такую организацию, при которой, помимо прочего, уже имелась высокодифференцированная мембранная система, которая, наряду с шероховатым и гладким ЭР (эндоплазматический ретикулюм), прежде всего включала и ядерную оболочку. У этого организма были также хромосомы и аппарат митотического деления, образованный микротрубочками. Кроме того, предковый организм был уже оснащён системой микрофиламентов, нужной для деления и движения клетки, а также 70S-рибосомами. Однако жгутики, митохондрии, гидрогеносомы и типичные диктиосомы (с тремя или бóльшим числом цистерн) у него отсутствовали.

Если последовательно придерживаться представлений филогенетической систематики, то эти сведения, полученные лишь за последнее десятилетие, должны привести к ликвидации многих давно известных таксонов. Так, например, «Mastigophora» или «Flagellata», «Sarcomastigophora», «Zoomastigophora», «Phytomastigophora», «Sarcodina» и некоторые их под-

http://jurassic.ru/



Илл. 26. Родственные отношения между базальными группами одноклеточных.

Апоморфии: 0 — ядерная оболочка; митоз; мейоз; микротрубочки; микрофиламенты; фагоцитоз; амёбоидная подвижность; 1 — полярные нити, диплокариотия (появление спаренных ядер); 2 — жгутики со структурой 9 × 2+2; микротрубочки, отходящие от кинетосом, связаны с клеточным ядром; 80-S рибосомы; эндосимбиоз с бактериями для предотвращения кислородной интоксикации; 3 — корзинообразная оболочка из микротрубочек вокруг ядра; редукция жгутиков; возврат (возможно, конвергентный) к амёбоидной подвижности; 4 — первично два жгутика (кинетосомы и, соответственно, центриоли всегда парные); образование двусторонней симметрии благодаря микротубулярному цитоскелету и цитостому; разделение труда между жгутиками; 5 — первично четыре жгутика в конфигурации 3+1; 6 — превращение симбиотических бактерий в митохондрии (появление двухгеномных организмов); анагенез типичных диктиосом; образование чешуек и мастигонем на жгутиках; 7 — цитостом прикрыт цитостомальными губами; 8 — аксостиль из микротрубочек, редукция цитостома; 9 — сдвоенные организмы с зеркальной симметрией и с признаками ретортомонад; 10 — жгутик, обеспечивающий движение, первично в виде ундулирующей мембраны; аксостиль подвижен и служит для локомоции; 11 — анагенез диктиосом и, соответственно, парабазального аппарата; увеличение числа жгутиков (до > 10000) или их редукция (до 0); гидрогеносомы.

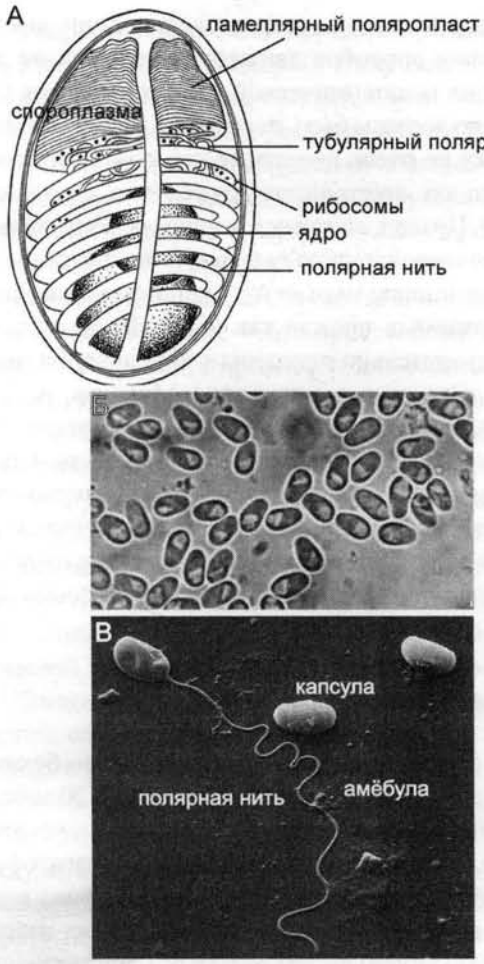
группы (например, «Heliozoa») представляют собой полифилетические группировки. Следует распрощаться со столь привычной нам системой Бючли (**Sarcodina** — **Sporozoa** — **Mastigophora** — **Infusoria**), равно как и с систематикой 1980 г. (Levine et al.). Термины «жгутиконосцы» или «амёбы» и им подобные должны теперь использоваться лишь для характеристики способов движения, но никак не для обозначения таксономической принадлежности. Одновременно должны быть повышены в ранге небольшие и пока не очень известные таксоны (например, Microspora как сестринская группа всех остальных эукариот). Правда, систему в полном объёме пока не удаётся последовательно выстроить на филогенетических принципах: многие из групп невысокого ранга, обозначаемых прежде как «Sarcodina», должны быть предварительно отнесены к «Metakaryota insertae sedis». Это относится также к Myxozoa, Ascetospora и к другим группам бывших «Sporozoa», чьё систематическое положение остаётся открытым. Возможно, дальнейшие (прежде всего, молекулярно-биологические) исследования приведут к некоторым изменениям этой системы, однако её базовая структура, приведённая здесь, может оказаться весьма стабильной.

1. Microspora

Все без исключения Microspora — это безжгутиковые, очень мелкие (не превышающие 20 мкм на стадии споры) внутриклеточные паразиты, которые в редких случаях располагаются внутри паразитофорных вакуолей, а обычно свободно пребывают в цитоплазме клетки-хозяина. Спектр хозяев (их известно около 900 видов) простирается от одноклеточных (Apicomplexa, Myxozoa, Ciliophora), кишечнополостных, плоских червей, нематод, аннелид, моллюсков, членистоногих и мшанок до позвоночных. Наиболее распространены они у членистоногих, а среди позвоночных — у костных рыб. Из млекопитающих их хозяева — прежде всего грызуны и хищные, а также приматы. Растительные организмы микроспоры не поражают.

Для Microspora характерно присутствие в клетках диплокариотического (двойного) ядра и необычных для эукариот 70S-рибосом (и некоторых других сопряжённых признаков, типичных для прокариот), наличие хитина в составе оболочки споры, первичное отсутствие митохондрий и жгутиков, а также наличие крайне своеобразного экструзионного аппарата (илл. 27). В покоящейся споре этот аппарат состоит из свёрнутой тубулярной полярной нити, зафиксированной наслоениями белка, а также — у Microsporea — ламеллярного поляропласта из стопок плотно упакованных или везикулярных мембранных органелл. Морфологически эта система, очевидно, впячивание клеточной мембраны. Помимо этого, одно- или двуядерная клетка (называемая амебоидным зародышем, амёбулой или спороплазмой) содержит лишь немного органелл, таких как шероховатый ЭПР, свободные

http://jurassic.ru/



Илл. 27. Microspora.
А — покоящаяся спора, схема. Б — *Pleistophora typicalis*. Споры. В — *Nosema tractabile*. Споры, среди них одна с выброшенной полярной нитью. Увел.: Б — × 3 000, В — × 2 000. А — по Lali и Owen (1988); Б — из Canning (1977); В — из Larsson (1981).

рибосомы, стопку плоских мембран, отдалённо напоминающую диктиосому, а также — особую вакуоль (постеросому).

В клеточных культурах можно наблюдать процесс инвазии, детали которого ещё не выяснены полностью. В норме *in vivo* он осуществляется посредством спор, которые с пищей попадают в организм хозяина. В пищеварительном тракте давление внутри спор изменяется (вероятно, из-за набухания поляропластов и постеросом). Осмотически обусловленное повышение тургорного давления вызывает взрывообразно быстрое выворачивание полярной нити (илл. 27В). Кинетическая энергия такого экструзионного процесса достаточна для того, чтобы пронзить клеточную мембрану, саму клетку и даже оболочку цисты. Через образовавшееся отверстие полярная нить, достигающая длины в несколько сотен микрометров, вводит амебоидного зародыша в клетку хозяина. Внутри этой клетки — а речь идёт прежде всего об эпителиальных клетках — зародыш паразита превращается в слабодифференцированный меронт и проходит, как правило, через несколько циклов бесполой шизогонии (или мерогонии).

Кажется удивительным, что некоторые из поражённых клеток-хозяев приспосабливают свой обмен веществ к изменившимся условиям. Например, они увеличивают число ядрышек, чтобы удовлетворить потребность меронтов в белках, или даже гипертрофируются в опухолеподобные образования (ксеномы) размером в несколько миллиметров за счёт окружающих их клеток.

Деление ядра у меронтов происходит как внутриядерный митоз. В ходе спорогонии появляются более сложно структурированные споробласты; у некоторых видов наблюдаются и мейотические деления ядра. Они вновь дают начало инфекционным спорам (илл. 27), которые с калом, мочой или с трупами своих хозяев попадают во внешнюю среду или же вместе с организмом хозяина поедаются следующим хозяином. Гетероморфные стадии демонстрируют сложные процессы развития и связаны с одной или несколькими сменами облигатных хозяев. Пока неизвестно, каким образом паразиты распространяются внутри поражённых ими хозяев.

Виды Microspora имеют важное практическое значение как возбудители болезни гусениц тутового шелкопряда (*Nosema bombicis*), пчелиной дизентерии (*Nosema apis*), а также некоторых болезней рыб (различные виды *Glugea*). Пока непонятно, действительно ли присутствие микроспоридий (например, *Encephalitozoon* spp.) у людей, больных СПИДом, является случайным побочным синдромом, сопряжённым с общим состоянием их организма. Есть попытки использовать определённые виды как сверхпаразитов — например *Vairimorpha necatrix* для борьбы с гусеницами чешуекрылых или *Nosema locustae* — против нашествий тропической саранчи.

Разделение Microspora на систематические группы более низкого ранга проведено на основе степени сложности их экструзионного аппарата.

1.1. Rudimicrosporea

Рудиментарный, то есть вторично упрощённый, экструзионный аппарат без поляробласта и постеросомы. Обитают преимущественно в грегаринах (см. Apicomplexa), паразитирующих у кольчатых червей.

Metchnikovella hovassei, споры около 2 мкм, в грегаринах у *Perinereis* (Polychaeta).

1.2. Microsporea

Сложный экструзионный аппарат с поляробластом. Многослойная стенка споры, содержащая хитин.

**Vairimorpha necatrix*, споры 2–6 мкм, в жировом теле бабочек. — **Encephalitozoon cuniculi*, 2 мкм, в почках и

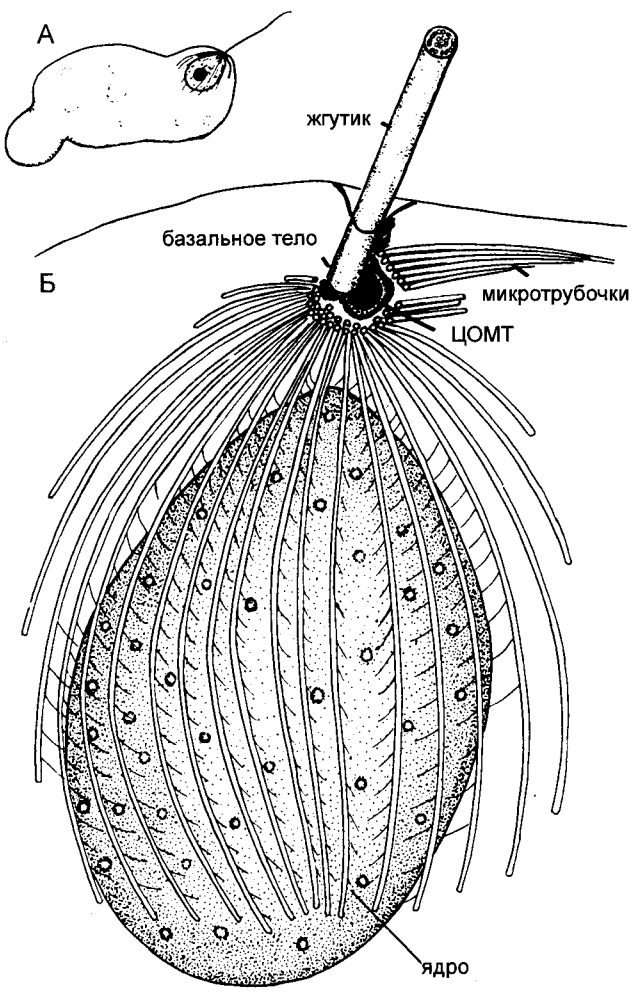
http://jurassic.ru/

соединительной ткани различных млекопитающих. — **Nosema bombycis*, 3–4 мкм, во всех тканях гусениц и бабочек тутового шелкопряда *Bombyx mori*.

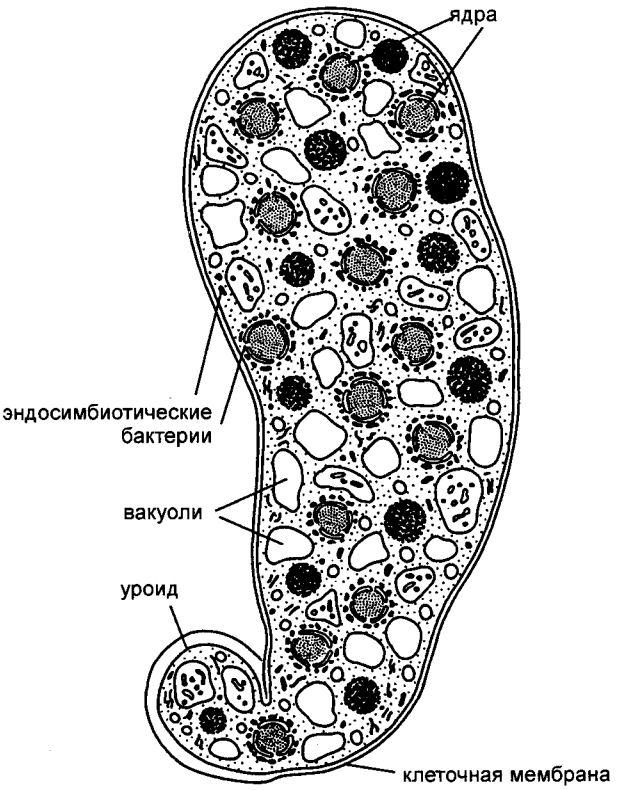
Все остальные эукариоты объединяются в группу **Mastigota**, поскольку для них характерно наличие жгутикового аппарата (мастигота). К этому таксону принадлежат не только все одноклеточные эукариоты, о которых пойдет речь ниже, но также и все многоклеточные «грибы», «растения» и «животные». Корешковая стуктура жгутикового аппарата первично находится в тесной связи с одним или несколькими ядрами, имеющимися в клетке. Жгутики (флагеллы) исходно были одиночными, но позже появились и парные.

2. Archamoebaea

Архамёбы представляют ещё тот изначальный тип жгутиконосных одноклеточных, который характеризуется непарными кинетосомами. Вторичное усовершенствование амебоидного способа движения у них объясняется, возможно, редукцией аксонем у жгутиков.



Илл. 28. *Mastigina* sp. (Archamoebaea).
А — общий вид. Б — кариомастигонт с ядром, базальным телом (кинетосомой), центром организации микротрубочек (ЦОМТ) и микротрубочками, отходящими от него. Из Brugerolle (1991).



Илл. 29. *Pelomyxa palustris* (Archamoebaea). Схема организации.
Жгутики не указаны. Размер до 5 мм, несколько сотен клеточных ядер. По Margulis, McKhann и Olendzenski (1993).

Синапоморфией для представителей этой группы служит наличие флагеллярно-цитоскелетного комплекса (кариомастигота), в состав которого входят (1) кинетосома жгутика, (2) микротрубочки, отходящие от центра организации микротрубочек (ЦОМТ), а также (3) клеточное ядро. В типичном случае ядро расположено внутри этой системы как в конусе или в бокале (илл. 28). Жгутиковый аппарат (мастигот), который может быть один или таких аппаратов может быть несколько, состоят только из одного жгутика и одного базального тельца.

К этой группе относятся несколько широко распространённых видов, среди которых *Pelomyxa palustris* (илл. 29). Только несколько лет назад было открыто, что задний конец этой мешковидной клетки размером 1–5 мм снабжён несколькими жгутиками. Они имеют структуру, типичную для жгутиков эукариот, но, очевидно, они не способны к движению. Локомоция, как и у типичных амёб, осуществляется потоком эндоплазмы вблизи субстрата, сопряжённым с трансформацией эктоплазмы в эндоплазму в каудаль-

http://jurassic.ru/

ной части клетки и обратным превращением эндо- в эктоплазму в её апикальной части.

В огромной клетке, снабжённой сотнями ядер и несколькими просто устроенными кариомастиготами, отсутствуют митохондрии и типичные диктиосомы, а также гидрогеносомы. Наряду с крупными тельцами гликогена, цитоплазма содержит многочисленные симбиотические бактерии, принадлежащие к трём различным видам (грамположительный, грамотрицательный и грамвариабельный). Обычно они находятся в вакуолях, окружающих клеточные ядра.

Для вида характерен сложный годичный цикл, в ходе которого в результате множественного деления (плазмотомии) могут образовываться двуядерные индивиды и четырёхядерные цисты. Одновременно изменяются и диаметр ядра, пропорции между популяциями бактерий, а также отношение к O_2. Взрослые экземпляры можно найти с середины лета до поздней осени в бедном кислородом иле заросших пресноводных водоёмов.

Аномальная структура аксонемы с нерегулярным расположением микротрубочек характерна также для рода *Mastigina*. Одноядерные виды родов *Mastigella*, *Mastigamoeba* и *Phreatamoeba* обладают, напротив, совершенно нормальным жгутиковым аппаратом (хотя и имеющим функциональные отклонения).

**Pelomyxa palustris*, 5 мм, главным образом в илу эвтрофных водоёмов. — **Mastigella vitrea*, 150 мкм, свободноживущая, с несколькими псевдоподиями. — **Mastigella hylae*, 140 мкм, в кишечнике головастиков (илл. 28).

Все остальные мастиготные организмы имеют парные жгутиковые структуры, которые удаётся проследить вплоть до многоклеточных животных и наземных растений. На этом основании их можно объединить в один таксон Dimastigota. Кинетосомы жгутиков в нём всегда представлены парами («диплосомы», т.е. спаренные кинетосомы) — если они не редуцированы полностью, как у высших грибов или цветковых растений. Среди одноклеточных можно показать (но пока лишь на немногих примерах) и редукционные процессы, ведущие к образованию одиночной (непарной) кинетосомы (*Chlorarachnion*, некоторые церкомонады и бесклеточные слизевики). С другой стороны, имеет место и полимеризация жгутиковых аппаратов (например, четыре кинетосомы с двумя жгутиками каждая или две кинетосомы — с одним каждая). Принцип удвоения благоприятствует появлению гетероконтии, при которой один жгутик служит для движения, а другой — для получения пищи. Микротрубочки не только связаны с кариомастиготом (кроме стадий митоза), но и служат микротубулярным цитоскелетом, поддерживающим поверхность клетки.

3. Tetramastigota

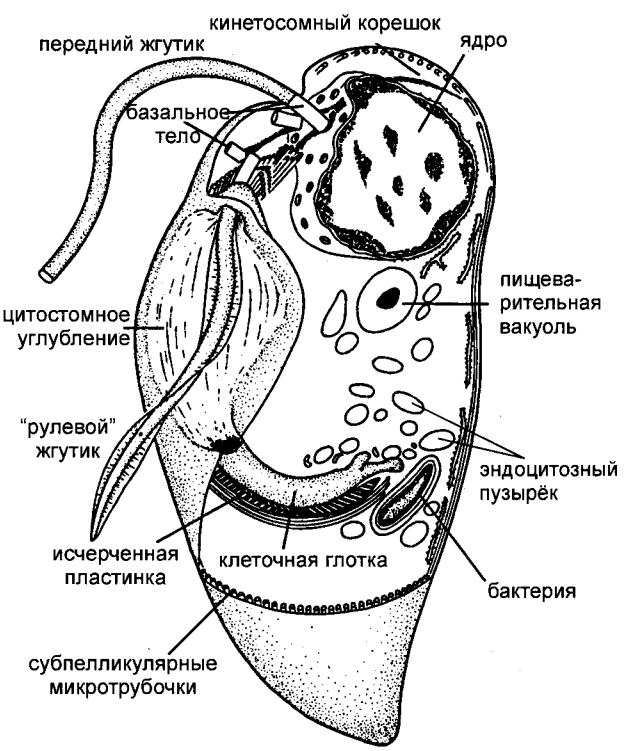
Для плана строения одноклеточных жгутиконосцев, относящихся к этому таксону, характерно наличие четырёх жгутиков (и соответствующих им базальных аппаратов), расположенных двумя группами попарно. При этом обращённый назад жгутик вместе со связанными с ним микротубулярными корешковыми структурами рассматривается как синапоморфия. Правда, в приводимых ниже таксонах имеются также и отклоняющиеся признаки, из-за чего остаётся некоторое сомнение в монофилии этой группы.

3.1. Retortamonada

Жгутик, обращенный назад, проходит внутри особого впячивания поверхности клетки, функционирующего как цитостом (ротовая полость).

3.1.1. Retortamonadea

Мелкие клетки (размером, как правило, 5–20 мкм) с двумя парами кинетосом, расположенными у переднего конца клетки возле ядра и крупного вентрального цитостома (илл. 30). От каждой пары отходит как минимум один жгутик (*Retortamonas*); у *Chi-*



Илл. 30. *Retortamonas* sp. (Retortamonadea).
На схеме часть клетки вырезана. Длина 7 мкм. По Margulis, McKhann и Olendzenski (1993) с изменениями.

http://jurassic.ru/

lomastix их отходит по два, так что представители этого рода обладают четырьмя жгутиками. Кайма, идущая вдоль стержня одного из жгутиков, позволяет оптимизировать его биения и создавать водоворот, приносящий пищевые частицы к клетке. Цитостом состоит из продольно проходящей борозды, которая изнутри наружу может покрываться двумя складками (цитостомальными губами). Постоянная форма цитостома, как и всей остальной поверхности клетки, поддерживается пелликулярными микротрубочками. Остальные жгутики вытянуты вперёд и служат для плавания. У представителей этой группы встречаются также сложно устроенные ризопласты. Митохондрии и диктиосомы полностью отсутствуют.

Паразитические ретортамонады проходят через стадию цисты, которая служит для переноса их в нового хозяина. Выходящие из цист трофозоиты (формы, способные к питанию) обитают в кишечниках беспозвоночных и позвоночных, где питаются бактериями. Наряду с безобидными комменсалами описаны, однако, виды, которые могут быть патогенными и могут вызывать диарею: таковы *Chilomastix mesnili* у человека, *C. gallinarum* у кур.

3.1.2. Diplomonadea

Дипломонады живут как факультативные анаэробы, не имеющие митохондрий. Диктиосомы у них также отсутствуют. План строения наиболее высокоразвитых видов можно лучше всего понять, если рассматривать их как удвоенные (диплозойные) формы представителей родственных групп, имеющих более простое (монозойное) строение.

Общий признак монозойной организации — наличие группы из четырёх или меньшего числа жгутиков, три из которых совершают свободные биения, а один постоянно направлен назад вдоль вентральной стороны тела (илл. 31). Такое сочетание жгутиков напоминает строение ретортамонад. Ротовая борозда же явно редуцирована, и питание осуществляется всей поверхностью тела. Кинетосомы монозойных дипломонад вместе со всей системой микротрубочек и микрофибрилл, отходящих от них, и с клеточным ядром образуют, однако, морфологически чётко очерченный комплекс. Среди его признаков — углубление ядра, в котором располагаются кинетосомы, а также протяжённые ленты из микротрубочек, которые отходят от кинетосомы жгутика, ориентированного назад, и могут образовывать стержневидную органеллу.

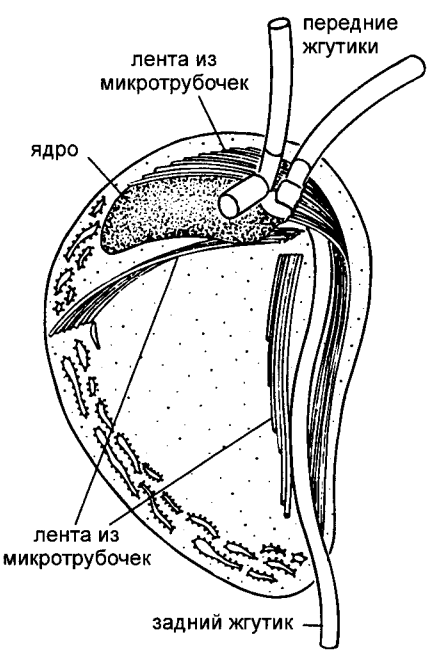
При диплозойной организации (илл. 32) имеются две такие кариомастиготные системы. Клетка обладает не только двумя цитостомами, но и двумя ядрами и восемью жгутиками. Их системы расположены симметрично; они соответствуют соединению двух монозойных единиц. Этот тип организации, аналогичный сиамским близнецам, мог возникнуть путём приостановки полного клеточного деления и генетической фиксации состояния. Вероятно, эта гипотеза будет проверена при повторяющихся наблюдениях замедленных процессов деления у монозойных форм. Другой признак диплозойных форм — это воронковидное строение цитостома, который обращен к заднему концу клетки. В ходе эволюции, однако, цитостом явно претерпевает значительную редукцию (*Octomitus*, *Giardia*).

3.1.2.1. Enteromonadida

Около 15 видов монозойные, непатогенные паразиты в кишечном тракте человека (например *Enteromonas hominis*, 4–10 мкм) и других позвоночных (илл. 31). Цисты выводятся с экскрементами и переносятся на других хозяев. Свободные жгутики у представителей группы сильно редуцированы.

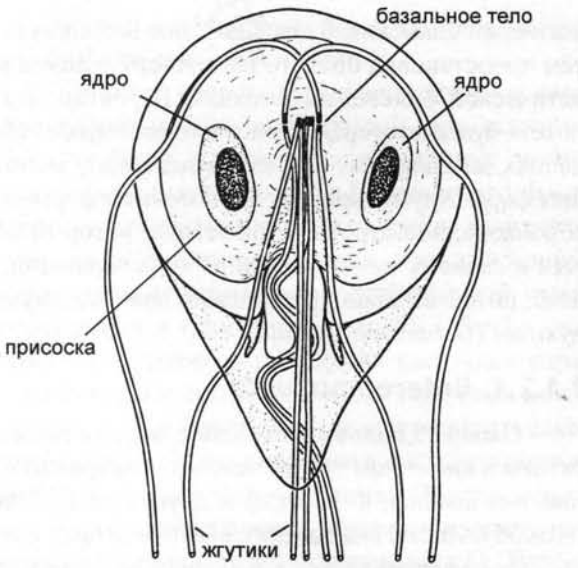
3.1.2.2. Diplomonadida

Около 100 видов, организованных исключительно диплозойно. Свободноживущие в сильно загрязненных пресных водоёмах, эндозойные комменсалы или исключительно паразитические формы у беспозвоночных и позвоночных. Разновидности, патогенные для человека и животных, прикрепляются к определённым участкам кишечного эпителия. Здесь они блокируют доступ пищевых веществ в организм хозяина и (при их массовом размножении, которому способствует синдром приобретённого иммунодефицита (СПИД), могут быть причиной кровяной диа-



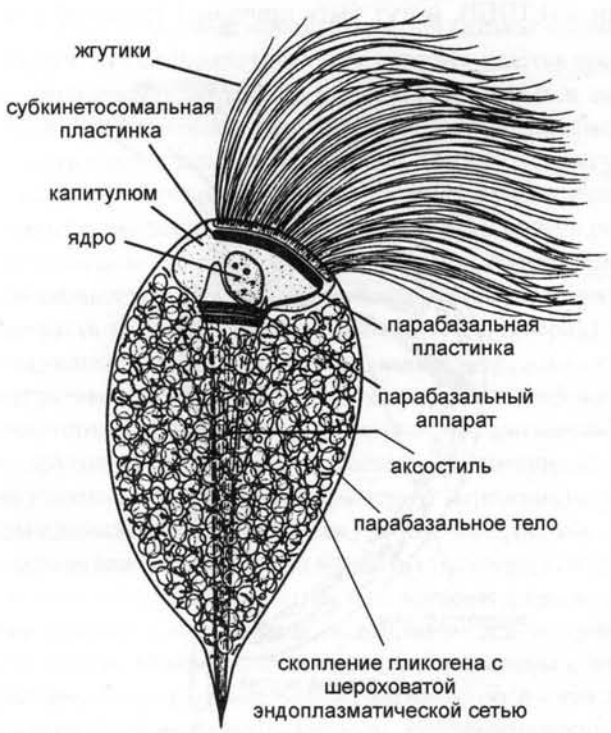
Илл. 31. *Enteromonas* sp. (Enteromonadida). Вид сбоку. По Margulis, McKhann и Olendzenski (1993).

http://jurassic.ru/

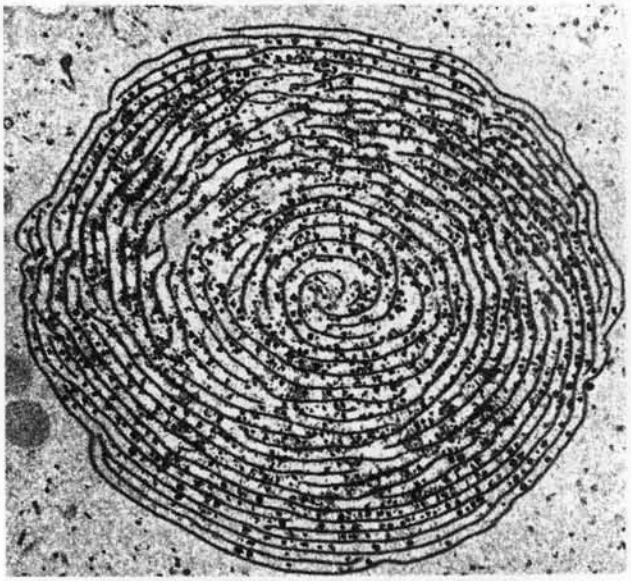


Илл. 32. *Giardia* sp. (Diplomonadida).
Общий вид, вентральная сторона. По данным разных авторов.

реи. Важнейший род *Giardia* (*Lamblia*) (илл. 32), около 50 видов. По большей части своей длины аксонемы проходят через тело клетки, прежде чем влиться в стержни жгутиков. Имеется вентральный присосковидный диск. Виды едва различимы по морфологическим признакам и отчётливо характеризуются лишь по специфичности их хозяев. Распространение осуществляется инцистированными стадиями.



Илл. 33. *Placojoenia sinaica* (Parabasalea, Hypermastigida).
Длина 200 мкм. Оригинал R.Radek, Берлин.

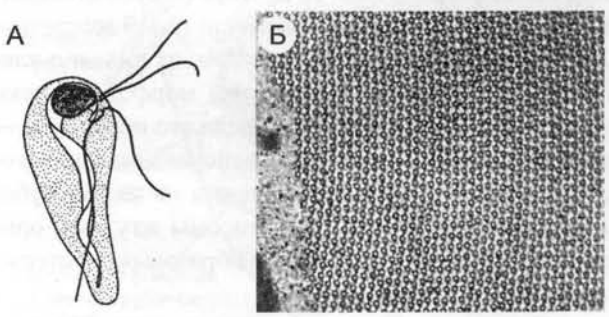


Илл. 34. Аксостиль. *Placojoenia sinaica* (Parabasalea, Hypermastigida).
Увел. × 11 000. Оригинал R. Radek, Берлин.

**Hexamita intestinalis*, 16 мкм, в пищеварительном тракте лягушек. — **Giardia intestinalis* (= *G. lamblia*), 20 мкм, в пищеварительном тракте человека.

3.2. Axostylata

Аксостиль (илл. 33) — стержневидная органелла, состоящая из большого числа микротрубочек организованных в виде сетчатой структуры на поперечном срезе (илл. 34). Аксостиль представляет собой аутоапоморфию этого таксона, состоящего из Oxymonadea и Parabasalea. Микротрубочки аксостиля отходят от кинетосом. Первично аксостили — это органеллы движения, обеспечивающие подвижность клетки; вторично — у Parabasalea — это, вероятно, лишь скелетные структуры.



Илл. 35. А — оксимонада (Oxymonadea) с четырьмя жгутиками и подвижным аксостилем. Б — *Saccinobacculus* sp. (Oxymonadea). Фрагмент аксостиля с микротрубочками.
Увел. × 28 000.
А — по разным авторам. Б — оригинал R.A. Bloodgood, Шарлотсвилл.

http://jurassic.ru/

3.2.1. Oxymonadea

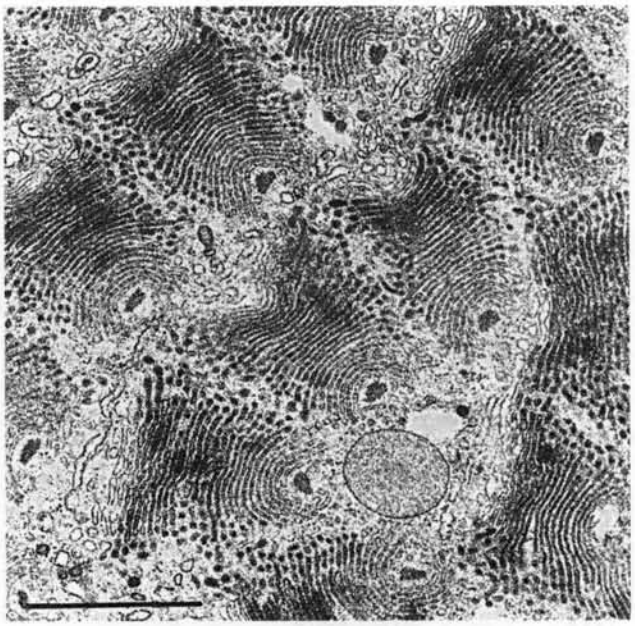
Относящиеся сюда протисты обычно имеют четыре жгутика, отходящих от переднего конца продолговатой, частично винтообразно закрученной клетки размером до 50 мкм (илл. 35). Жгутики могут местами соединяться с поверхностью клетки, образуя таким образом ундулирующие мембраны. Цитостом, ассоциированный со жгутиками, отсутствует. Подвижный стержневидный аксостиль пронизывает клетку в продольном направлении, образуя морфологическое единство с кинетосомами и клеточным ядром (кариомастиготная система). Тесные функциональные связи между этими структурами формируются, очевидно, во время образования зиготы, когда сливаются не только ядра, но и аксостили гамет. От заднего к переднему концу аксостиля проходят волновые деформации, которые создают извивающиеся движения клетки.

Оксимонады живут как облигатные анаэробы исключительно в кишечном тракте насекомых, питающихся древесиной (тараканы, термиты). Обычно они представляют собой важнейшую часть типичного кишечного сообщества, в которое, помимо них, входят Parabasalea, грибы и бактерии. Диктиосомы, митохондрии и, возможно, гидрогеносомы у оксимонад отсутствуют. Своим задним концом клетки фагоцитируют частицы целлюлозы. Пока неизвестно, способны ли они сами переваривать целлюлозу или за это отвечают бактерии, живущие на поверхности клетки.

Oxymonas grandis, 180 мкм, в пищеварительном тракте термитов *Neotermes*. — *Pyrsonympha vertens*, 100–150 мкм, вместе с другими видами этого рода в кишечнике термитов *Reticulotermes* (илл. 905).

3.2.2. Parabasalea

Преимущественно одноядерные Parabasalea представляют собой гетерогенный таксон лишь в числе жгутиков: они могут полностью отсутствовать или их может быть больше 10 000. Как исходный тип рассматривается наличие четырёх жгутиков, три из которых — как и у оксимонад — направлены вперёд, а один — назад (*Monocercomonas*-тип). В ходе эволюции число жгутиков либо возрастает, либо уменьшается. Синапоморфиями всей группы являются так называемые парабазальные аппараты или парабазальные тяжи, представляющие собой агрегаты из диктиосом (иногда очень крупных) с фибриллярными системами, ассоциированными с кинетосомами (илл. 36). Морфологические особенности диктиосом, в особенности исключительно высокое (вплоть до 30) число цистерн, рассматриваются как результат самостоятельного развития. Типичен также и аксостиль (правда, неподвижный); у некоторых эволюционно



Илл. 36. Парабазальный аппарат. *Joenia annectens* (Parabasalea, Hypermastigida).
Масштаб 1 мкм. Оригинал R. Radek, Берлин.

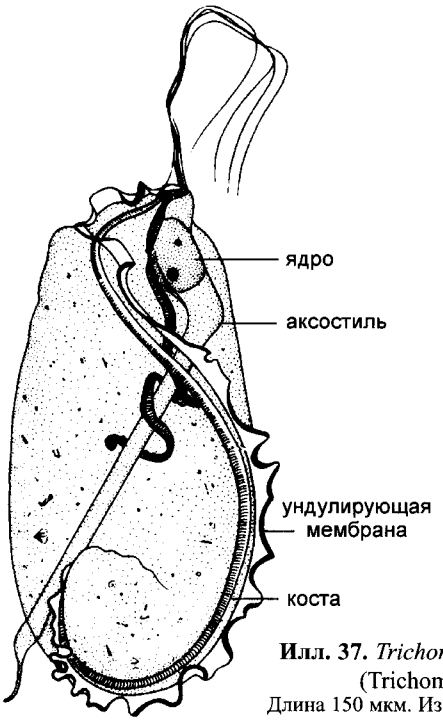
производных групп имеется несколько аксостилей, у других они редуцируются или дегенерируют. Митохондрии всегда отсутствуют; в некоторых группах, напротив, доказано или предполагается присутствие гидрогеносом, имеющих простую структуру (илл. 16). Цитостом отсутствует; процессы фагоцитоза возможны, однако, почти в любом участке тела. Parabasalea, живущие исключительно эндозойно, питаются главным образом бактериями и частицами, содержащимися в пищеварительном тракте. Некоторые из них — важные паразиты, однако обычно способ их патогенного действия ещё неизвестен.

3.2.2.1. Trichomonadida

Относительно мелкие, обычно 5–25 мкм, типично четыре–шесть жгутиков; у немногих только два жгутика или же вообще их нет, а потому движение амёбоидное (*Histomonas* sp., 10–14 мкм, возбудитель энтерогепатита птиц; *Dientamoeba* sp., 5–12 мкм, в толстом кишечнике и слепой кишке). Аксостиль обычно входит в каудальный отросток клетки, служащий для прикрепления. Многожгутиковые формы с сократимым стержнем (коста), поддерживающим движение клетки, а также с ундулирующей мембраной между поверхностью клетки и жгутиком, направленным назад (илл. 37).

**Trichomonas vaginalis*, 10–30 мкм, в мочеполовой системе человека, может вызывать воспаления со слизистыми выделениями. — *T. hominis*, 5–20 мкм, возможно, единственный кишечный вид у человека, вызывает длительную диарею. — *T.* (*Tritrichomonas*) *foetus*, 10–15 мкм, возбудитель болезни крупного рогатого скота. — *Mixotrocha*

http://jurassic.ru/



Илл. 37. *Trichomonas termopsidis* (Trichomonadida). Длина 150 мкм. Из Grell (1980).

paradoxa, до 350 мкм, в термитах; на поверхности клетки находятся прокариоты, среди которых многочисленные спирохеты, которые — подобно «рабам на галерах» — обеспечивают движение клетки, четыре жгутика которой принимают на себя лишь функцию рулей.

3.2.2.2. Polymonadida

Исключительно в пищеварительном тракте термитов. Организмы с многократно увеличенным числом клеточных органелл, многоядерные. Каждое ядро ассоциируется с набором органелл, типичным для *Monocercomonas*; отсюда многочисленные группы жгутиков, аксостили и парабазальные аппараты.

Coronympha clevelandi, 25–55 мкм. — *Calonympha grassi*, 70–90 мкм.

3.2.2.3. Hypermastigida

С очень многочисленными жгутиками, которые отходят от переднего конца или от периферии одноядерной клетки и обычно совершают волнообразные движения. Жгутики в пластинках, расположенных в ямковидных углублениях, или расположены рядами, продольными либо спиральными. Парабазальные аппараты также многочисленные или кустисто разветвлённые. Аксостили, напротив, обычно одиночные или же сливающиеся друг с другом. Диктиосомы, как правило, крупные и даже различимые под световым микроскопом как продолговатые тельца. Веретено деления внеядерное.

Живут исключительно в кишечнике насекомых (тараканов, термитов), питающихся древесиной, и там преимущественно в специальных бродильных камерах. Имеют многочисленных внутриклеточных и внеклеточных бактерий (среди которых также спирохеты), которые, вероятно, отвечают за первичное переваривание потребляемой целлюлозы и частиц древесины.

Joenia annectens, до 250 мкм. — *Barbulanympha ufalula*, до 350 мкм.

Клетки всех организмов, не принадлежащих к вышеупомянутым таксонам, имеют полный набор органелл (эуциты). Этот крупный таксон в новейшей литературе называется **Metakaryota**. Его аутоапоморфные признаки — митохондрии (или, вторично, гидрогеносомы) и типичные диктиосомы. Наличие митохондрий рассматривается как результат эндосимбиоза. Возникновение диктиосом из простых элементов эндомембранной системы трактуется, напротив, как анагенетический процесс, который совершился лишь один раз в этой эволюционной линии и конвергентно — при формировании соответствующих образований у Parabasalea. Клетки первично двужгутиковые (димастиготные). Жгутики различные (гетероконтные) и первоначально обладают мастигонемами (волосовидными придатками) (илл. 10).

Внутри этого таксона произошла исключительно широкая радиация, которая привела к богатым видами группам одноклеточных организмов, а также к многоклеточным «растениям», «животным» и «грибам». Отношения между сестринскими группами отдельных подгрупп для ряда случаев пока ещё нельзя обосновать с высокой надёжностью, но молекулярно-биологические данные (например, последовательности РНК) дают всё же первые указания на временну́ю последовательность их возникновения.

Последующие таксоны 4–15 содержат всех одноклеточных метакариот. Подробно разбираются, однако, лишь преимущественно гетеротрофные — и в этом смысле «животные» — одноклеточные; Chlorophyta не рассматриваются. По поводу отдельных представителей обширной группы Biliphyta (= Rhodophyta и Glaucocystophyta), от которых эволюционные линии ведут к многоклеточным растениям, следует обращаться к учебникам ботаники (например, Strasburger, Lehrbuch der Botanik, 35. Aufl., Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg). Животные многоклеточные, метакариоты (Metazoa), — предмет второй части этой книги.

4. Euglenozoa

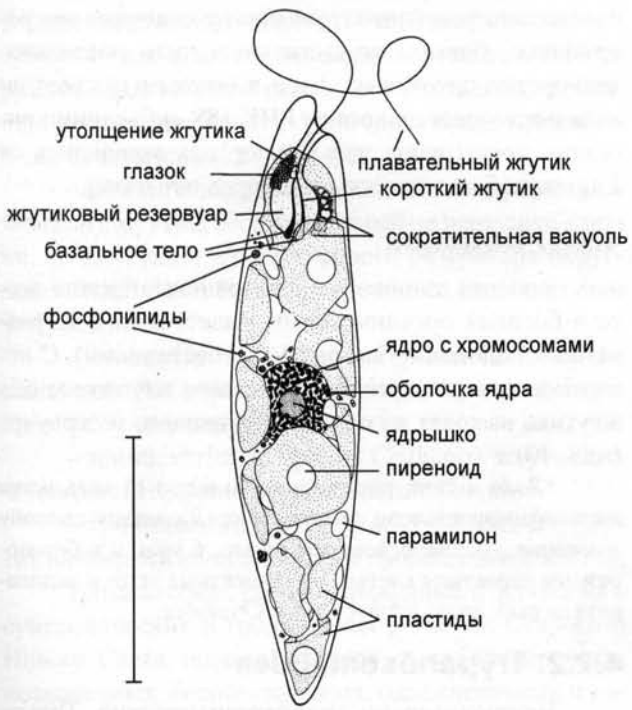
Митохондрии Euglenozoa имеют кристы дискоидального типа или производного от него. Пучки микротрубочек укрепляют клеточную периферию и

http://jurassic.ru/

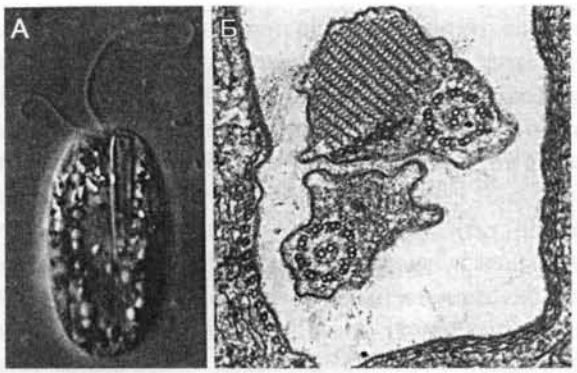
придают клеткам постоянную форму. Аксонемные микротрубочки жгутиков обычно белковыми комплексами (параксиальными стержнями, илл. 39), поэтому диаметр жгутиков многократно возрастает. При митозе сохраняется ядрышко.

4.1. Euglenata

Эвгленаты, представленные приблизительно 1 000 видами, в основном плане строения имеют два гетероконтных жгутика, однако один из которых обычно так сильно редуцирован, что его удаётся обнаружить лишь с помощью электронного микроскопа. Жгутики отходят из апикального впячивания — жгутикового резервуара (ампулы) (илл. 38). Более длинный жгутик, активный при плавании, обычно сильно утолщён из-за параксиального стержня (илл. 39) — признак, который относительно легко распознаётся под световым микроскопом. Этот жгутик несёт ряд нежных волосовидных придатков (мастигонем), а у фотоавтотрофных форм обладает также базальным утолщением (парафлагеллярным тельцем), которое, будучи связанным с внепластидной стигмой, выполняет функцию фотосенсорной ориентации. Если второй жгутик выступает из жгутикового резервуара, то он обычно почти неподвижен, направлен назад и может служить для ловли добычи или для прикрепления к субстрату.



Илл. 38. *Euglena gracilis* (Euglenozoa).
Вид сбоку. Исчерченность пелликулы не показана. Масштаб 20 мкм. Из Leedale (1967).



Илл. 39. *Entosiphon sulcatum* (Euglenozoa).
А — прижизненное фото. Б — поперечный срез обоих жгутиков, один из которых с параксиальными стержнями. Увел.: А — × 1 000, Б — × 45 000. Оригинал D.J. Patterson, Сидней.

4.1.1. Euglenidea

Клеточная мембрана, как правило, подстилается лентовидными, спирально расположенными белковыми комплексами, которые перекрываются подобно черепице. Они могут (очевидно, при взаимодействии микротрубочек и актино-миозинов) перемещаться относительно друг друга и тем самым отвечать за так называемое эвгленоидное (метаболическое) движение клеток. Ползающие движения такого рода демонстрируют прежде всего те формы, которые лишены жгутиков, переселяются в толщу субстрата или же ведут образ жизни хищников или паразитов. Некоторые роды, однако, полностью неподвижны (*Phacus*) или образуют экстрацеллюлярные клеточные стенки (*Trachelomonas*); иные же ведут сидячий образ жизни и образуют стебельки (*Colacium*). У видов, не имеющих клеточной стенки, присутствуют сократительные вакуоли, которые открываются в полость ампулы.

Конденсированные хромосомы видны в клеточном ядре также и в интерфазе. Оболочка ядра сохраняется во время митоза, и хроматиды в метафазе располагаются параллельно внутриядерному веретену.

Как запасные вещества в цитоплазме, наряду с липидами, сохраняются особые глюканы (парамилон), которые откладываются в виде зернышек или пластинок. Пластиды есть приблизительно лишь у одной трети эвгленид. Они окружены тремя мембранами и не имеют никакой связи ни с эндоплазматическим ретикулумом, ни с ядерной оболочкой (илл. 17). Помимо прочего, они содержат хлорофиллы *a* и *b* и, таким образом, соответствуют хлоропластам Chlorophyta. Предположительно, пластидом эвглен представляет собой реликтовые остатки вымерших симбиотических эукариот, возможно — зелёных водорослей. Такого рода эндосимбиоз между двумя эукариотами мог развиться, конечно же, лишь после становления зелёных водорослей. Остальные две тре-

http://jurassic.ru/

ти таксонов живут исключительно сапротрофно или гетеротрофно, питаясь бактериями или эукариотическими одноклеточными. «Животный» способ питания (фаготрофия) рассматривают как первоначальный; всё же есть данные о том, что среди тех форм, которые в ходе своей эволюции получили хлоропласты и смогли стать фотоавтотрофами, некоторые снова вторично возвращаются к гетеротрофному образу жизни.

Местообитания автотрофных эвглен ограничиваются пресноводными (в том числе загрязнёнными) биотопами. Особенно большое число видов имеет место в недавно заселённых озёрах (Сода-Зее в Австрии). Массовое размножение фотоавтотрофных форм часто наблюдается в маленьких лужах, переполненных органикой.

Фотоавтотрофы: **Euglena viridis*, 65 мкм. — **Phacus testa*, 100 мкм, с винтообразно закрученной клеткой. Гетеротрофы: **Anisonema truncatum*, 60 мкм, со щелевидной брюшной бороздой. — **Peranema trichophorum*, 70 мкм, хищник.

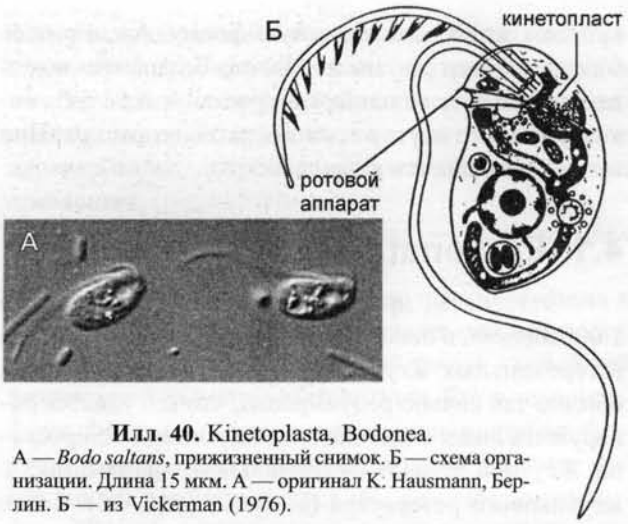
4.1.2. Hemimastigophorea

Ныне известно лишь небольшое число видов бесцветных организмов около 20 мкм длиной, с двумя латеральными рядами жгутиков. Расположение кортикальных структур сильно напоминает кортекс эвгленид, но поперечное сечение клетки отличается своеобразной диагональной симметрией. Кроме того, для одного вида характерен метаболический способ движения, типичный для некоторых эвгленид. Напротив, корешковые структуры, соединённые с кинетосомами, больше напоминают таковые у опалинид. Другие структурные признаки указывают на высокую вероятность того, что Hemimastigophorea относительно рано отделились от Euglenoidea.

Hemimastix amphikineta, 15–20 мкм, в австралийских почвах. — *Spironema terricola*, 15–20 мкм, с изящно вытянутым хвостовым концом, из почвенной пробы со склона Большого Каньона, США.

4.2. Kinetoplasta

Среди примерно 600 видов Kinetoplasta есть и свободноживущие организмы, питающиеся бактериями, и комменсалы-эндобионты, или паразиты. Характерный признак группы, который дал ей название, это кинетопласт — необычно богатый ДНК участок единственной митохондрии, обычно равной по длине самой клетке (илл. 40, 41). Его можно обнаружить под световым микроскопом с помощью окраски по Фёльгену — обычно вблизи кинетосомы; отсюда и происходит несколько ошибочное название таксона. Одноядерные клетки обладают апикальным жгутиковым резервуаром первично с двумя жгутиками, один из которых обычно редуцирован. В типичном случае оба жгутика укреплены параксиальным пучком и часто образуют ундулирующую мембрану. Она особенно способствует плавательным движениям в вязкой среде (кровь, кишечный сок). Однако жгутики — если сохраняются они оба — гетероконтные и гетеродинамичные. Активный передний жгутик свободноживущих Bodonea несет однорядно расположенные мастигонемы (илл. 40); напротив, другой жгутик, направленные назад, иногда соединённый или сросшийся с клеткой, обычно гладкий (илл. 41, 42).



Илл. 40. Kinetoplasta, Bodonea.
А — *Bodo saltans*, прижизненный снимок. Б — схема организации. Длина 15 мкм. А — оригинал K. Hausmann, Берлин. Б — из Vickerman (1976).

Пелликула клетки (обычно продолговатой) укреплена микротубулярным цитоскелетом. Края ротового аппарата (цитостома) также содержат микротрубочки. Данные по аминокислотным последовательностям цитохромов *b* и *c*, а также по нуклеотидным последовательностям РНК 18S-субъединиц рибосом, показывают, что Kinetoplasta отделились от Euglenata более одного миллиарда лет назад.

4.2.1. Bodonea

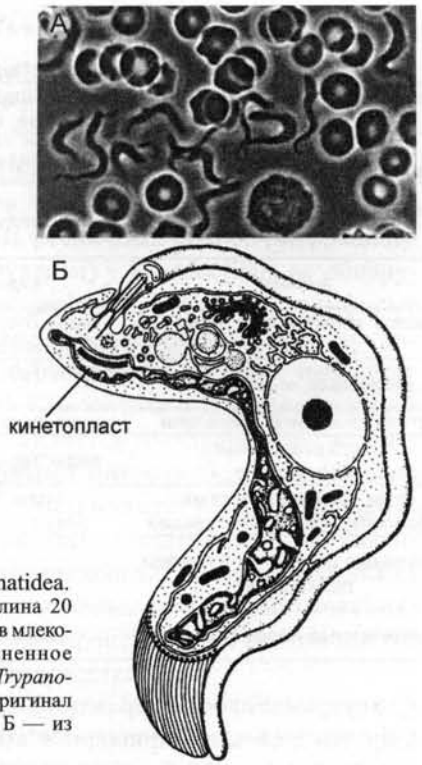
Bodonea широко распространены, прежде всего в богатых органическими веществами и загрязнённых водоёмах (они питаются бактериями). С исходным гетероконтным строением жгутиков; оба жгутика выходят из одного жгутикового резервуара (илл. 40).

**Bodo saltans*, размером всего около 15 мкм, легко идентифицируется по танцующе-прыгающему способу движения. — **Rhynchomonas nasuta*, 6 мкм, с хоботообразным отростком клетки. — Тканеядные экто- и эндопаразиты рыб: виды *Ichthyobodo* и *Cryptobia*.

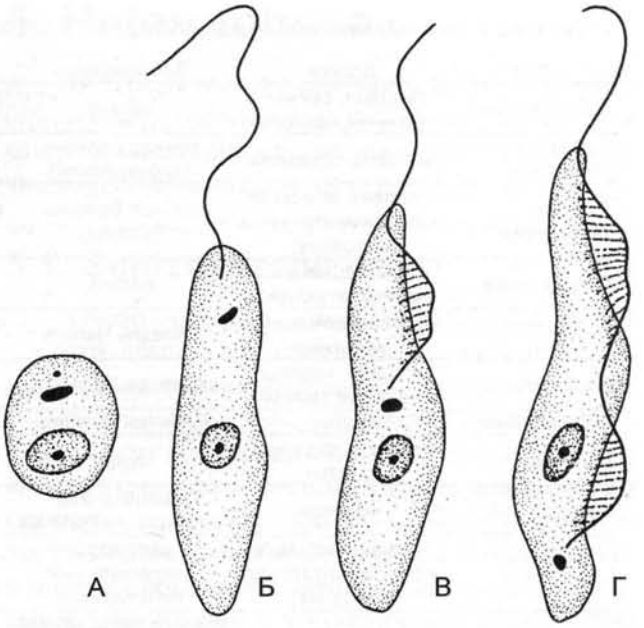
4.2.2. Trypanosomatidea

Исключительно эндопаразитические. Только один гладкий жгутик, гомологичный переднему жгутику с мастигонемами Bodonea, который или свобод-

http://jurassic.ru/



Илл. 41. Trypanosomatidea. А — трипаносомы (длина 20 мкм) среди эритроцитов млекопитающего. Прижизненное фото. Б — структура *Trypanosoma congolense*. А — оригинал K. Hausmann, Берлин. Б — из Vickerman (1969).



Илл. 42. Полиморфизм Trypanosomatidea. Амастиготные (А), промастиготные (Б), эпимастиготные (В) и трипомастиготные (Г). По данным разных авторов.

но подвижен, или в нескольких точках прикрепляется к поверхности клетки, образуя таким образом ундулирующую мембрану (илл. 41, 42). Крайне полиморфные виды: различные модификационные формы отличаются друг от друга как по форме клетки, так и по относительному положению и образованию комплекса из кинетопласта, кинетосом и жгутиковой сумки. Среди этих модификаций, появляющихся на разных стадиях развития и, соответственно, типичных для определённых родов, здесь будут представлены следующие (илл. 42, 43):

– амастиготная (криптомастиготная, форма *Leishmania*): жгутик, расположенный на верхушке клетки, не выступает из жгутикового резервуара округлой клетки и остаётся неразличимым под световым микроскопом;

– промастиготная (форма *Leptomonas*): жгутик расположен на переднем конце продолговатой клетки и выступает наружу;

– эпимастиготная (форма *Crithidia*): жгутик начинается в середине продолговатой клетки;

– трипомастиготная (форма *Trypanosoma*): жгутик начинается на заднем конце продолговатой клетки.

Трипаносомы, распространённые в основном в субтропических и тропических регионах Старого и Нового Света, поражают тепло- и холоднокровных позвоночных, беспозвоночных, одноклеточных и растения и вызывают у части из них опасные заболевания (табл. 1). Наряду с моноксенными формами, поражающими одного хозяина, имеются также гетероксенные виды со сменой хозяев. Переносчики и вторичные хозяева (векторы) видов *Trypanosoma* и *Leishmania*, важнейших для медицины и ветеринарии, — кровососущие насекомые, а также питающиеся кровью вампиры (Desmodontideae, рукокрылые млекопитающие). Некоторые виды (например, *Trypanosoma brucei*) в промежуточных хозяевах проходят через особые стадии, сопряжённые с глубокими морфологическими изменениями (перемещение начала жгутика, трансформация митохондриальных крист от тубулярного к дискоидальному типу) и радикальными перестройками путей обмена веществ. Сверх того, имеются указания на появление у них ещё неясных форм сексуальности. Перенос паразитов и заражение хозяев осуществляется через загрязнённый хоботок мухи; через содержимое кишечного тракта, отрыгиваемое во время сосания; поглощением через рот (частично инцистированных) стадий, выведенных вместе с экскрементами; через контакт повреждённых участков кожи с экскрементами; половым путем или при переливании крови.

Клеточная мембрана большинства трипаносом имеет гликокаликс (гликопротеиновое покрытие) толщиной около 15 нм, химический состав и антигенные свойства которого могут варьировать не только на разных участках тела, но и во времени. Эта вариация управляется несколькими сотнями (а, возможно, более чем тысячей) генов, которые могут составлять до 40% всего генома и способны создавать новые комбинации, благодаря половому процессу. Эк-

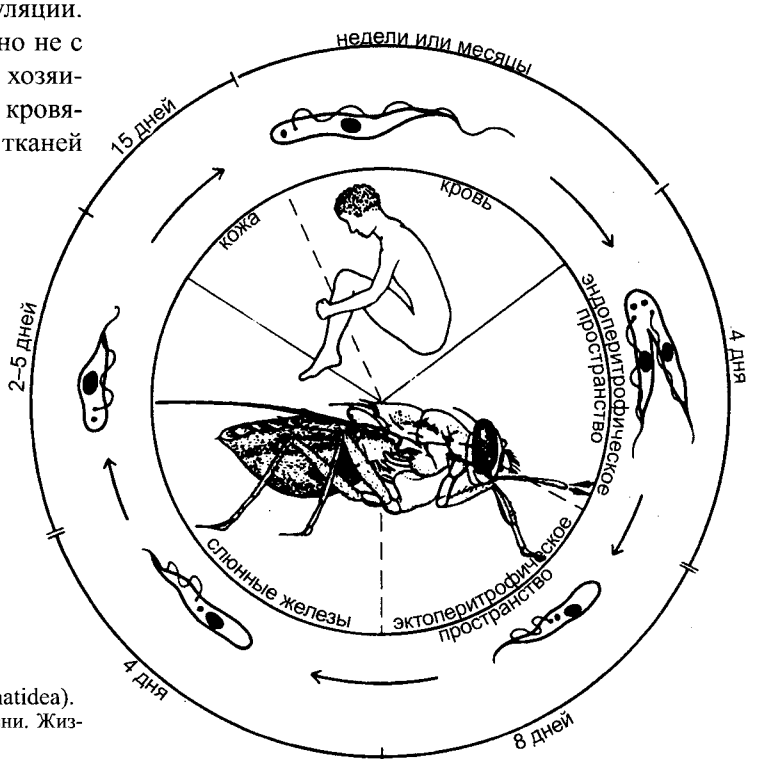
http://jurassic.ru/

Таблица 1. Важнейшие возбудители заболеваний в родах *Trypanosoma* и *Leishmania*. По Mehlhorn и Piekarski (1995).

Вид	Хозяин	Заболевание	Симптомы	Переносчик
T. brucei brucei	лошади, свиньи, грызуны, жвачные	нагана	лихорадка, менингоэнцефалит, паралич	виды *Glossina* (мухи це-це, Muscidae, настоящие мухи)
T. brucei gambiense	человек, обезьяны	сонная болезнь (хроническая)	набухание затылочных лимфотических узлов, одышка	виды *Glossina*
T. brucei rhodesiense	человек, крысы (в экспериментальных условиях)	сонная болезнь (острая)	менингоэнцефалит, лихорадка, сонливость	виды *Glossina*
T. congolense	жвачные, хищные млекопитающие	нагана	анемия	виды *Glossina*
T. cruzi	человек, домашние животные	болезнь Чагаса	одышка, миокардит, поражения ЦНС	виды *Triatoma* и *Rhodnius* (Reduviidae, хищные клопы)
T. equinum	лошади, коровы, водяные свиньи	«маль де Кадерас»	лихорадка, малокровие	виды *Tabanus* (Tabanidae, слепни)
T. equiperdum	лошади	случная болезнь	отёки гениталий, параличи	механически при половом акте
T. evansi	лошади, жвачные, собаки	сурра	лихорадка, одышка, малокровие	виды *Tabanus* и *Stomyxus*
L. braziliensis	человек	лейшманиоз слизистых оболочек	отёк кожи и слизистых оболочек, поражения хрящей	виды *Phlebotomus* (Psychodidae, москиты)
L. donovani	человек, хомяк (в экспериментальных условиях)	кала-азар, висцеральный лейшманиоз	поражения селезёнки и печени, лейкопения	виды *Phlebotomus*
L. tropica	человек	кожный лейшманиоз, пендинская язва	ограниченные поражения кожи	виды *Phlebotomus*

спрессия некоторых из этих генов в ходе цикла развития жёстко запрограммирована, так что после заражения и первых делений паразиты сначала существуют с относительно единообразным составом антигенов. Они весьма успешно подавляются иммунной системой хозяина; в локальных популяциях паразитов постоянно возникают, однако, новые варианты антигенов, которые вызывают и новые обострения болезни (хронического трипаносомиаза). В результате антителам хозяина не удаётся установить полноценный контроль над паразитом, и они производят лишь селективное действие на его популяции.

Патогенное действие трипаносом связано не с тем, что они отнимают пищевые вещества от хозяина, а с его отравлением продуктами обмена (у кровяных паразитов) или с поражением клеток и тканей (у внутриклеточных паразитов). При болезни кала-азар, которая часто приводит к смерти (особенно у детей), *Leishmania donovani* поражает прежде всего макрофагов в печени, головном и костном мозге, в результате чего развивается фатальная анемия. Некоторые виды рода *Phytomonas*, паразитирующие на растениях (а также атакующие клопов-фитофагов), имеют экономическое значение из-за патогенного действия на кокосовые пальмы и кофейные деревья. Важнейшие виды — см. табл. 1.



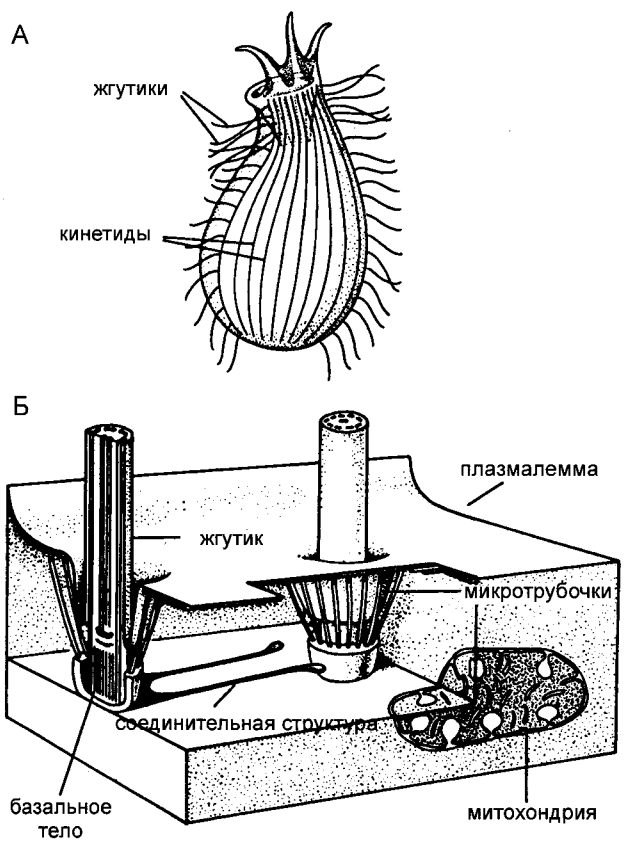
Илл. 43. *Trypanosoma brucei gambiense* (Trypanosomatidea). Длина 15–30 мкм. Возбудитель африканской сонной болезни. Жизненный цикл. Из Donges (1980).

http://jurassic.ru/

4.3. Pseudociliata

На основе внешних признаков долго считали инфузориями и из-за отсутствия ядерного дуализма рассматривали как их исходные формы («Protociliata»). Данные по ультраструктуре обусловили их перенос в Euglenozoa. Важнейшие характеристики инфузорий (альвеолы, ресничный покров [инфрацилиатура], ядерный дуализм) у Pseudociliata не обнаружены, лишь по положению клеточного рта и форме жгутиковой системы они напоминают равноресничных инфузорий. Кортикальная система, напротив, сходна с кортексом Kinetoplasta и Euglenata: клеточная мембрана подстилается многочисленными продольно направленными микротрубочками. Гладкие жгутики без мастигонем выходят из воронковидных углублений на поверхности клетки, которые укреплены радиально расходящимися микротрубочками (илл. 44); 2–16 одинаковых (гомокариотических) ядер. Деление клетки происходит на стадии цисты. Половой процесс неизвестен.

**Stephanopogon apogon*, 20–50 мкм, бентос морских местообитаний. Питается диатомовыми, жгутиковыми и бактериями. Всего четыре вида.



Илл. 44. *Stephanopogon colpoda* (Pseudociliata), длина около 60 мкм.
А — общий вид. Б — структура кортекса. А — из Corliss (1979); Б — из Lipscomb и Corliss (1982).

5. Heterolobosa

В этот таксон вошла часть бывших «амёб» («Sarcodina») и «бесклеточных слизевых грибов», для которых характерно прежде всего временное наличие жгутиков без мастигонем.

5.1. Schizopyrenidea

Около 30 видов. Лишь эпизодически имеют жгутики, обычно же передвигаются амебоидно. Поскольку важнейшие жизненные проявления в ходе клеточного цикла, такие как деление и потребление пищи, могут происходить как на амебоидной, так и на жгутиковой фазе, систематическое положение до сих пор было спорным. Сейчас наиболее вероятным представляется родство с Acrasea, с которыми схизопиренид объединяют эруптивный способ образования псевдоподий и способность к образованию жгутиков и цист. Специальные ротовые структуры на жгутиковой фазе, напоминающие цитостом, как, например у *Tetramitus*, говорят в пользу признания самостоятельности группы.

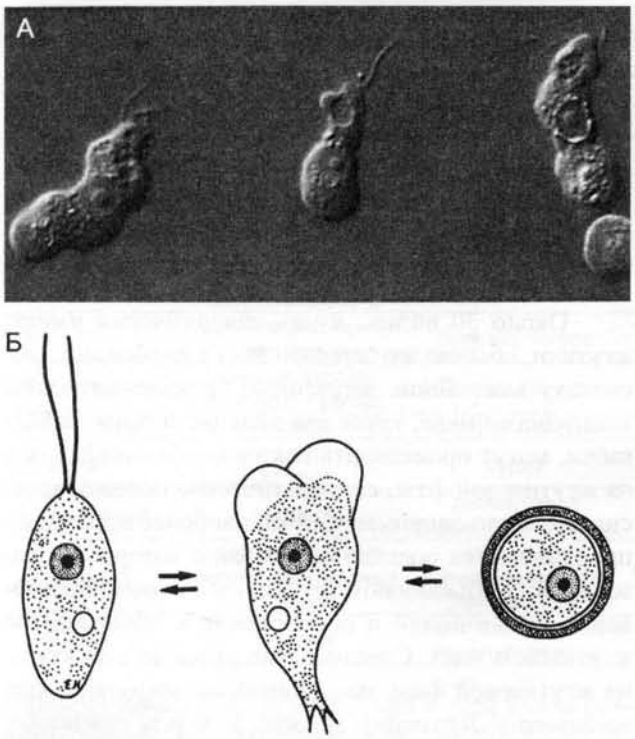
Типичны для почвы, но встречаются также в морских осадках и в пресных водах. Клетка монополиальная, только с одним ядром (илл. 45). Образование двух или четырёх жгутиков, не имеющих мастигонем, происходит при резких изменениях среды, таких как падение температуры или нехватка электролитов в течение короткого времени. При высыхании и недостатке пищи образуются цисты, которые могут существовать длительное время.

Безвредные пожиратели бактерий или эндобионты (например **Vahlkampfia ustiana*, 30–65 мкм, жгутики до сих пор не наблюдали; *V. gruberi*, 15–40 мкм, с двумя жгутиками, или *Tetramitus rostratus*, 16–30 мкм, с четырьмя жгутиками). Имеются также факультативно патогенные формы: **Naegleria fowleri* и, с оговорками, *N. australiensis*, 14–30 мкм, оба с двумя жгутиками; живут как термофильные организмы в естественных и искусственных прогреваемых водоёмах (бассейнах); температурный оптимум — около 40°C. Патогенные формы попадают — например, при купании в заражённой воде — через носовую полость и обонятельную систему в мозг человека, там происходит их массовое размножение, которое в течение нескольких дней приводит к смерти больного (первичный амёбный менингоэнцефалит = ПАМЭ).

5.2. Acrasea

Эти организмы образуют плодовые тела (сорокарпы), которые появляются из псевдоплазмодиев (илл. 46). Клетки, входящие в состав их ножек, сохраняют жизнеспособность и способность к размножению; тем самым, сорокарпы представляют собой

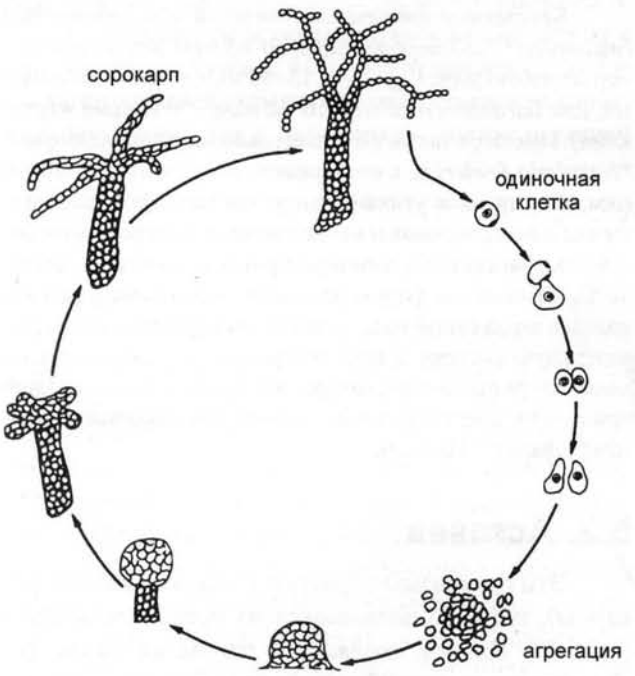
http://jurassic.ru/



Илл. 45. *Naegleria* sp. (Acrasea).
А — жгутиковая форма. Размер 25 мкм. Б — жгутиковая форма может переходить в амебоидную или инцистироваться. А — оригинал K. Hausmann, Берлин; Б — по данным разных авторов.

лишь особую форму объединения отдельных цист. Трофические клетки, по их эруптивным лобоподиям и данным характеристикам их жизненного цикла (например, частичное образование двужгутиковых стадий), обнаруживают соответствия с Schizopyrenida, которые рассматривают как гомологии.

Только шесть видов, среди которых, например, **Guttulina* (*Pocheina*) *flagellata* и **Acrasis rosea*, 25–65 мкм, многоядерные, в садовой земле, навозе или на мёртвых частях растений.

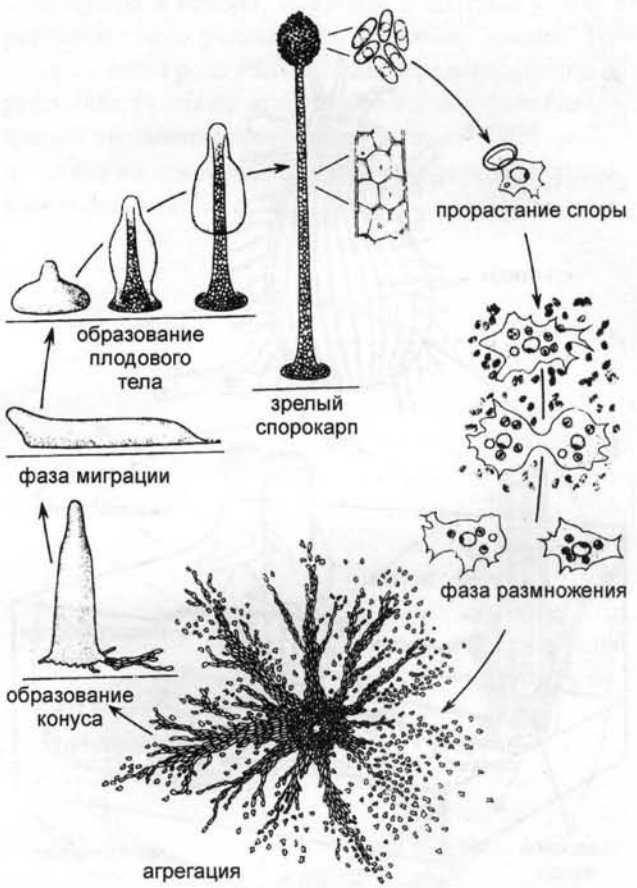


Илл. 46. *Acrasis rosea* (Acrasea). Цикл развития.
Из Olive et al. (1961).

6. Dictyostela

Представители этого таксона, который раньше причислялся к «слизевым грибам» (Eumycetozoa), вообще не имеют жгутиков. Они проходят сложный цикл развития с быстрой сменой поколений (илл. 47). Их голые клетки, снабжённые филоподиями, живут на бактериях в гумусной почве или листовом опаде.

При их массовом размножении образуются клеточные агрегаты, которые достигают заметной степени дифференциации. Под воздействием так называемых акразинов (различные органические соединения, например циклическая АМФ), продуцируемых клетками, из нескольких тысяч клеток возникает псевдоплазмодий, видимый невооруженным глазом и способный к миграциям. В конце этой фазы он



Илл. 47. *Dictyostelium discoideum* (Dictyostela). Цикл развития.
По Gerisch (1964) и Grell (1964).

http://jurassic.ru/

превращается в многоклеточное, более или менее сильно разветвлённое плодовое тело (сорокарп, спорангий), содержащее целлюлозу. При его образовании отмирают клетки, образующие подошву и ножку; остальные инцистируются и образуют споры. В особых условиях среды появляются безжгутиковые гаметы, которые объединяются в зиготы, благодаря каннибализму (фагоцитозу приманиваемых миксамёб) подрастают до гигантских клеток и инцистируются. Мейотические деления происходят в этих макроцистах, из которых затем образуются гаплоидные клетки.

Около 20 видов. **Dictyostelium discoideum* (илл. 47), псевдоплазмодии до 2 мм. — *Polysphondylium violaceum*, с фиолетовыми сорокарпами до 300 мкм в диаметре, можно разводить на пищевом агаре. Некоторые виды служат как модельные организмы для исследований клеточной биологии.

7. Protostela

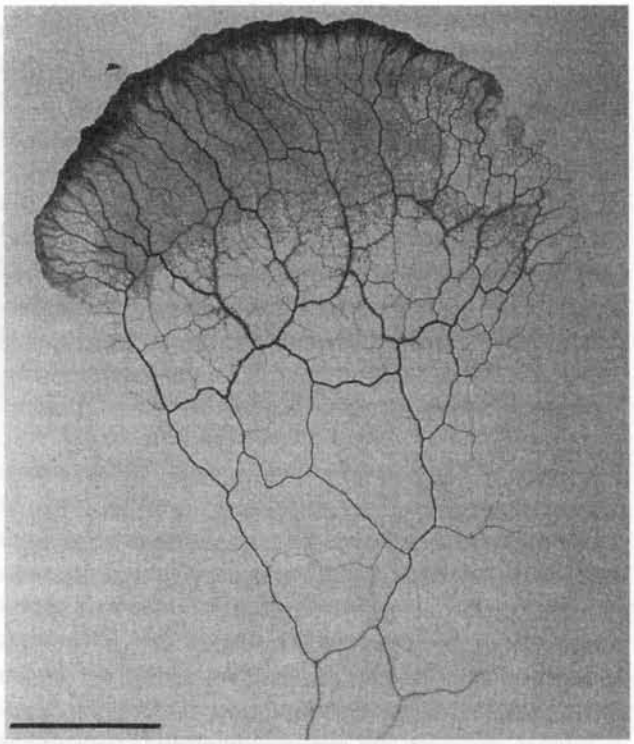
Во время трофической фазы — как и у Dictyostela — появляются амёбоидные клетки с филоподиями, которые, в отличие от диктиостеловых, имеют один–два жгутика и могут сливаться в сетчатый настоящий плазмодий. Плодовые тела остаются относительно мелкими; они образуются из одиночных амёб и фрагментов плазмодиев и несут только одну или небольшое число спор.

Около 20 видов. **Cavostelium bisporum*, отдельные клетки около 10 мкм. — **Protostelium mycophaga*, без жгутиков, с оранжевыми одиночными клетками равно как и спорами до 15 мкм в диаметре, во мху, гумусе, навозе или на гниющих растениях.

8. Myxogastra

Настоящие (синцитиальные) плазмодии видов, относящихся к этому таксону, живут главным образом в гумусе или на мертвой древесине; обычно они заметны невооружённым глазом и окрашены в яркожелтый или красный цвет. При благоприятных обстоятельствах, часто обусловленных антропогенными факторами, диаметр плазмодиев может достигать нескольких дециметров. Внутри соединенных в сеть цитоплазматических тяжей (илл. 48), из которых состоит плазмодий, наблюдается особая форма плазматического тока, так называемый маятниковый ток. Это частый объект для общих исследований амебоидного движения.

Диплоидные плазмодии возникают путём слияния гаплоидных клеток, которые или имеют жгутики, или двигаются амебоидно. В ходе непрерывных синхронных делений ядер они подрастают до плазмоидальных сетей. При наступлении неблагоприятных условий образуются спорангии на ножках, в которых в результате мейоза проходит образование спор. Поскольку делиться могут как диплоидные плазмодии (путём плазмотомии), так и гаплоидные одиночные клетки (путём митоза), имеет место гетерофазная смена поколений.



Илл. 48. *Physarum confertum* (Myxogastra). Плазмодий. Масштаб 1 см. Из Stiemerling (1970).

**Didymium nigripes*, серые плазмодии размером до 5 см, регулярно на бобах и листьях конских бобов *Vicia faba*. — **Physarum polycephalum*, в некоторых случаях в лаборатории размер плазмодиев до нескольких квадратных метров (!), с жёлтыми ветвящимися цитоплазматическими тяжами и серыми спорангиями.

9. Chromista

Хромисты — морфологически очень многообразная группа организмов, у которых исходно имеются гетероконтные жгутики со сложными мастигонемами. Первоначально их представители жили, скорее всего, как гетеротрофные хищники, но большинство из рецентных форм приобрели способность к фотосинтезу (видимо, в результате конвергентно возникшего эндосимбиотического сожительства с одноклеточными красными водорослями (Rhodophyta)) и приобрели разнообразную пигментацию. Присутствие высокоспециализированнных эукариотических эндосимбионтов указывает на эволюционную молодость пигментированных субтаксонов Chromista. Родственные отношения между ними пока остаются спорными.

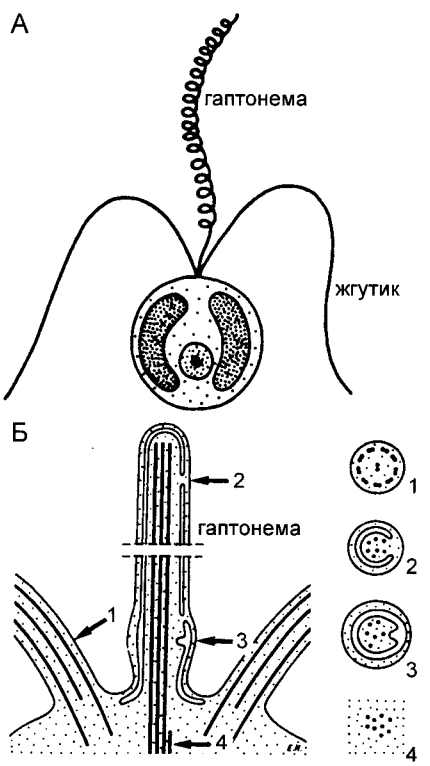
http://jurassic.ru/

9.1. Prymnesiomonada

Около 500 видов, преимущественно морских представителей; имеют очень важное значение в систематическом, палеонтологическом и экологическом аспектах.

Клетки на переднем полюсе несут два (редко четыре) жгутика (частью гетероконтных, а частью даже изоконтных), которые — как и остальная поверхность — покрыты целлюлозными (а дополнительно также и известковыми) чешуйками (кокколитами). Чешуйки, имеющие видоспецифичную форму, образуются в эндоплазматической сети. Мастигонем нет.

Между обоими жгутиками располагается третья нитевидная органелла — гаптонема (илл. 49). У некоторых видов её длина (около 100 мкм) многократно превышает длину жгутиков, у других она укорочена до небольшого выроста или более или менее полностью редуцирована. По своей структуре она отчётливо отличается от жгутика. В гаптонеме шесть–восемь отдельных микротрубочек, окружённых перфорированной цистерной эндоплазматического ретикулюма. Гаптонема может медленно изгибаться, но её основное движение — мгновенное закручивание в спираль. Функциональное значение гаптонемы известно лишь частично; некоторые виды



Илл. 49. Prymnesiomonada.
А — общий вид. Размер около 8 мкм. Б — схема расположения гаптонемы и жгутиков с поперечными срезами. (1) Жгутик со схемой расположения микротрубочек 9 × 2+2. (2–4) Гаптонема с изменённым расположением микротрубочек. По данным разных авторов.

могут прикрепляться ею к субстрату или активно скользить по нему, другие используют гаптонему для добывания пищи.

Пластиды (обычно одиночные или парные) окружены, как и у хризомонад, мембраной эндоплазматического ретикулюма. Опоясывающая ламелла отсутствует. Присутствуют хлорофиллы *a* и *c*, в сопровождении таких дополнительных пигментов, как фукоксантин или диатоксантин, создающих жёлто-коричневую окраску. В качестве запасных веществ используются полисахариды парамилон и хризоламинарин, которые образуются в вакуолях вне хлоропластов. Некоторые представители бесцветны и питаются путём фагоцитоза.

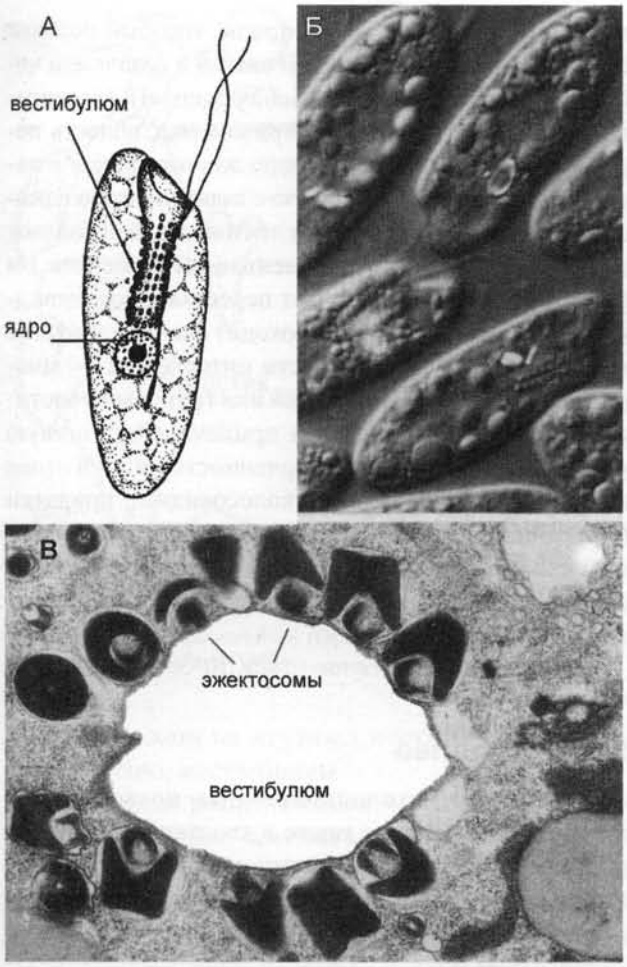
**Phaeocystis pouchetii*, колонии до 8 мм, клетки 8 мкм, ранним летом обычны у берегов Ла-Манша и Северного моря, образуют слизисто-пенистые продукты обмена, которые могут быть токсичными для рыб. — *Chrysochromulina polylepis* («водоросль-убийца») часто ответственна за гибель рыб, моллюсков и тюленей — как это последний раз было ранним летом 1988 г. у берегов Германии, Дании и Швеции. К таким опустошениям приводит, прежде всего, действие выделяемого наружу экзотоксина и слизистой субстанции. Кокколитофориды, из-за их высокой численности в нанопланктоне Мирового океана, играют важную роль в фиксации углекислого газа, а также, как минимум, с юры, в образовании донных осадков.

9.2. Cryptomonada

Криптомонады (илл. 9, 50) имеют два жгутика, которые несколько различаются длиной и строением. Более длинный жгутик несёт два ряда мастигонем длиной около 1,5 мкм с одним терминальным филаментом на каждой; более короткий жгутик снабжён одним рядом мастигонем, каждая соответственно с двумя терминальными филаментами (илл. 10). Оба жгутика отходят от края апикально расположенного глубокого впячивания (вестибулюм) клетки. Одноядерные клетки яйце- или бобовидные, со слегка скошенным уплощённым участком возле устья вестибулюма. Постоянная форма клетки обеспечивается почти сплошным слоем пластинок, содержащих белок (перипласт), который подстилает и частично покрывает клеточную мембрану и придаёт поверхности клетки гексагональный или прямоугольный узор. В качестве экструсом представлены два практически идентичных типа эжектосом — более мелкие в местах смыкания пластинок перипласта, более крупные в области вестибулюма (илл. 50). Пресноводные виды обладают сократительной вакуолью, которая опорожняется в вестибулюм.

Хроматофоры криптомонад содержат хлорофиллы *a* и *c*, а также различные каротиноиды, аллоксантин, фикоцианин, фикоэритрин и другие до-

http://Jurassic.ru/



Илл. 50. *Chilomonas paramecium* (Cryptomonada).
А — общий вид. Длина клетки около 30 мкм. Б — прижизненное фото. В — ультраструктура поперечного среза через вестибулюм, вокруг которого расположены эжектосомы. Увел. × 11 000. А — из Grell (1980); Б — оригинал K. Hausmann, Берлин; В — оригинал D.J. Patterson, Сидней.

полнительные пигменты. Их содержание и соотношение могут быть различными, соответственно окраска клеток варьирует от оливково-зелёной до красно-коричневой и даже синеватой. Имеются также бесцветные формы с дегенерированными пластидами и гетеротрофным образом жизни. Пластиды не лежат свободно в цитоплазме, а, подобно хлоропластам Chlorophyta, окружены другими органеллами: пиреноидами, вакуолями и нуклеоморфом с двумя дополнительными мембранными оболочками, так называемым пластидным ЭР, то есть в общей сложности четырьмя мембранами (илл. 17). Комплекс из хлоропласта (с двумя покровными мембранами), внепластидного пиреноида, вакуоли и нуклеоморфа вместе с окружающей его внутренней третьей мембраной трактуется как остаток сильно редуцированного эукариотного эндосимбионта. При этом нуклеоморф следует интерпретировать как некогда самостоятельное клеточное ядро, третью мембрану — как клеточную мембрану когда-то независимой свободноживущей красной водоросли. В соответствии с этим четвёртая (наружная) мембрана рассматривается как мембрана эндоплазматического ретикулюма (вакуоли) клетки-хозяина.

**Cryptomonas ovata*, 16–20 мкм, с двумя хлоропластами. — **Chilomonas paramecium*, 30–40 мкм, бесцветный. Оба вида обычны в пресных водах.

9.3. Heterokonta (= Stramenopilata)

Виды, объединяемые в этот таксон, отражают чрезвычайно разные тенденции развития: (1) «растительно» организованные представители, такие как многоклеточные бурые водоросли или одноклеточные диатомовые, (2) «грибовидные» организмы (например, оомицеты), (3) ризоподиальные формы, которые демонстрируют однозначно «животные» способы поведения и питания. Эта, на первый взгляд очень высокая, степень разнообразия оказывается весьма относительной на фоне ультраструктурной однородности, которой отличаются эти организмы, как одноклеточные с монадной (жгутиковой) организацией, так и зооспоры и гаметы многоклеточных форм, часть которых имеет тканевую организацию.

Вот отличительные (не связанные с пластидами) признаки перечисленных ниже субтаксонов:

– билатерально-симметричное строение подвижных одноклеточных форм и стадий развития,

– гетероконтные жгутики (спиральное тело на переходе от кинетосомы к стержню жгутика; мастигонемы у более длинных, базальное утолщение — у более коротких жгутиков),

– образование мастигонем в пузырьках аппарата Гольджи,

– пластиды по расположению связаны с эндоплазматической сетью,

– постоянное близкое взаимное расположение ядра, аппарата Гольджи и корешков жгутиков.

При рассмотрении отдельных субтаксонов во внимание будут приниматься лишь одноклеточные представители. Относительно бурых водорослей, диатомей и оомицетов (низшие грибы) следует обратиться к соответствующей ботанической литературе, например, Strasburger, Lehrbuch der Botanik, 33. Aufl., Gustav Fischer Verlag, Stuttgart (1991).

Среди одноклеточных Heterokonta есть и организмы с внеклеточными трёхчастными мастигонемами, которые связаны с микротрубочками под клеточной мембраной. У переднего жгутика мастигонемамы начинаются от двух лежащих друг напротив друга дуплетов аксонемы и располагаются, таким образом, в два ряда. Мастигонемамы образуются в цис-

http://jurassic.ru/

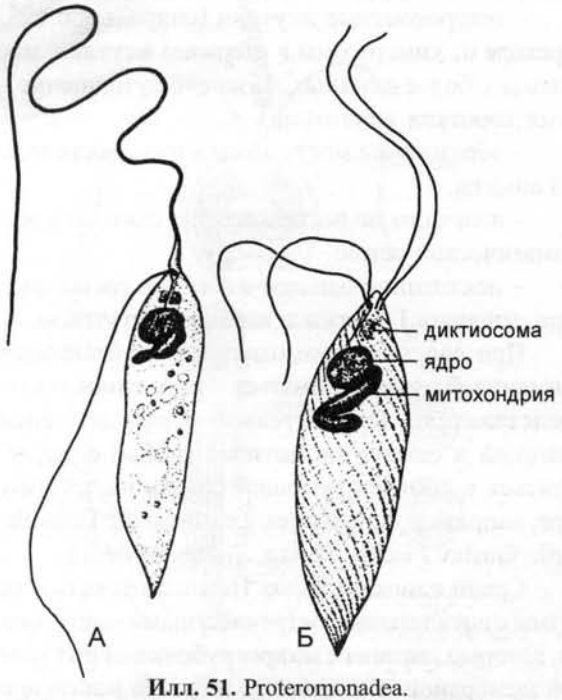
тернах эндоплазматической сети или аппарата Гольджи и выводятся путем экзоцитоза в определённые для них места на наружной стороне клеточной мембраны. Одинаковое строение «страменопил» и один и тот же способ их формирования в онтогенезе оценивают как синапоморфный признак, объединяющий различные таксоны. Как другой общий признак выступают так называемые «переходные спирали», которые в качестве осмиофильных протеиновых комплексов маркируют переход от кинетосом к стержням жгутиков.

Исходным пунктом радиации были гетеротрофные жгутиковые, у которых страменопилы развиваются не на жгутике, а на заднем конце тела клетки (Somatonemata). От них можно вывести как гетеротрофные, так и автотрофные таксоны.

9.3.1. Proteromonadea

Космополитические организмы, эндобионты пищеварительного тракта амфибий, рептилий и млекопитающих. Распространение осуществляется цистами, которые выводятся с экскрементами. Патогенное действие неизвестно. Два рода с одной (*Proteromonas*) или двумя парами (*Keratomorpha*) гетеродинамных жгутиков (илл. 51), расположенных на переднем конце продолговатых одноядерных клеток 10–30 мкм длиной. Утолщенное основание более длинного переднего жгутика *Proteromonas* возле аксонемы содержит пучок рыхло собранных микрофибрилл неизвестной химической природы, который особым соединительным комплексом связан с базальной частью «рулевого» жгутика (Schleppgeissel). Мастигонемы отсутствуют. Как и у хризомонад, область перехода от кинетосом к стержню жгутика имеет с переходную спираль, связанную с поверхностью единственной митохондрии через лентовидный ризопласт из микротубулярных и филаментозных элементов. На своем протяжении ризопласт пересекает кольцевидную диктиосому, а также проходит сквозь клеточное ядро. Другие составные части цитоскелета — микротрубочки, которые по одной или группами подстилают поверхность клетки и придают ей типичную продольную или косую исчерченность. Задний отдел клетки *Proteromonas* несёт волосовидные придатки (соматонемы). Отчётливо выраженный пелликулярный цитоскелет состоит из рядов микротрубочек; отсутствует, например, у хризомонад; рассматривают как исходный признак.

**Proteromonas lacertae-viridis*, 10–30 мкм, в кишечном тракте ящериц.

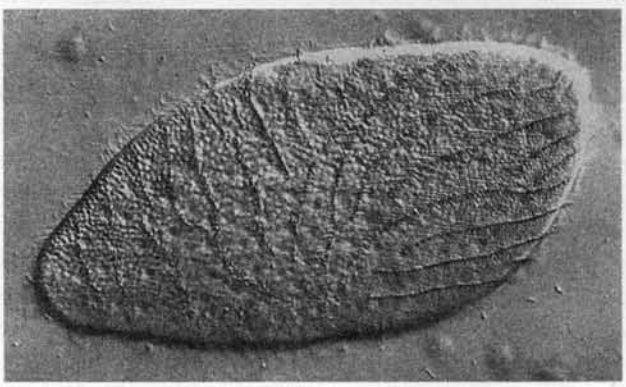


Илл. 51. Proteromonadea.
А — *Proteromonas lacertae-viridis*, с утолщённым передним жгутиком и более тонким задним «рулевым» жгутиком. Длина около 20 мкм. Б — *Karatomorpha bufonius*, с двумя парами неравных жгутиков. Из Brugerolle и Mignot в Margulis et al. (1990).

9.3.2. Opalinea

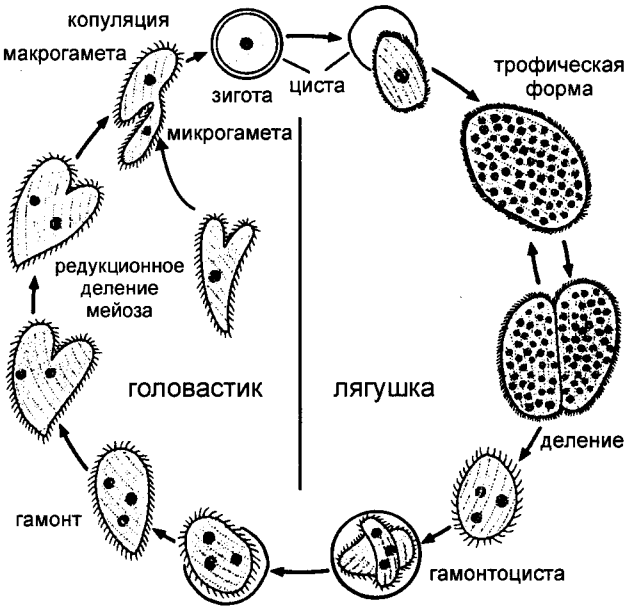
Обитают в холоднокровных позвоночных, прежде всего Anura, а также в хвостатых амфибиях и в рыбах, очень редко в рептилиях, исключительно как непатогенные внутренние комменсалы в задних отделах пищеварительного тракта. Распространение посредством цист.

Около 400 видов, собранных лишь в четыре рода. Клетки с несколькими или многочисленными ядрами, частью уплощённые (*Opalina*, *Zelleria*), иногда до 3 мм. Раньше относились к Ciliata, поскольку вся поверхность покрыта тысячами относительно коротких ресничковидных жгутиков (илл. 52); у них, однако, нет ядерного дуализма, альвеол и типичной инфрацилиатуры. Сходство в строении кортекса делает более правдоподобным тесное родство с Prote-



Илл. 52. *Opalina ranarum* (Opalinea).
Жгутики в рядах с метахрональным ритмом биения. Длина около 600 мкм. Оригинал D.J. Patterson, Сидней.

http://jurassic.ru/



Илл. 53. *Opalina ranarum* (Opalinea). Жизненный цикл. С изменениями из Grell (1980).

romonadea, хотя на жгутиках отсутствуют, возможно, вторично, мастигонемы.

Жгутики расположены в частых косо идущих рядах, в их биении заметны метахрональные волны. Между отдельными рядами находится несколько складок, поддерживаемых многочисленными микротрубочками. Нет клеточного рта для приёма оформленной пищи: питание только посредством микропиноцитоза. В отличие от Ciliata, которые делятся, главным образом, поперечно ходу рядов ресничек, у Opalinea плоскость деления проходит между рядами жгутиков (интеркинетально), то есть наискось к продольной оси клетки.

Жизненный цикл весьма сложный (илл. 53). Трофические формы почти всегда находятся у взрослых хозяев.

**Opalina ranarum* размножается к периоду спаривания лягушек путём быстро следующих друг за другом делений без вставочных фаз роста. Образующиеся в результате мелкие клетки имеют лишь немного ядер и немногочисленные остатки первоначально присутствующих рядов жгутиков. Возможно, быстрая фаза размножения вызывается и контролируется гормонами хозяина. Микроформы инцистируются лишь с тремя–шестью ядрами и выводятся из хозяина с содержимым кишечника. Цисты могут проводить в воде несколько недель, проглатываются головастиками с пищей и проникают в их кишечный тракт. После этого последовательность делений, сопряжённая с мейотическими делениями ядра, приводит к образованию тонких микрогамет и крупных макрогамет. Диплоидная зигота инцистируется и выносится в воду. Далее зигота вновь проглатывается повзрослевшим головастиком, попадает в его желудок и кишечник, после чего образуется новое поколение гамет или происходит развитие крупных трофических форм. Генерация цист может также возникнуть бесполым путем. Различные возможности развития на этой стадии жизненного цикла обеспечивают очень эффективное заражение головастиков. — **Protoopalina intestinalis*, 330 мкм, у видов *Bombina*. — *Cepedea obovoidea*, 310 мкм, у видов *Bufo*.

9.3.3. Chrysomonadea

Около 1000 фотоавтотрофных или гетеротрофных видов, обитающих, главным образом, в пресных водах. Клетки некрупные (5–20 мкм). В типичном случае несут два анизоконтных гетеродинамных жгутика на переднем конце тела; более длинный жгутик направлен вперёд и служит двигателем, снабжён двумя рядами жёстких трёхчленных мастигонем (плевронематический жгутик) (илл. 11Б). Второй жгутик, если он есть, гладкий и значительно более короткий; проходит вдоль клетки назад и имеет базальное утолщение, которое расположено напротив слабовогнутого впячивания на переднем конце клетки. Здесь, внутри хлоропласта, обычно имеется красный глазок из липидной гранулы (илл. 9).

Имеется только одно ядро, оно связано с базальным телом плевронематического жгутика через поперечно-исчерченную корешковую структуру (ризопласт). По сторонам от ядра находятся одна или две пульсирующие вакуоли, а также одна или несколько диктиосом, которые, помимо прочего, служат местами образования мастигонем. Обычно клетка голая, но у некоторых родов (*Synura*, *Mallomonas*, *Paraphysomonas*) на поверхности клетки имеются также изящные чешуйки из кремнезёма, которые создаются в вакуолях возле хлоропластов. Некоторые формы, такие как *Dinobryon* (илл. 54), имеют «домики» (loricae). В качестве экструсом известны дискоболоцисты. У некоторых родов (например, *Dinobryon*) имеется половой процесс (изогамия): при этом две одиночных клетки без образования гамет сливаются. Получившаяся зигота окружается окремнённой оболочкой цисты, образующейся внутри протопласта (эндогенно), и переходит в покоящуюся стадию. Эндогенные покоящиеся цисты могут образовываться также бесполым путём.

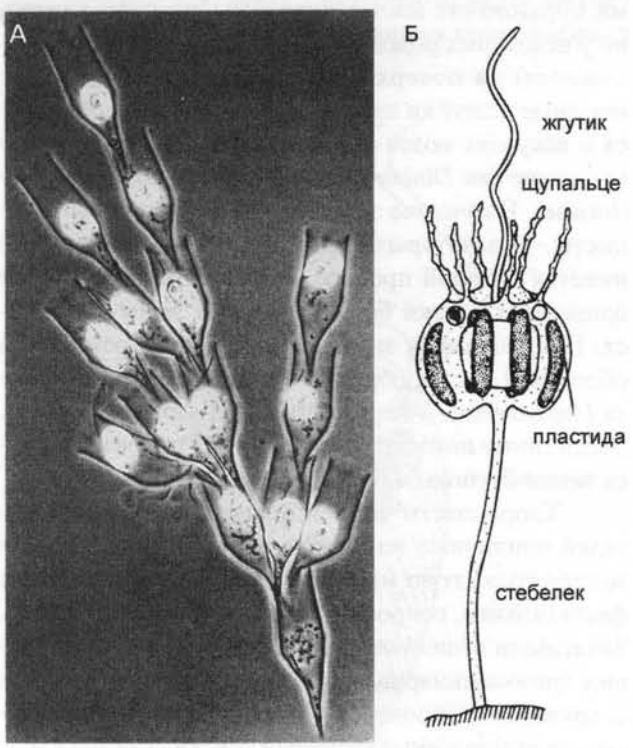
Хлоропласты фотосинтезирующих представителей одиночные или парные, имеют характерную золотисто-жёлтую или коричневатую окраску из-за фукоксантина, сопровождающего хлорофиллы *a* и *c*. Запасными веществами служат липиды и полисахарид хризоламинарин, откладывающиеся в вакуолях снаружи от хлоропластов. Эти хлоропласты окружают клеточное ядро и морфологически связаны с ним общей мембранной оболочкой из эндоплазматического ретикулюма. Вместе с ней хлоропласты окружены тремя мембранными системами (в области кон-

http://Jurassic.ru/

такта с ядром они отграничены внутренней, а в остальных их частях — наружной ядерной мембраной), оставшимися, по-видимому, от деградировавшей эукариотной клетки. Внутри хлоропластов находятся стопки из трёх тилакоидов, по периферии окруженные опоясывающей ламеллой, также из трёх тилакоидов (илл. 17).

Наряду с монадным типом (одноклеточные или их колониальные объединения) имеются и многочисленные переходы к более высоким ступеням организации. Очевидна тенденция к становлению ризоподного плана строения, что сопровождается редукцией пластид и жгутиков, и формированием различных типов псевдоподий, таким образом, вторично снова приводя к «животным» формам. Среди них, наряду с одноклеточными (такими как *Chrysamoeba*), встречаются также и плазмоидальные агрегаты, размер которых исчисляется миллиметрами (*Chrysarachnion*).

Хризомонады — важнейший компонент нанопланктона. Значение фотоавтотрофных представителей состоит в их функции первичных продуцентов. Массовое размножение, которое может происходить в холодное время года, иногда создаёт проблемы для рыбоводства из-за выделения продуктов обмена веществ (кетонов и альдегидов). Хризомонады, отмирающие в начале тёплого периода, портят питьевую воду в резервуарах, образуя дурнопахнущие продукты разложения.



Илл. 54. Chrysomonadea.
А — *Dinobryon* sp., длина отдельных клеток около 30 мкм. Б — *Pedinella* sp.; длина около 10 мкм. А — оригинал W. Herth, Гейдельберг; Б — по Swale (1969).

9.3.3.1. Chrysomonadida

Свободноплавающие или сидячие монадные формы (*Ochromonas* (илл. 9), *Dinobryon*, *Mallomonas*, *Synura*), а также формы с ризоподной организацией (*Chrysamoeba*, *Chrysarachnion*).

9.3.3.2. Pedinellidida

Сидячие, обычно с хлоропластами. Наряду с едва заметным жгутиком, направленным назад, на переднем конце клетки имеется длинный жгутик, окружённый воротничком из упругих отростков клетки (илл. 54). Строение *Pedinella* spp. в некоторых отношениях сильно напоминает строение хоанофлагеллят; по-видимому, это конвергенция.

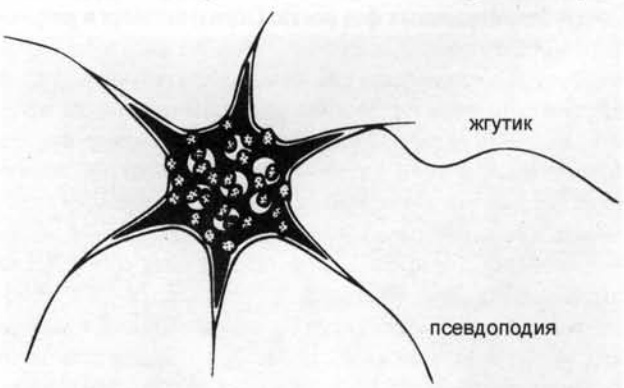
9.3.3.3. Silicoflagellida

Таксон беден видами. Из-за кремнезёмного скелета имеют большое значение для палеонтологии: ископаемые остатки известны с мела, но время наибольшего разнообразия приходится на третичный период. Современные формы только с одним жгутиком и многочисленными тонкими псевдоподиями (илл. 55). Скелетные элементы преимущественно внеклеточные, звездообразные. Отнесение к хризомонадам основано на том, что, помимо наличия кремнезёма, имеются совпадающие детали строения хлоропластов; однако вопрос остаётся очень спорным. Только один современный род с двумя видами.

Dictyocha (*Distephanus*) *fibula*, с псевдоподиями, более 100 мкм, в холодных морях до 20°C.

9.3.4. Heteromonadea

Билатерально-симметричные; напоминают хризомонад наличием гетероконтных жгутиков и очень сходными ультраструктурными признаками. Наряду с длинным плевронематическим моторным жгути-

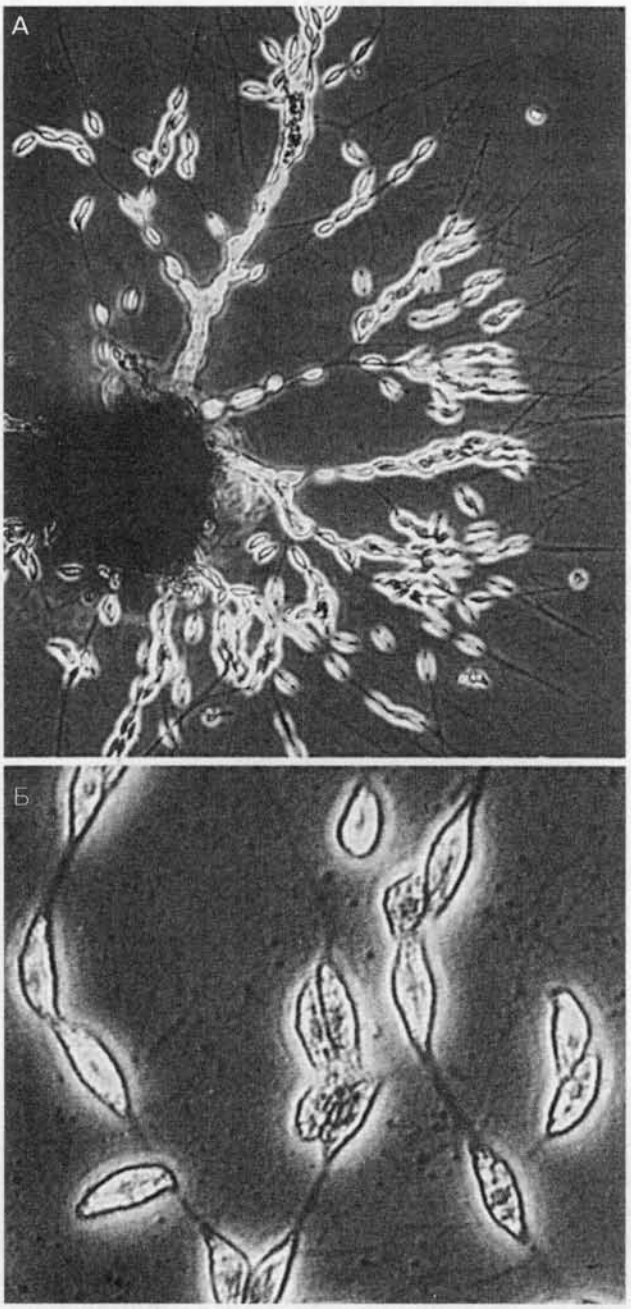


Илл. 55. *Distephanus speculum* (Silicoflagellida).
Диаметр 40 мкм. По данным разных авторов.

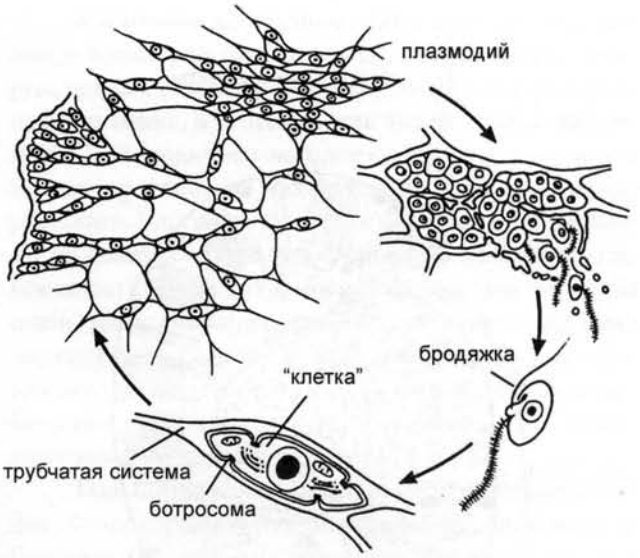
http://jurassic.ru/

ком имеется задний остаточный жгутик, совершенно голый и оканчивающийся терминальным филаментом. Задний жгутик обозначается как акронематический, он имеет базальное вздутие в тесной пространственной связи со стигмой на пластидах. Отличия от хризомонад состоят прежде всего в полном отсутствии фукоксантина (из-за этого, а также присутствия бета-каротина и ксантофилена окраска более жёлто-зеленоватая), а также — в морфологии эндогенных цист.

Наряду с известными нитчатыми водорослями (*Tribonema*, *Vaucheria*) известны немногие жгутиконосные



Илл. 56. *Labyrinthula coenocystis* (Labyrinthulea). А — система трубок. Б — участок сетевидной системы трубок с «клетками». Длина клеток около 10 мкм. Из Stey (1969).



Илл. 57. *Labyrinthula* sp. (Labyrinthulea). Жизненный цикл. По Margulis, McKhann и Olendzenski (1993).

формы (*Chloromeson*). Лучше всего изучены ризоподные представители (*Reticulosphaera*). Экологическое значение невелико из-за ограниченного распространения.

9.3.5. Labyrinthulea

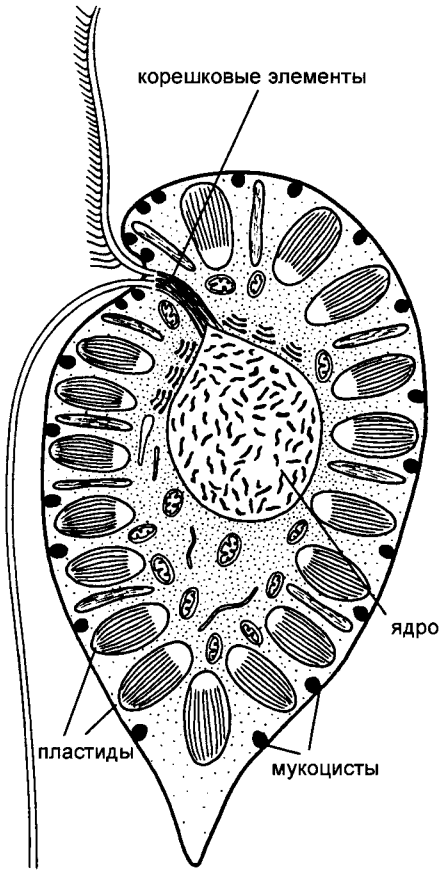
Слабоизученный таксон с небольшим числом видов. Преимущественно в морских местообитаниях, реже в пресных водах на гниющих растениях.

В трофической фазе живут как подвижные плазмодии (илл. 56): веретеновидные «клеточные тела», форма которых может быть и постоянной, и изменчивой, эти тела скользят внутри системы плазматических трубок переменной формы, ограниченных клеточной мембраной. «Клеточные тела» окружены двойной мембранной оболочкой и сообщаются через особые отверстия (ботросомы, сагеногенетосомы) с плазмой внутри трубок. При этом речь идёт не о настоящих клетках, а об особой форме индивидуальных (и содержащих ядра) участков цитоплазмы внутри общей плазматической трубчатой системы.

Механизм движения неизвестен; вероятно, внутри плазмы трубок присутствуют актиновые филаменты. Размножение осуществляется путём деления клеток в системе плазматических трубок, а также путём плазматомии (распада) самой этой системы (илл. 57). У некоторых видов образуются многоклеточные цисты, равно как бродяжки (зооспоры) с гетероконтными жгутиками (илл. 11Г). Присутствие глазков (стигм) у зооспор служит замечательным указанием на положение таксона в системе.

Самый богатый видами из четырёх родов — *Labyrinthula*. Он распространён в Атлантике и Балтийском море (например, **L. coenocystis*), или в пресных водах (**L. cienkowskii*). Виды *Thraustochytrium* не образуют сетей, но обладают ботросомами.

http://jurassic.ru/



Илл. 58. *Chattonella* sp. (Raphidomonadea). Схема организации. Длина 50 мкм. По Margulis, McKhann и Olendzenski (1993).

9.3.6. Raphidomonadea

Всего десять фотоавтотрофных видов, имеющих исключительно монадную организацию, обычно уплощённых дорсо-вентрально. Клетки без стенки и наружной плотной оболочки достигают необычно большого размера — до 90 мкм. Форма клетки относительно постоянная благодаря упругой пелликуле (илл. 58). В клетке имеются мукоцисты, а также варианты веретеновидных трихоцист, функциональное значение которых неясно. Гетероконтные жгутики начинаются в вентральной борозде на переднем конце; кинетосомы связаны с поверхностью клетки. Более длинный жгутик направлен назад, он гладкий, не имеет базального утолщения и, как правило, неактивен. Передний, более короткий и очень быстро двигающийся моторный жгутик с упругими тубулярными мастигонемами. Глазок отсутствует. Характерно кольцо из элементов аппаратов Гольджи, окружающее апикальную часть крупного ядра. У пресноводных родов (как минимум, у *Vacuolaria*) пузырьки аппарата Гольджи, непрерывно увеличиваясь в размерах, превращаются в сократительные вакуоли.

Пластиды многочисленные, светло-зелёные, с хлорофиллами *a* и *c*, а также с различными дополнительными пигментами (каротин, ксантофилл или фукоксантин). В пластидах имеются стопки из трёх тилакоидов и, как правило, опоясывающая ламелла. Запасные вещества в виде липидных капель.

9.3.7. Plasmodiophorea

Облигатные внутриклеточные паразиты в корнях растений, в которых они образуют плазмодии. Плодовые тела и образующиеся в них споры попадают во внешнюю среду при разрушении растения. Плазмодии следующего поколения образуются в результате полового слияния свободных зооспор, которые имеют гетероконтные жгутики без мастигонем. При проникновении через клеточную стенку у них вступают в действие специальные органеллы («жало» и «ствол» как особые производные эндоплазматической сети). Как у одиночных клеток, так и у плазмодиев во время деления ядер наблюдается характерный внутриядерный крест, который образуется из ядрышек, растягиваемых к полюсам, или, на стадии метафазы, из упорядоченных хромосом.

**Plasmodiophora brassicae*, возбудитель килы у различных сортов капусты. — *Виды *Spongospora* вызывают порошистую паршу картофеля.

9.3.8. Bicosoecidea

Около 40 видов одноклеточных (размером около 5 мкм) или колониальных организмов, живущих на различных субстратах (*Bicosoeca*) или свободно плавающих в морском или пресноводном планктоне. Они представляют собой значительную часть гетеротрофного нанопланктона и важных консументов водных бактерий. Живут в вазовидных домиках (loricae), которые — в отличие от хоанофлагеллят или хризомонад — состоят из хитина. Одноядерные. с гетероконтными жгутиками. Жгутик, отходящий назад, гладкий и расположен в желобке вдоль поверхности клетки, служит для прикрепления внутри домика. Второй, более длинный жгутик, направлен вперёд, с одним или двумя рядами упругих мастигонем, которые создают ток воды, приносящий бактерий и сходные с ними пищевые частицы.

Bicosoeca (*Bicoeca*) *socialis*, 10 мкм, обычно образуют колонии.

10. Alveolata

Данные по различным последовательностям рРНК показывают, что три крупные и непохожие группы традиционной системы (**Dinoflagellata**, **Apicomplexa** и **Ciliophora**) образуют монофилетический таксон. В свете этих результатов молекуляр-

http://jurassic.ru/

но-биологических исследований некоторые из тех структурных комплексов, которые раньше трактовались как возникшие независимо друг от друга, сейчас представляются гомологичными; таковы амфиесмы жгутиковых динофлагеллят, внутренние мембранные комплексы безжгутиковых Apicomplexa, а также альвеолы ресничных инфузорий. Кроме того, парасомальные мешочки Ciliophora, пузулы динофлагеллят и микропоры Apicomplexa могут быть гомологичными структурами, выполняющими функцию обмена веществами с внешней средой. Предполагаемым предком всех трёх таксонов был двужгутиковый одноклеточный организм, живший примерно 900 млн. лет назад и имевший пелликулярную систему вакуолей. Жгутики этого предка были, по-видимому, гетероконтными и частично с мастигонемами. Это состояние сохранилось только у динофлагеллят.

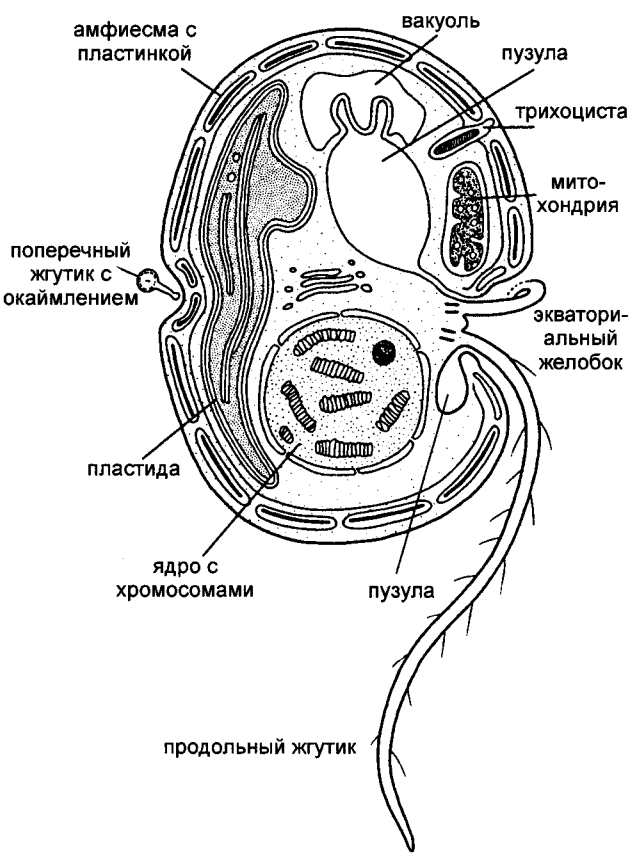
10.1. Dinoflagellata

Динофлагеллаты обычно обладают двумя гетероморфными жгутиками с различной динамикой движений. У эволюционно исходных форм жгутики отходят от апикального конца клетки, у более продвинутых — от её вентральной стороны. Один жгутик проходит вдоль экваториального желобка (cingulum), другой — лежит в продольной бороздке кортекса (sulcus) (илл. 59). Поперечный моторный жгутик несет лентовидное окаймление (параксиальный тяж) и ряд тонких мастигонем. «Рулевой» жгутик, который обычно протянут к заднему концу клетки, либо голый, либо несёт упругие мастигонемы. Расположение жгутиков обусловливает винтовое вращение клетки при плавании. Этот, так называемый диноконтный тип жгутиковой системы найден также у многоядерных и многожгутиковых форм.

Примерно 4 000 видов динофлагеллят исключительно многообразны. Спектр форм простирается от округлых до палочко- или звёздовидных, одноклеточных или цилиндрических многоядерных организмов, от голых до панцирных клеток. Панцирь состоит из одиночных или сросшихся друг с другом пластинок целлюлозы, которые размещаются в уплощённых вакуолях (альвеолах, амфиесмах) непосредственно под клеточной мембраной (илл. 60). Обычно из этих внутриклеточных покровных пластинок образуются половины панциря — теки (thecae), которые соприкасаются друг с другом в области экваториального желобка. Задняя половина панциря называется гипотека, передняя — эпитека. Амфиесмы присутствуют также и в голых клетках, не имеющих панциря. Кортекс динофлагеллят, таким образом, устроен по единому плану.

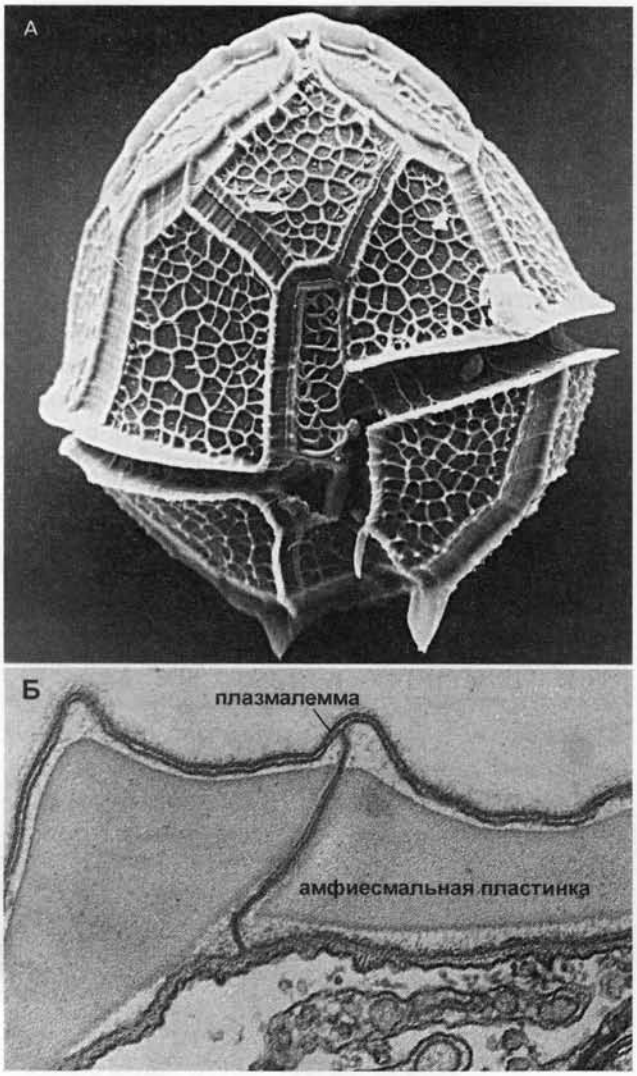
Клеточное ядро (динокарион) всегда гаплоидное и имеет ряд особенностей, совокупность которых раньше рассматривали как эволюционно исходное состояние, а теперь — как значительная аберрация: (1) Хромосомы во время интерфазы остаются конденсированными и заметными под световым микроскопом. Ультраструктурные исследования выявляют их фибриллярное строение. (2) В противоположность остальным эукариотам, хромосомы содержат очень мало дополнительных белков (гистонов) или не содержат их вовсе. (3) Во время деления ядра хромосомы не вступают в прямой контакт с микротрубочками веретена деления, а соединяются с сохраняющейся оболочкой ядра (илл. 22).

Большинство динофлагеллят — фотоавтотрофы. Хлоропласты окружены тремя покровными мембранами, не связаны с эндоплазматической сетью и содержат стопки из трёх тилакоидов. Их рассматривают как крайне редуцированные остатки эукариотных эндосимбионтов. Помимо хлорофиллов *a* и *c*, они содержат прежде всего дополнительные пигменты, такие как α-каротин и ксантофил (перидинин), придающие автотрофным динофлагеллятам их обычную жёлто-коричневую или буровато-красную окраску. Запасные вещества — крахмал и масло — откла-



Илл. 59. Dinophlagellata. Схема организации. По Margulis, McKhann и Olendzenski (1993).

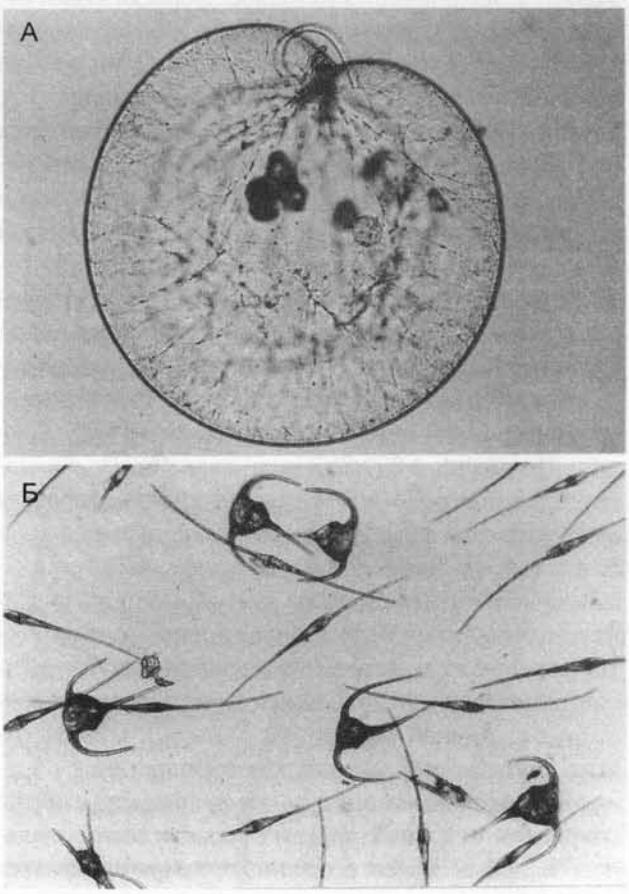
http://Jurassic.ru/



Илл. 60. Dinophlagellata.
А — *Peridinium bipes*. Размер около 50 × 70 мкм. Б — *Ceratium hirundinella*. Ультраструктура поверхности с амфиесмальными пластинками в плоских вакуолях плазматической мембраны. Длина 95–700 мкм. А — оригинал R.W. Crawford, Бристоль. Б — из Dodge и Crawford (1970).

дываются вне пластид. Некоторые формы с активным фотосинтезом живут как симбионты; например, зооксантеллы обитают внутри клеток радиолярий, фораминифер, моллюсков и особенно книдарий (например, *Symbiodinium microadriaticum*), отвечая за коричневатую окраску своих хозяев. Наряду с ними существуют многочисленные гетеротрофные формы, которые или хищничают (например, *Noctiluca scintillans*), или паразитируют на одноклеточных, нитчатых водорослях, копеподах и в икре рыб. Сократительные вакуоли отсутствуют, однако есть пузулы — впячивания клеточной мембраны (иногда весьма крупные), которые сообщаются с внешней средой вблизи основания жгутика, возможно, выполняют осморегуляторную функцию. Из типов экструсом представлены трихоцисты; кроме того, у некоторых представителей имеются так называемые нематоцисты, которые не следует путать с одноименными структурами у Cnidaria.

Экологическое значение динофлагеллят едва ли возможно переоценить. В пресных водоёмах и, особенно, в морях они, наряду с диатомовыми, относятся к числу самых обычных фитопланктонных организмов. Будучи первыми звеньями водных пищевых цепей, динофлагелляты принадлежат к важнейшим первичным продуцентам. Такой природный феномен, как километровые полосы так называемых красных приливов, которые регулярно появляются у атлантического побережья Африки, у тихоокеанского побережья Америки и Японии, а также иногда наблюдаются летом и у европейских берегов, обычно обусловлен массовым размножением некоторых видов динофлагеллят. Эти массовые инвазии могут иметь фатальные последствия: некоторые виды (например, *Protogonyaulax tamarensis*, *P. catenella*, *Gymnodium veneficum*) продуцируют алкалоиды (комплексы сакситоксина или бревеетоксина), которые могут накапливаться в рыбах, моллюсках и рачках и могут иногда



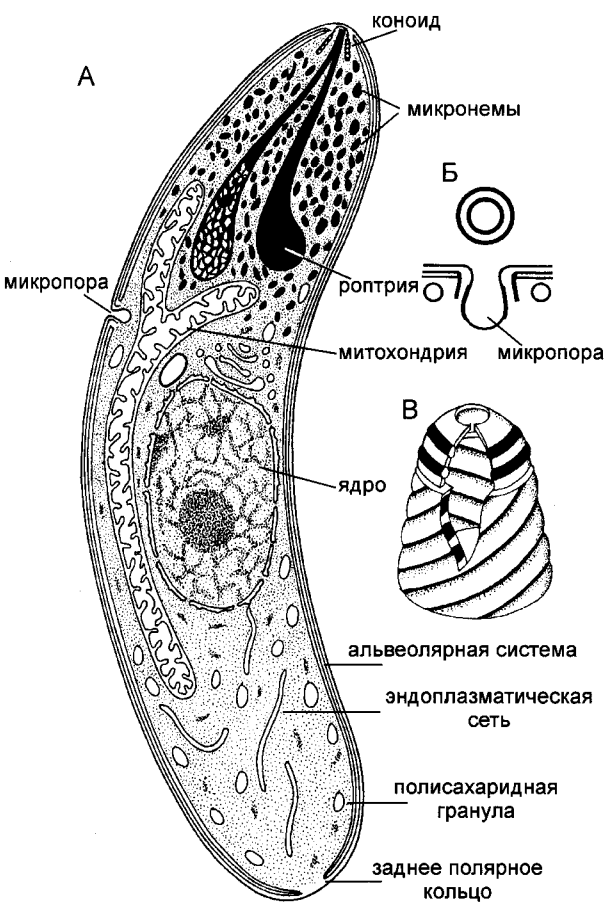
Илл. 61. Dinoflagellata.
А — *Noctiluca scintillans* (= *N. miliaris*). Диаметр до 1 мм. Б — Виды *Ceratium* в планктоне Тирренского моря. Длина отдельных индивидов — около 150 мкм. Оригиналы W. Westheide, Оснабрюк.

http://jurassic.ru/

приводить к гибели этих организмов и поедающих их хищников. При употреблении в пищу мидий или устриц, накопивших много токсинов в местах массового размножения динофлагеллят, у человека обычно наступает отравление, сопровождаемое параличом и необратимой остановкой дыхания. Но не все красные приливы смертоносны: массовое появление гетеротрофной *Noctiluca scintillans* вызывает, например, лишь свечение моря, обычное в летние месяцы в Северном море. Это свечение обусловлено активностью люциферин-люциферазной системы.

Многие динофлагеллаты могут переносить неблагоприятные условия среды, образуя покоящиеся цисты; в виде микрофоссилий они известны как минимум с силура (400 млн. лет назад).

**Ceratium hirundinella*, 700 мкм, с одним апикальным и двумя антиапикальными рогами, в море и в пресных водах. Многие другие виды *Ceratium* (илл. 61Б) характерны для пресноводного и морского планктона. — **Noctiluca scintillans* (= *N. miliaris*), 1 мм, эпитека редуцирована до одного щупальца; морской хищник, вызывает свечение моря.



Илл. 62. Apicomplexa.
А — схема организации спорозоита (длина 10 мкм) с апикальным комплексом на переднем конце. Б — микропора. В — коноид с коноидальными кольцами. По Scholtysek и Mehlhorn (1970).

10.2. Apicomplexa

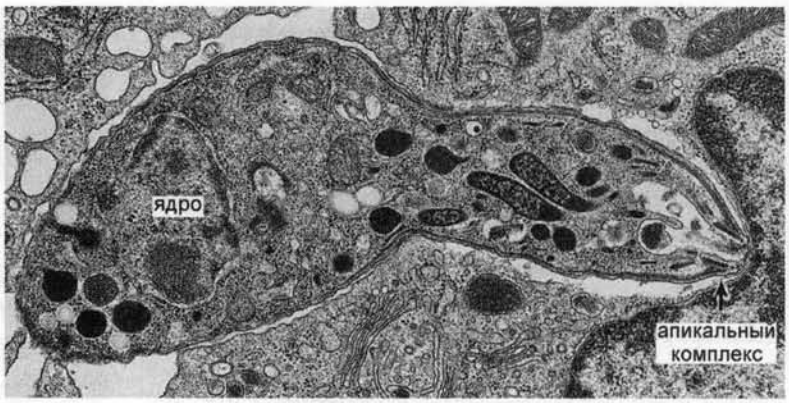
Как и все представители бывших **Sporozoa**, гаплоидные Apicomplexa — облигатные эндопаразиты, которые проходят через стадию споры (илл. 68). Сейчас к ним относят не менее 2 500 видов, среди которых есть много патогенных, имеющих важное значение для медицины. Они характеризуются двух- или трёхфазным чередованием поколений, со специфическими для родов стадиями, на которых происходит заражение, рост, размножение и половой процесс (илл. 64). Заражение, как правило, осуществляется веретеновидными спорозоитами 2–20 мкм длиной (илл. 62), которые переносятся на нового хозяина внутри спороцисты или ооцисты. На переднем конце спорозоиты (равно как и происходящие от них мерозоиты) имеют так называемый апикальный комплекс — органеллу с характерным расположением и структурой.

В типичном случае апикальный комплекс спорозоитов и мерозоитов (илл. 62) состоит из трёх компонентов: (1) конического коноида из винтообразных свёрнутых микротрубочек с двумя коноидальными кольцами в его передней части, (2) расположенным за ним комплексом полярных колец, организованным как центр сборки микротрубочек (ЦОМТ), с отходящими от него и тянущимися далеко назад субпелликулярными микротрубочками, а также обычно (3) двух роптрий — бутылковидных секреторных органелл, выводные протоки которых ведут через полярное кольцо и коноид к переднему концу клетки. Наряду с этими элементами, на переднем конце можно обнаружить также многочисленные микронемы, которые рассматриваются как производные аппарата Гольджи. В своей совокупности эта сложная система трактуется как аппарат, облегчающий проникновение в клетки хозяина (илл. 63).

Эти структуры, однако, одновременно присутствуют не у всех Apicomplexa (коноид, например, может отсутствовать). Некоторые древнейшие Apicomplexa, которые живут как внеклеточные паразиты, используют апикальный комплекс только для прикрепления к поверхности тканей. В своем типичном виде он присутствует только во время спорогонии и мерогонии, соответственно — лишь у спорозоитов и мерозоитов.

Всех Apicomplexa объединяет строение кортекса. Наряду с системой микротрубочек, продольно идущих от полярных колец, в его состав входят три мембраны: наружная клеточная мембрана и две мембраны, лежащие под ней, которые обозначаются как внутренний мембранный комплекс и представляют собой, очевидно, очень сильно уплощенную альвеолярную систему. Этот комплекс вакуолей, гомологичный амфиесмам динофлагеллят и альвеолам инфузорий, прерывается лишь на переднем и заднем кон-

http://jurassic.ru/



Илл. 63. *Toxoplasma gondii* (Apicomplexa, Coccidea). Спорозоит при проникновении в клетку хозяина.
Длина около 6 мкм. Из Nichols и O'Connor (1981).

цах клетки для процессов экзоцитоза, и на боковых участках — для эндоцитоза. Микропоры — одиночные или многочисленные впячивания поверхности клетки, заметные в латеральной плоскости — служат для поступления питательных веществ. Недавно полученные доказательства наличия фотосинтетических пигментов в так называемых полых цилиндрах спорозоитов (пузырьках с двойной мембраной) можно трактовать как свидетельство того, что предки Apicomplexa имели пластиды.

Жизненные циклы Apicomplexa довольно сложные. В упрощённом виде обобщённый цикл можно представить следующим образом (илл. 64). Одноядерные спорозоиты появляются в ходе фазы размножения (спорогонии), сопряжённой с мейотическим редукционным делением. В новом хозяине они выходят из спороцист, проникают в клетки и растут в них. В простейшем случае они развиваются в гамонтов, которые многократно делятся, дифференцируются в гаметы и, в итоге, объединяются в зиготы (гамогония). В ходе этого двухфазного чередования поколений из зигот снова появляются многочисленные спорозоиты.



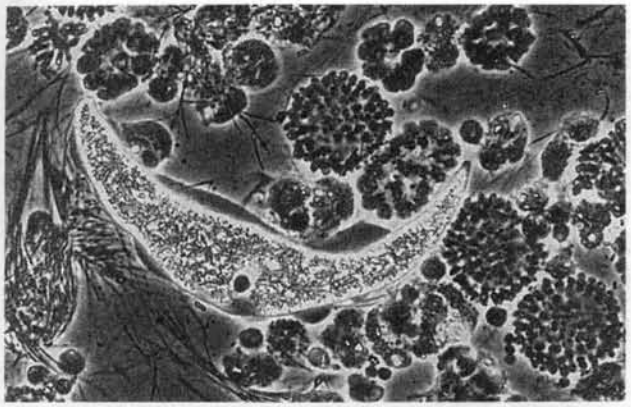
Илл. 64. Схема чередования поколений у Apicomplexa.
По данным разных авторов.

У более эволюционно продвинутых форм между спорогонией и гамогонией включаются ещё одна или несколько фаз размножения. Эти фазы возникают в результате преобразования спорозоитов в трофонты (питающиеся клетки), которые в организмах своих хозяев вырастают до крупных многоядерных плазмодиев. Апикальный комплекс у них обычно сильно деградирует, а дополнительные микропоры обеспечивают поступление питания в клетку. Из них при завершении фазы роста формируются шизонты (меронты), из которых после их множественного деления (шизогонии = мерогонии, илл. 68) образуются мерозоиты. У них снова появляются апикальные комплексы, благодаря чему мерозоиты могут поражать другие клетки, и дифференцироваться в трофонтов что приводит к многократному увеличению числа паразитов в хозяине. Но мерозоиты неспособны, отчасти из-за смены хозяина, перейти к фазе гамогонии. Она обычно происходит как оогамия, причём макрогамонт превращается прямо в макрогамету; микрогамонты же, прежде чем образовать микрогаметы, совершают ещё ряд делений. Отдельные стадии, возникающие в ходе такого развития, можно различить по особым цитологическим признакам.

Спорогония служит для восстановления гаплоидной фазы ядра, равно как — с последующими митотическими делениями — для эффективного освоения потенциальных новых хозяев. В результате делений во время шизогонии и гамогонии возрастает число гамет и зигот, споро- и ооцист, поэтому новое заражение становится более вероятным. Из-за этого Apicomplexa принадлежат к числу опаснейших паразитов человека и многих животных.

Систематическое деление Apicomplexa до сих пор вызывает дискуссии. Обычно практикуется разделение на три субтаксона.

http://jurassic.ru/



Илл. 65. *Monocystis* sp. (Apicomplexa, Gregarinea).
Гамонт в жидкости семенного пузырька дождевого червя. Длина около 200 мкм. Нитевидные структуры — это почти зрелые спермии; различные шарики — стадии сперматогенеза хозяина, созревающие по периферии цитофора — безъядерной цитоплазматической массы, расположенной в центре. Оригинал W. Westheide, Оснабрюк.

10.2.1. Gregarinea

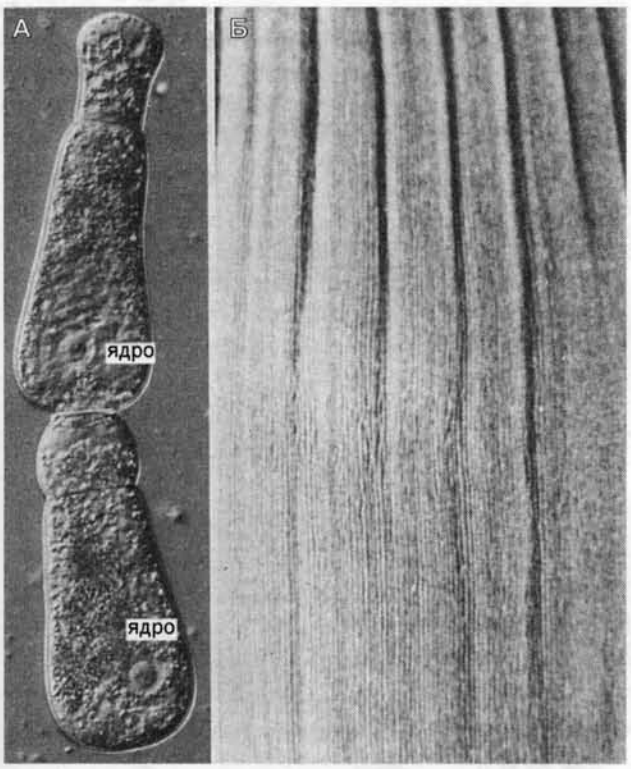
Характерным признаком этой группы, охватывающей около 500 видов (илл. 65), является способность мужских и женских гамонтов совершать многократные деления, благодаря чему производится высокое, но примерно равное число гамет. Гаметы обоих типов могут иметь различное (анизогамия) или в значительной мере сходное (изогамия) строение. Первоначально в эволюции развитие гамет проходило раздельно и независимо друг от друга; гамонты же более продвинутых таксонов уже в конце фазы их роста образуют пары (сизигии) (илл. 66), а позже инцистируются с образованием общей гамонтоцисты, в которой образование гамет и зигот протекает согласованно по времени и месту (гамонтогамия). Из зигот развиваются прямо спороцисты, которые содержат 4–16 гаплоидных спорозоитов.

Трофические стадии, выходящие из спорозоитов, вырастают до крупных (иногда до 10 мм длиной) гамонтов. Многие из них способны к характерному скользящему движению, которое осуществляется благодаря согласованному действию продольных складок тела, усиленных микрофиламентами (илл. 66Б).

Тело гамонта обычно расчленено на два отдела — передний протомерит и задний, более крупный дейтомерит с ядром. Прото- и дейтомерит отделены друг от друга кольцевой бороздой (илл. 66А). Обычно протомерит несёт на переднем конце особый вырост (эпимерит), образованный из коноида, который служит для укрепления в эпителиальной клетке. Эпимерит отбрасывается перед образованием сизигия, когда протомерит задней клетки (сателлит) прикрепляется к дейтомериту передней клетки (примиту).

Грегарины живут — кроме ранних стадий развития — преимущественно как внеклеточные паразиты в кишечном тракте или в полостях тела аннелид, артропод, моллюсков, иглокожих и оболочников. Наиболее распространены они у членистоногих. Правда, патогенными являются лишь немногие виды. Хозяйственное значение отсутствует.

**Monocystis lumbrici*, около 200 мкм, шизонты регулярно встречаются в семенных пузырьках различных видов дождевых червей (илл. 65). — **Gregarina polymorpha*, 350 мкм, в кишечнике личинок мучного хрущака (илл. 66). — **Mattesia dispora*, 3–12 мкм, в жировом теле мельничной огнёвки *Ephestia kuehniella*, со стадией шизогонии в жизненном цикле.



Илл. 66. *Gregarina* sp. (Gregarinea).
А — два гамонта, образующие сизигий, длина каждого индивидуума 500 мкм. Б — *Gregarina garnhami*, складчатость пелликулы. А — оригинал K. Hausmann, Берлин; Б — из Walker et al. (1979).

10.2.2. Coccidea

Ход развития кокцидий существенно отличается от грегарин. В противоположность микрогамонтам, макрогамонты не проходят через фазу деления, а развиваются прямо в ооциты. В типичном случае из микрогамонтов выходят трёхжгутиковые микрогаметы (илл. 67). Зигота преобразуется в зигоцисту (ооцисту) и во время спорогонии делится на 4–32 (или более) споробластов, которые обычно покрыты собственной оболочкой (спороциста) и после митотических делений дают по два–восемь (или более) спорозоитов.

http://jurassic.ru/

За несколькими исключениями (Coelotrophiida), кокцидии живут внутри клеток своих хозяев. Их таксоны различаются особенностями жизненного цикла. При этом важным систематическим признаком (особенно — для эволюционно продвинутых групп) служит число спорозоитов в спороцисте.

10.2.2.1. Coelotrophiida

Шизогонии нет. Трофонты, равно как и гамонты экстрацеллюлярные. Паразиты в пищеварительном тракте и в полостях тела, главным образом, морских аннелид.

**Grellia dinophili*, макрогаметы до 170 мкм длиной, двужгутиковые микрогаметы, в дорвиллеидах (полихеты).

10.2.2.2. Adeleida

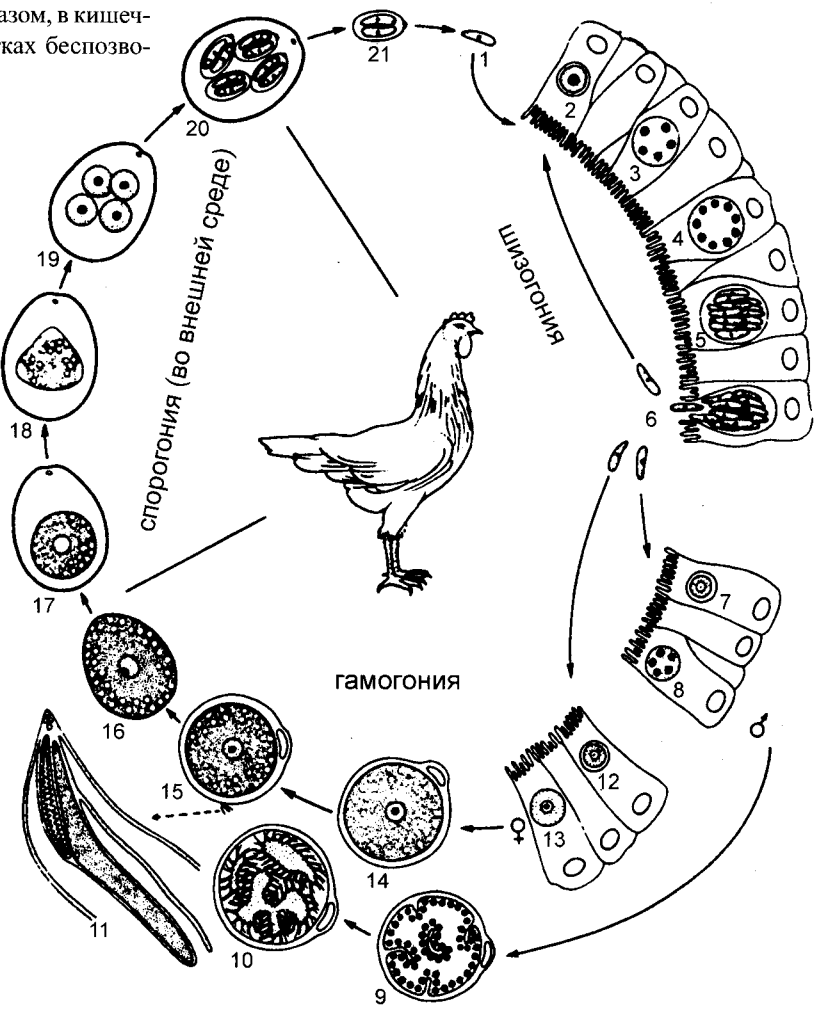
Как и у грегарин, развитие гамонтов обычно проходит в тесном пространственном сближении (образование сизигиев). Однако макро- и микрогамонты отчетливо отличаются друг от друга по размеру. Микрогамонты, располагающиеся на боковой стороне макрогамонтов, образуют обычно только две–четыре микрогаметы. Перед своей дифференциацией они проходят один или несколько циклов шизогонии.

Аделеиды паразитируют, главным образом, в кишечном эпителии, железистых и жировых клетках беспозвоночных (Nematoda, Annelida, Arthropoda, Mollusca, Sipunculida). — Виды *Klossia* в почках лёгочных улиток (*K. helicina*). — *Haemogregarina stepanovi*, стадии шизогонии проходят в европейской болотной черепахе (*Emys orbicularis*), а стадии гамогонии — в пиявке *Placobdella catinigera*. Некоторые виды *Haemogregarina* живут в клетках крови рыб и ящериц, наносят хозяйственный вред. — **Karyolysus lacertarum*, смена хозяев между ящерицами и клопами, переносится кровососущими пиявками и клопами.

10.2.2.3. Eimeriida

Развитие характеризуется тем, что макро- и микрогамонты дифференцируются путем шизогонии отдельно друг от друга (илл. 67, 68). Микрогамонты всегда образуют большое число микрогамет. Спорогония проходит в 2 фазы: (1) образование ооцист с формированием споробластов и (2) образование спороцист с дифференцировкой спорозоитов. Имеются формы со сменой хозяев и без неё.

Около 1 000 видов родов *Eimeria* (четыре споры, по два спорозоита в каждой, илл. 67) и *Isospora* (две споры по четыре спорозоита в каждой) развиваются без смены хозяев (моноксенный цикл) и, как правило, строго видоспецифичны. Переносятся с экскрементами и попадают к следу-



Илл. 67. *Eimeria maxima* (Coccidea). Жизненный цикл.
1–6 (шизогония) и 7–15 (гамогония) в кишечном эпителии курицы, 9–11 — образование микрогамет, 14 — образование макрогамет, 15 — проникновение микрогаметы в макрогамету, 16 — зигота (ооциста), 17–20 — спорогония в оболочке ооцисты ведёт к образованию спор (21) с двумя спорозоитами. Из Grell (1980).

http://Jurassic.ru/

ющему хозяину через рот. Двойная оболочка, образованная стенками ооцисты и спороцисты, позволяет не только осуществлять спорогонию вне хозяина; она представляет собой эффективное защитное приспособление, благодаря которому ооцисты более месяца остаются способными к инфицированию. Это относится также и к гетероксенным родам с факультативной или облигатной сменой хозяев (*Toxoplasma*, *Sarcocystis*, *Frenkelia*).

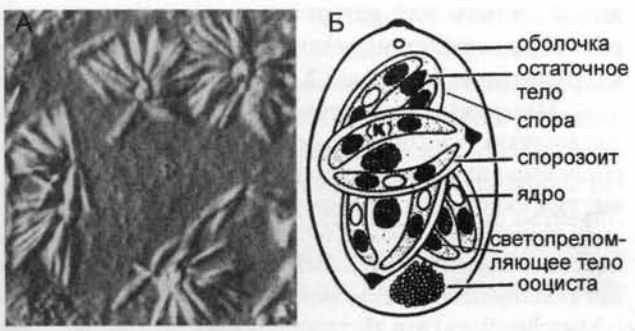
Окончательный хозяин *Toxoplasma gondii* (две спороцисты с четырьмя спорозоитами в каждой) кошка, в кишечном эпителии которой могут проходить все три стадии развития паразита. Путем орального заражения возможно инфицирование не только других кошек, но и всеядных, и растительноядных млекопитающих (жертв кошачьих, человека).

В промежуточных хозяевах спорозоиты проникают в стенку кишечника и поражают прежде всего клетки лимфатической системы (илл. 63). Здесь продолжаются ряд деления, когда формирование двух дочерних особей — спор происходит внутри материнской клетки (эндодиогения), происходит и образование многочисленных клеток паразита, которые заключаются в паразитофорную вакуоль (псевдоцисты) в тканях. На более поздних стадиях инфицирования в мозгу или мышечной ткани образуются так называемые тканевые цисты с утолщённой стенкой паразитофорной вакуоли; они содержат многочисленные серповидные цистовые мерозоиты (метрозоиты, брадизоиты) как покоящиеся стадии. Когда мышцы, инфицированные тканевыми цистами, поедаются промежуточным хозяином, начинается новый цикл парных делений. Только когда тканевые цисты достигают окончательного хозяина (кошки), жизненный цикл завершается шизогонией и гамогонией.

Человек (ребенок или взрослый), будучи промежуточным хозяином (=Fehlwirt), может быть заражён как ооцистами через кошачьи экскременты, так и тканевыми цистами через сырое мясо (вероятность заражения у взрослых около 75%). За исключением заболеваний лимфатических узлов, у людей редко наблюдаются диагностируемые патологические изменения (токсоплазмоз взрослых). Есть и третий потенциальный путь переноса инфекции: *Toxoplasma* передаётся плоду через плаценту и вызывает у новорожденных серьёзные заболевания. Эти так называемые конгенитальные или младенческие токсоплазмозы (с гидроцефалитом, склерозом мозга, хориоренитом) возникают, однако, лишь в том случае, если мать была впервые инфицирована на последней трети беременности.

Облигатная смена хозяев представлена также у видов *Sarcocystis*, *Aggregata* и *Frenkelia*. Шизогония проходит в животных (промежуточных хозяевах), служащих добычей для хищников или убойным скотом для человека, обычно вызывая тяжелые или смертельные заболевания. Стадии гамогонии и спорогонии имеют место исключительно в плотоядных (человек, хищные млекопитающие, хищные птицы, змеи, головоногие моллюски) и обычно связаны лишь с лёгкими патологическими побочными явлениями. Сочетания промежуточного и окончательного хозяев, в основе которых лежат связи хищник–жертва, используются для образования видовых названий (например, *Sarcocystis suihominis* (свинья–человек), *S. equicanis* (лошадь–собака) или *S. bovifelis* (корова–кошка)). При разделении трофонтов во время шизогонии образуются нормальные мерозоиты с единственным огромным и, очевидно, полиплоидным ядром; они вступают в следующий цикл шизогонии. Мерозоиты второго поколения называются мероцитами; они проникают в мускулатуру и здесь, внутри клеток хозяина, путём эндодиогонии образуют многоклеточные тканевые цисты, которые отчётливо различимы макроскопически.

Виды *Eimeria*, например, **E. stiedae*, возбудитель кокцидоза кроликов, и **E. tenella*, возбудитель кокцидоза птиц (илл. 67). — *Isospora hominis*, без смены хозяев.



Илл. 68. Стадии из жизненного цикла видов *Eimeria* (Coccidea).
А — образование шизонтов у *Eimeria canadensis*. Б — ооциста *Eimeria maxima* (стадия 20 на илл. 67) с четырьмя спорами, содержащими по два спорозоита. А — из Müller et al. (1973); Б — по Mehlhorn и Piekarski (1981).

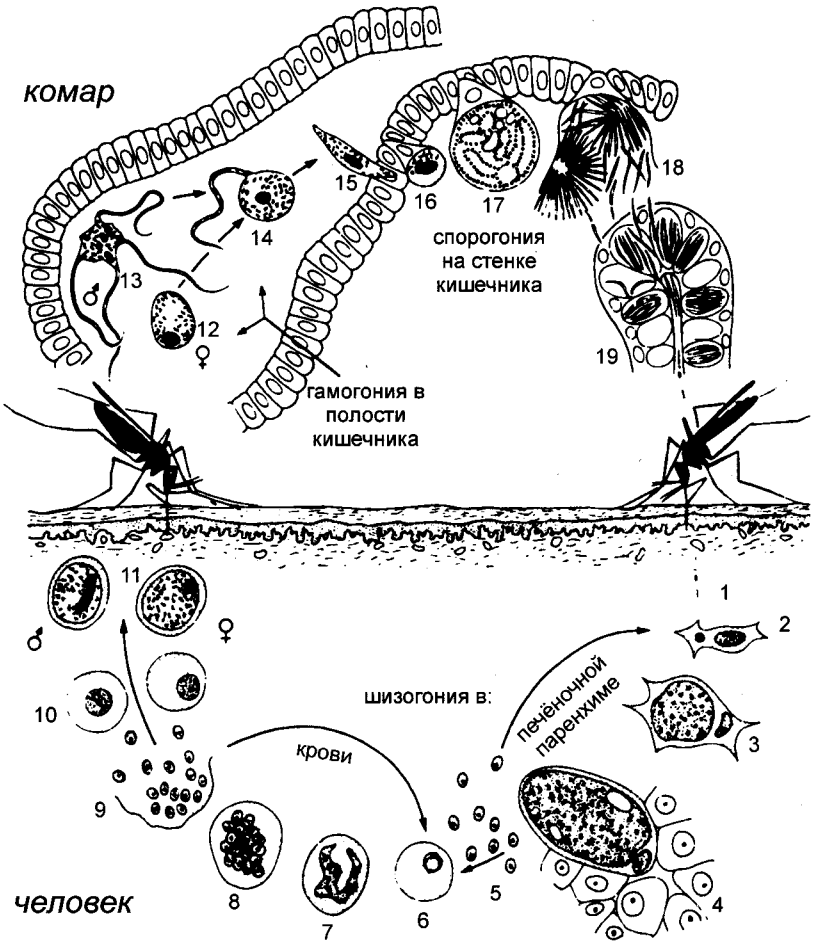
10.2.3. Haematozoea

Апикальный комплекс спорозоитов и мерозоитов гематозоев редуцирован: отсутствуют коноид, а иногда также и система коноидальных колец. Прямо из подвижной зиготы (кинеты или оокинеты) выходят спорозоиты, а не спороцисты. Фаза цисты редуцирована, инфекционные стадии могут переноситься на промежуточного хозяина только через жидкую среду (например, слюну). Гематозои — кровяные паразиты, которые проходят через облигатную смену хозяев между позвоночным (промежуточным хозяином) и беспозвоночным (окончательным хозяином). При классифицировании таксон разделяют на Heamosporida и Piroplasmida, для выделения которых учитывают, прежде всего, различие систематического положения окончательного и промежуточного хозяина.

10.2.3.1. Haemosporida

Спорозоиты переносятся кровососущими двукрылыми, через слюну которых происходит заражение промежуточного хозяина. Для возбудителя малярии (*Plasmodium*) промежуточными хозяевами служат рептилии, птицы и млекопитающие (прежде всего грызуны и приматы), а комары *Anopheles*, *Aedes*, *Culex* являются переносчиками и окончательными хо-

http://jurassic.ru/



Илл. 69. *Plasmodium vivax* (Haematozoea). Жизненный цикл.
1 — заражение через укус комара, 2–5 — шизогония в клетках печёночной паренхимы, 6–9 — шизогония в эритроцитах, 10–11 — образование гамонтов в крови человека, 12–13 — образование гамет из гамонтов, которые комар получил с кровью, 14 — оплодотворение и образование зиготы, 15 — странствующая зигота (оокинета), 16–18 — спорогония = образование спорозоитов в эпителии кишечника комара, 19 — внедрение спорозоитов в слюнные железы комара. Из Grell (1980).

зяевами, в которых совершается гамогония и спорогония.

Спорозоиты *Plasmodium vivax* сначала атакуют паренхимные клетки печени (илл. 69), где развиваются в шизонтов размером до 1 мм, которые могут образовать несколько тысяч мерозоитов (первичная или преэритроцитарная шизогония). Во второй фазе заболевания мерозоиты проникают в эритроциты и размножаются здесь также путем шизогонии, при которой, однако, освобождается не так много мерозоитов (вторичная или эритроцитарная шизогония). Их деление в клетках крови происходит синхронно каждые несколько дней, поэтому промежуточный хозяин подвергается периодическим атакам масс паразитов. Мерозоиты, находящиеся внутри эритроцитов в паразитофорных вакуолях, покрывают свою потребность в белке гемоглобином, который фагоцитируется с помощью микропор. Фрагменты клеток и непереваренные остаточные тельца (так наз. пигмент или гемозоин), образующиеся после разрушения эритроцитов, ответственны за характерные приступы периодической лихорадки. Приблизительно через десять дней из мерозоитов впервые выходят гамонты, детерминированные как мужские и женские. Дальнейшее развитие проходит только в кишечнике комара, где освобождаются гаметы (восемь жгутиковых микрогамет и одна макрогамета на каждый соответствующий гамонт). Оплодотворённые амёбоидно подвижные яйцеклетки (оокинеты) проникают в наружную стенку кишки и инкапсулируются, обособляясь оболочками от клетки хозяина. Внутри таких квази-ооцист совершается развитие многочисленных спорозоитов, которые после разрыва оболочки через гемолимфу достигают слюнных желёз и становятся способными к инфекции. Гамогония и спорогония в комарах *Anopheles* может полностью завершиться только при температуре выше 16°C, поэтому заболевания малярией распространены преимущественно в тёплых регионах.

Из приблизительно 160 известных видов *Plasmodium* только около одиннадцати имеют значение для медицины или ветеринарии. Сведения о четырёх видах, представляющих опасность для человека, приведены в таблице 2.

Малярия (от старо-итальянского «mala aria» — «плохой воздух») — не только тропический, субтропический и средиземноморский недуг; она поражает также и население умеренной зоны. Об этом свидетельствуют и её немецкие названия «холодная лихорадка» («kaltes Fiber»), «переменная лихорадка» («Wechselfiber»), «болотная лихорадка» («Sumpffiber»), «прибрежная (низинная) лихорадка» («Marschenfiber») или «Бутядингерская чума» («Butjadinger Seuche» [Butjadingen — полуостров возле Бремерхафена с обширными маршами и широкой литоралью — примечание переводчика]). В средневековой Европе малярии особенно были подвержены голландские и остфризско-ольденбургские низменности и побережья. Заболевание, вызыва-

http://Jurassic.ru/

Таблица 2. Характеристики видов *Plasmodium*, патогенных для человека

Вид *Plasmodium*	Летальный исход	Название болезни	Инкубационный период	Приступы лихорадки	Симптомы
P. vivax	-	3-дневная лихорадка malaria tertiana	8–16 дней	каждые 48 часов	озноб, слабость, увеличены печень и селезёнка
P. ovale	+/-	3-дневная лихорадка, malaria tertiana	около 15 дней	каждые 48 часов	
P. malariae	+/-	4-дневная лихорадка, malaria quartana	20–35 дней	каждые 72 часа	повреждения почек
P. falciparum	+	тропическая лихорадка, malaria tropica	7–12 дней	нерегулярно	закупорка капилляров, особенно в мозге

емое, вероятно, *P. vivax*, обычно протекало эпидемически, как, например, между 1858 и 1869 гг., когда при строительстве Вильгельмсхафена было поражено около 18 тысяч человек. Только в этом столетии в наших широтах и в Средиземноморье болезнь удалось остановить, прежде всего, путём осушения болот. Малярия, однако, снова и снова вспыхивала в эндемичных очагах, что, по-видимому, было связано возвращением сюда носителей инфекции из типичных малярийных областей. В настоящее время зарегистрированы лишь единичные случаи, которые с очевидностью обусловлены завозом зараженных комаров *Anopheles* из-за интенсивного воздушного сообщения. На тропических побережьях главенствующую роль, как и прежде, играет malaria tropica, чему способствует появление штаммов *P. falciparum*, устойчивых к терапии, а также недостаточная сопротивляемость организма у местного населения. Предполагают, что в наше время от малярии страдает более трети населения Земли. По новым оценкам Всемирной организации здравоохранения (ВОЗ), ежегодно в мире болеет малярией 250 млн. человек, причём из них 2,3 млн. — с летальным исходом. Только в Африке из-за малярийной инфекции ежегодно умирает более 500 тысяч детей.

10.2.3.2. Piroplasmida

Всесветно распространённые паразиты, живущие в лимфоцитах, эритроцитах и других кровяных и кроветворных клетках холодно- и теплокровных позвоночных. Коноид и отчасти также полярные кольца, субпелликулярные микротрубочки, микронемы или роптрии представлены у них лишь рудиментарно, а иногда отсутствуют. Наряду с множественным делением (шизогонией) имеет место парное деление. Пигмент после деления клеток не остаётся. Во время гамогонии образуются лишь безжгутиковые микрогаметы; вместо жгутиков у них аксоподиальные отростки.

Ход развития такой же, как у Haemosporida. Насколько известно, однако, паразиты передаются промежуточным хозяевам через слюну клещей (Ixodidae), в кишечном эпителии и слюнных железах которых проходят все стадии гамогонии и спорогонии.

Зиготы некоторых видов *Babesia* могут проникать не только в слюнные железы, но и в другие органы клещей. При инвазии ими яичников и яйцеклеток начинается новый трансовариальный путь передачи их потомству. Таким образом сами молодые нимфы клещей, которые никогда прежде не сосали кровь позвоночных, могут оказываться переносчиками. Обусловленная этим высокая потенциальная опасность клещей отражается в большом числе серьёзных заболеваний домашних животных и человека. Так, техасская лихорадка коров, вызываемая *Babesia bigemina*, приводит к гибели до 50% животных. *Babesia bovis*, *B. divergens* и *B. microtii* могут, наряду с коровами и грызунами, поражать и человека, вызывая заболевания с летальным исходом у людей с удалённой селезёнкой или приобретённым иммунодефицитом.

Предполагают, что некоторые Piroplasmida у жвачных, которые не поражаются малярийным плазмодием, занимают экологическую нишу малярии. Особенно это верно для видов *Theileria*, вызывающих тяжёлые заболевания коров, овец и коз (тейлериоз, восточноафриканская и средиземноморская прибрежная лихорадка), обычно с летальным исходом.

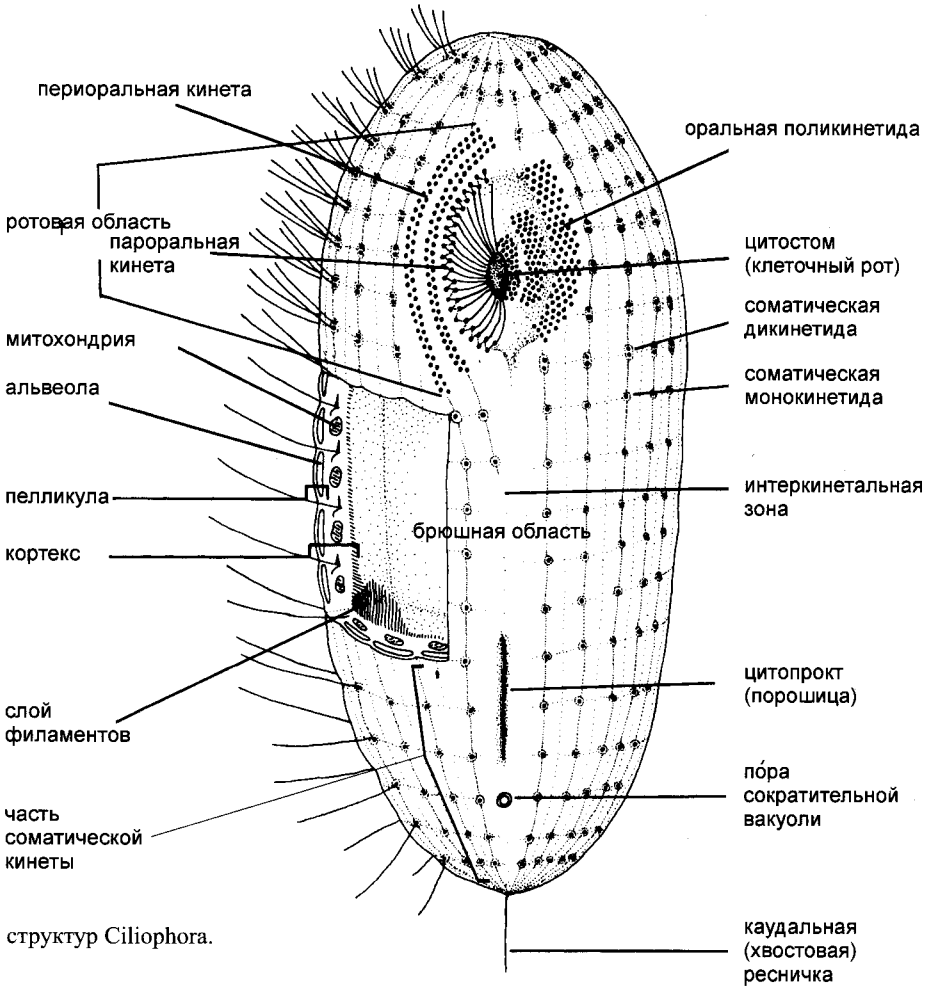
10.3. Ciliophora

Инфузории — это самые известные гетеротрофные одноклеточные. Их описано около 8 000 видов, часть из которых с очень гетерогенными морфами, но все они имеют общий план строения и одинаковый способ размножения: (1) обладают короткими и обычно многочисленными ресничками (илл. 14), (2) имеют специфическую структуру кортекса, (3) для них характерен ядерный дуализм, а также (4) особая гамонтогамии (конъюгации) при половом процессе. Ciliophora определимы как таксон лишь на основе этой комбинации признаков.

Строение

Кортекс (корковый слой, кортикальная плазма) (илл. 70, 71) определяет хорошо выраженное постоянство формы отдельных видов. При общей толщине 1–4 мкм он состоит из двух основных компонен-

http://jurassic.ru/



Илл. 70. Схема поверхностных структур Ciliophora. По Lee, Hutner и Bovee (1985).

тов: пелликулы и корешковых структур ресничек, которые в своей совокупности образуют так называемую инфрацилиатуру. В ней могут быть и другие элементы (илл. 71).

К **пелликуле** принадлежит клеточная мембрана с перилеммой, покрывающей её в некоторых случаях. В непосредственной близости от ресничек находятся углубления (парасомальные мешочки), служащие для пиноцитоза. Под плазмалеммой находится система уплощённых вакуолей (альвеол). Они, подобно мозаике, сходятся друг с другом, часто образуя видоспецифичный узор.

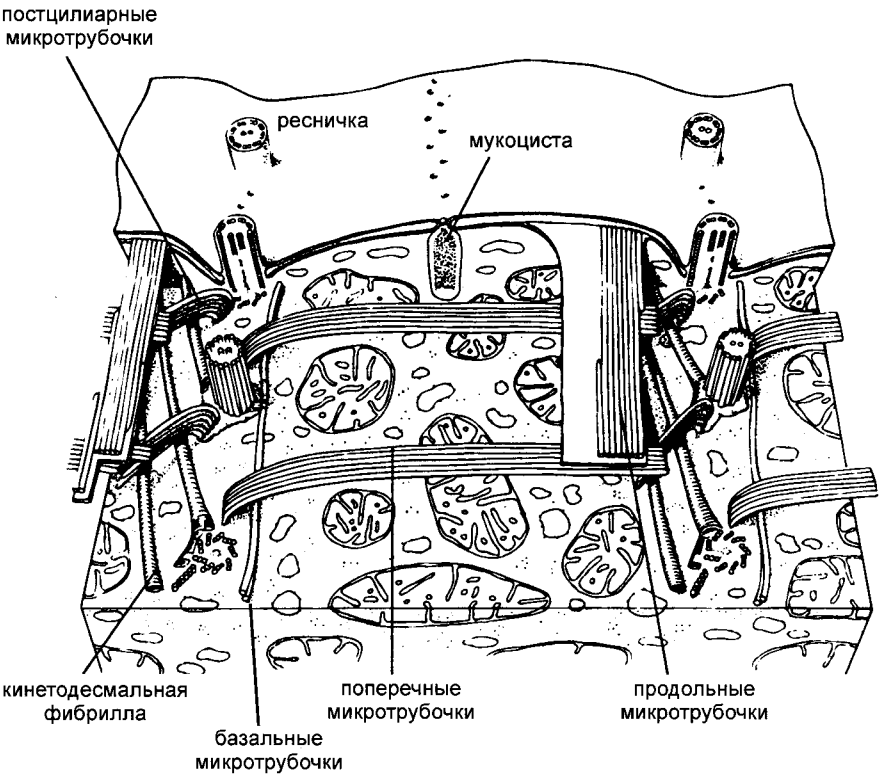
В некоторых случаях внутри альвеол имеются пластинки из белков (*Euplotes*) или пропитанных известью полисахаридов (*Coleps*); они придают кортикальной плазме дополнительную стабильность. Имеются также свидетельства о том, что альвеолы играют роль кальциевого депо. К пелликуле относится также белковый слой — эпиплазма, располагающаяся непосредственно под альвеолами, а также полоски из продольных микротрубочек, которые проходят сверху и снизу от эпиплазмы (илл. 71). Обоим компонентам приписывается функция стабилизации, а также некоторая роль в морфогенезе кортекса.

Кинетиды — базальные тела (кинетосомы), поодиночке, попарно или помногу объединённые в структурные комплексы с расположенными рядами корешковыми элементами. На основе их числа и положения различают соматические моно- и дикинетиды, или же оральные поликинетиды.

Для типичного развития кинетиды не имеет значения, несёт ли каждая кинетосома собственную ресничку. Ассоциированные корешковые структуры включают следующие компоненты: одну кинетодесмальную фибриллу, состоящую из филаментозных субъединиц и направленную обычно к переднему полюсу клетки, и два пучка микротрубочек, один из которых (поперечный) уходит в сторону, а другой (постцилиарный) идёт косо назад. Относительный размер, форма и ориентация отдельных структур соматических кинетид имеют большое значение для систематики: таксоны (см. ниже) различают по конфигурации этих элементов.

В некоторых случаях **кинетосомы** связаны друг с другом базальными (субкинетальными) пучками микротрубочек, которые, подобно постцилиарным и кинетодесмальным фибриллам, ответственны за согласованность биений ресничек в продольном направлении (илл. 71). Соматические реснички, служащие для движения вперёд, образуют продольные

https://jurassic.ru/



Илл. 71. *Tetrahymena* sp. Корешковые структуры на базальных телах. По Allen (1969).

ряды (кинеты). Этот регулярный порядок нарушается только в области рта так называемыми перистомальными кинетами. В особых случаях реснички очень тесно сближены, однако не сливаются друг с другом — тогда они могут собираться в плотные пучки (цирры) (илл. 79, 80) и плоские пластинки (мембранеллы) (илл. 12, 13). Цирры служат преимущественно для «бега», мембранеллы — для создания турбулентного тока, приносящего пищевые частицы.

В кортексе находятся и другие органеллы — прежде всего экструсомы и сократимые волокна (мионемы), а также митохондрии, цистерны эндоплазматической сети и различные пузырьки. Между кортексом и эндоплазмой обычно простирается слой филаментов, образующих плоский пласт или сеть, этот слой содержит иногда пучки волокон с поперечной исчерченностью.

Прочная мелкоячеистая структура кортикальной плазмы, хотя и не мешает её сократимости, но препятствует обмену веществ с окружающей средой. Поэтому у многих инфузорий на той стороне тела, которая условно считается вентральной, имеется продольная выемка среди кортикальных структур. Здесь расположена ротовая воронка, уходящая очень глубоко внутрь; в ней проходят процессы фагоцитоза и образования пищеварительных вакуолей. Для процессов экзоцитоза предназначены также и особые структурные комплексы, которые обеспечивают слияние экзоцитарной вакуоли с клеточной мембраной: это клеточный анус (цитопиг) для выведения оформленных пищевых остатков, а также поры для выведения жидких компонентов через сократительные вакуоли.

Особая архитектура кортекса обусловлена также и тем, что при митотическом делении инфузории обычно делятся поперёк по отношению к направлению кинет.

Представление о сложности кортекса инфузорий можно получить уже под световым микроскопом с помощью различных приёмов импрегнации серебром (илл. 93Б). Хотя не всегда ясно, какие именно пелликулярные или кинетидальные структурные элементы фактически контрастируются этой окраской, её результаты у одних и тех же организмов очень постоянны и специфичны. Анализ импрегнированных препаратов необходим для определения видов, морфологических исследований, а также для выявления филогенетических связей. Понять сложность строения кортекса во всей полноте можно, однако, только при электронномикроскопическом исследовании серийных срезов. Для многих видов предложены очень точные реконструкции кортикальных структур (илл. 71).

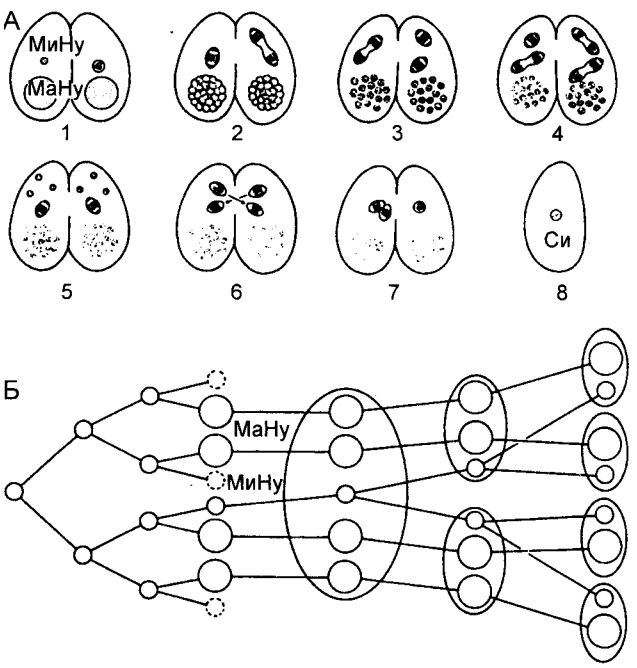
Инфузории обладают двумя разными по природе типами ядер (ядерный дуализм): (1) одним или несколькими «соматическими» макронуклеусами и (2) одним или несколькими «генеративными» микронуклеусами. Микронуклеусы диплоидны и относительно мелки (их диаметр около 2–5 мкм). Макронуклеусы — соответственно их многократно амплифицированному генетическому материалу — имеют обычно значительно больший размер, сопряжённый с объёмом клетки. Макронуклеус — место синтеза

http://Jurassic.ru/

РНК, это ядро берёт на себя задачи нормального клеточного метаболизма. Функция микронуклеуса, напротив, первично состоит в хранении и рекомбинации генетической информации. Форма макронуклеусов исключительно вариабельна; они могут быть округлыми, разветвлёнными, чётковидными и других конфигураций. Из обоих типов ядер только микронуклеус проходит через упорядоченные митотические и мейотические деления. Напротив, за кариокинез макронуклеусов ответствен механизм, ещё не выясненный в деталях, при котором не образуется веретено деления. Во время полового процесса (а у большинства Karyorelictea также и во время обычных делений) в нормальном случае макронуклеусы разрушаются. Они вновь образуются из недифференцированных микронуклеусов.

Размножение

Главный эффект конъюгации видится в обмене генетическим материалом. Этот обмен проходит по определённому образцу (илл. 72А). После того, как клетки примкнули друг к другу (илл. 80) и слились в области ротового аппарата, микронуклеусы увеличиваются. Затем в результате двойного мейотического деления возникают четыре гаплоидных ядра, из которых три разрушаются. Оставшееся ядро делится ещё раз. Теперь имеется два половых ядра, специализирующихся по-разному. Одно из ядер, стационарное ядро, остаётся в конъюганте; другое — миграционное ядро — перемещается к его партнёру. Здесь стационарное и миграционное ядра сливаются друг с другом в синкарион. После этого конъюганты разделяются. Макронуклеус во время конъюгации растворяется.



Илл. 72. Ciliophora. Конъюгация *Paramecium caudatum*. А — ход конъюгационного процесса. Диплоидный микронуклеус (МиНу) проходит через оба деления созревания (1-4), так что образуются четыре гаплоидных ядра, из которых три разрушаются (5). Ядро, остающееся в каждом конъюганте, делится ещё раз на мигрирующее и стационарное ядра (6). Каждое из двух мигрирующих ядер достигает партнёра по конъюгации через цитоплазматическое соединение (6–7) и сливается с остающимся там стационарным ядром в синкарион (Си) (8). Во время этого процесса макронуклеус (МаНу) распадается. Б — метагамные деления ядра и клетки, в которых снова воспроизводится исходное состояние с одним микронуклеусом и одним макронуклеусом. Из Hausmann (1985) по Grell.

Чтобы достигнуть того состояния, которое было до конъюгации, должен образоваться новый макронуклеус. В простейшем случае делится синкарион, и из продуктов его деления непосредственно возникают микро- и макронуклеус. Этот простой модус встречается, однако, сравнительно редко. Значительно более обычна ситуация, когда для восстановления исходного состояния необходимо несколько метагамных делений клетки и ядра (илл. 72Б).

Конъюгировать, естественно, могут лишь индивиды, относящиеся к одному виду, и при этом речь должна идти о комплементарных друг другу группах — так называемых типах спаривания. Число типов спаривания различно у разных морфологических видов (сингенов) инфузорий; оно может варьировать от нескольких типов спариваний до более чем 40 на один морфологический вид. Система спаривания может быть биполярная или мультиполярная. При биполярной системе среди различных типов спаривания имеются лишь такие попарные сочетания типов, которые всегда комплементарны друг другу и могут конъюгировать между собой. Соответственно, при мультиполярной системе спаривания данная клетка может конъюгировать с клеткой любого другого типа, исключая клетки своего собственного типа. Комплементарные типы спаривания распознаются с помощью специальных веществ, гамонов, которые выделяются каждым видом вовне или связаны с поверхностью клетки.

Систематика

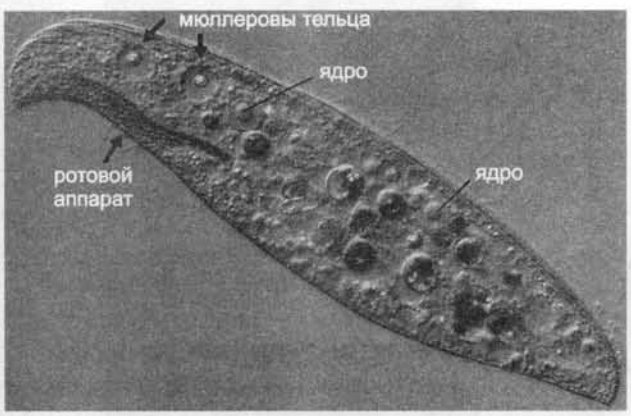
Со времён Бючли (Bütschli, 1887/1889) и Каля (Kahl, 1930/1935) систематическое разделение Ciliophora много раз претерпевало фундаментальные изменения. Сначала решающим критерием был вид ресничного покрова, что позволило относительно легко ввести и различать такие крупные группы, как Holotricha, Chonotricha, Peritricha, Spirotricha и Suctoria. Приблизительно с 1970 г. стали привлекать дополнительные морфогенетические параметры, прежде всего относящиеся к строению и развитию ротового аппарата. В системе, предложенной в 1980 г., было три класса: **Kinetofragminophorea** (ротовые реснички — производные от ресничек на теле), **Oligohymenophorea** (ротовой аппарат с немногими мембранеллами) и **Polyhymenophorea** (ротовой аппарат с многочисленными мембранеллами).

http://jurassic.ru/

В настоящее время отдают предпочтение системе, построенной на признаках инфрацилиатуры. Она опирается на ультраструктурные характеристики кортекса, принимает во внимание стоматогенез и другие морфогенетические детали, циклы развития и, насколько возможно, данные молекулярной биологии. Поскольку ультраструктурные и молекулярно-биологические исследования, требующие много времени, пока проведены лишь у малой части известных таксонов, можно ожидать новых изменений системы. При современном уровне знаний, однако, уже отчётливо обозначилось, что организмы с соматическими дикинетидами и слабо выраженным ядерным дуализмом представляют собой исходный пункт радиации. В целом у инфузорий отчётливо выделяются восемь таксонов, которые по современным представлениям объединяют в три группы: **Postciliodesmatophora**, **Rhabdophora** и **Cyrtophora**.

10.3.1. Postciliodesmatophora

Субтаксоны Postciliodesmatophora характеризуются значительным сходством в строении соматических дикинетид. Кинетодесмальные фибриллы, отходящие, соответственно, только от задней кинетосомы, обычно хорошо развиты; как отдельные тяжи они проходят косо вперёд, но частично заходят и назад. Постцилиарные микротрубочки выступают назад и перекрываются с теми микротрубочками, что идут назад от передней кинетосомы той же кинеты. Важнейшей апоморфией считаются пучки связанных друг с другом микротрубочек (постцилиодесмы), образующие волокна, видимые под световым микроскопом. Поля с монокинетидными рядами ресничек могут быть представлены наряду с кинетами из дикинектид. Парасомальные мешочки, а также альвеолы развиты, по-видимому, очень слабо. В качестве экструсом имеются мукоцисты и рабдоцисты (илл. 73–80).



Илл. 73. *Loxodes rostrum* (Ciliophora, Karyorelictea). Длина до 250 мкм. Мюллеровские тельца, возможно, функционируют как органы равновесия. Оригинал D.J. Patterson, Сидней.

10.3.1.1. Karyorelictea

Раньше относили к Holotricha. Инфузории с продольно вытянутым телом, большей частью равномерно покрытым ресничками. Многочисленны в системе пространств между песчинками морских побережий.

Примитивный ядерный аппарат, микро- и макронуклеусы с примерно равным (диплоидным) содержанием ДНК. Макронуклеусы (как правило, парные) не способны делиться, поэтому при каждом клеточном делении они образуются в результате добавочного разделения дочернего микронуклеуса. Лишь у *Protocruzia* макронуклеусы возникают в результате деления себе подобных ядер, причём замечательно, что речь тут идёт о настоящем митозе.

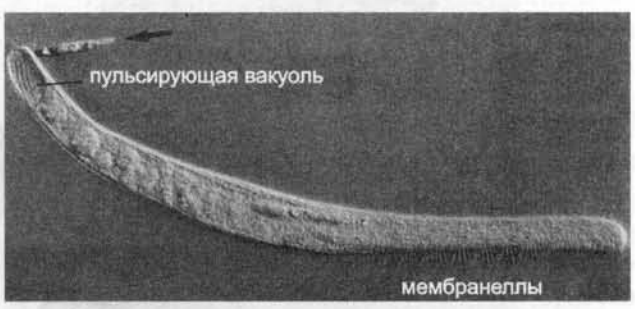
**Tracheloraphis phoenicopterus*, 450 мкм, в песке морских пляжей, широко распространён. — **Loxodes rostrum*, 250 мкм, с так называемыми мюллеровыми тельцами; пресные воды, питается водорослями и бактериями (илл. 73).

10.3.1.2. Spirotrichea

Соматический ресничный покров двух типов: (1) кинеты как линейно упорядоченные ди- или поликинетиды, все или только передние кинетосомы которых несут аксонемы; (2) цирры на вентральной стороне. Постцилиодесмы, которые в прежней литературе обозначались как Km-волокна (Km-Fibern), обычно хорошо развиты. В области рта находятся сериально расположенные поликинетиды, ряд которых тянется к цитостому и спирально закручен по ходу часовой стрелки (адоральные мембранеллы). Принадлежность организма к Spirotrichea может быть легко установлена по этому признаку даже под световым микроскопом.

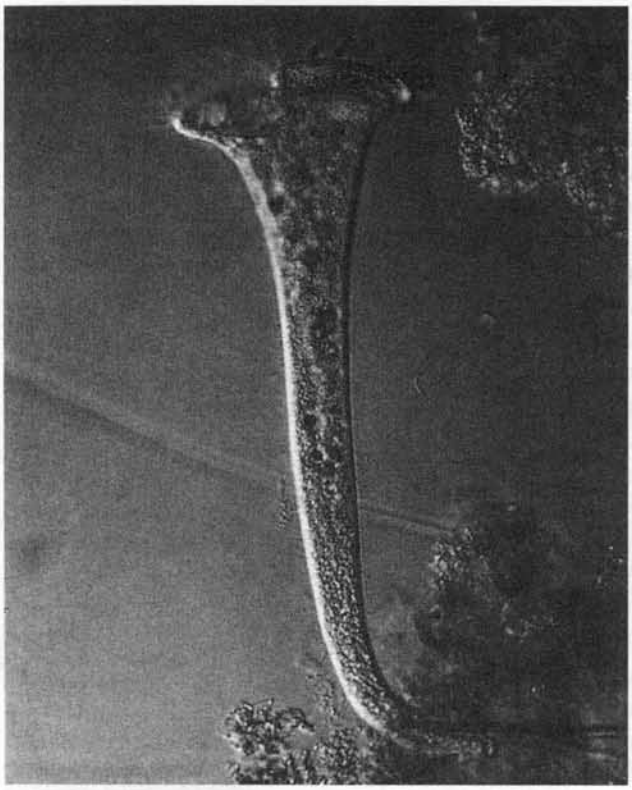
Heterotrichia

Характеризуются соматическими дикинетидами или поликинетидами, адоральным правозакрученным рядом мембранелл (илл. 74, 75, 76), типично неоднородным ресничным покровом (гетеротрихия). Оральные поликинетиды особенно выражены на пе-

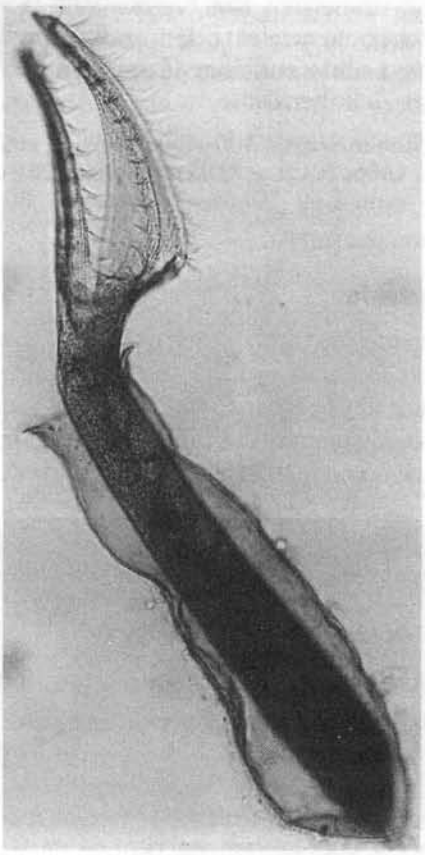


Илл. 74. *Spirostomum ambiguum* (Ciliophora, Heterotrichia). Длина 1,5–3 мм. Рядом — *Astasia* (Euglenidea) длиной 50 мкм, для сравнения размеров (стрелка). Оригинал D.J. Patterson, Сидней.

http://jurassic.ru/



Илл. 75. *Stentor roeseli* (Ciliophora, Heterotrichia), трубач. Оригинал K. Emschermann, Фрейбург.



Илл. 76. *Folliculina* sp. (Ciliophora, Heterotrichia). Длина около 700 мкм. Оригинал W. Westheide, Оснабрюк.

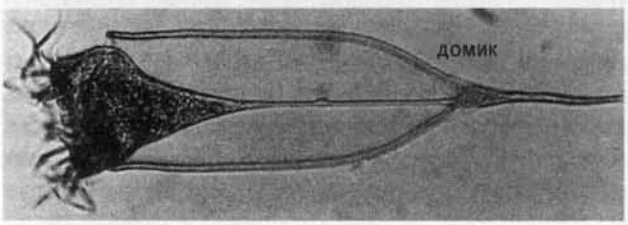
редней левой стороне тела. Всего семь субтаксонов, здесь приведены лишь немногие их представители.

**Stentor coeruleus* (Heterotrichida), 900–2 000 мкм, с синим пигментом, очень сильно сократимый (илл. 75). — **Folliculina uhligi* (Heterotrichida) (илл. 76), морская инфузория с «домиком» (lorica) размером 300 мкм. — **Spirostomum ambiguum* (Heterotrichida) (илл. 74), червеобразно удлинённая инфузория 1–3 мм длиной. — **Saprodinium dentatum* (Odontostomatida), 50–80 мкм, уплощённый и с шиповидными отростками, в сапропеле.

Oligotrichia

Мембранеллы хорошо выражены, более или менее полностью окружают апикальное ротовое отверстие, служат не только для создания тока воды, приносящего пищевые частицы, но и для плавания. Соматические реснички, которые обычно выполняют локомоторную функцию, в значительной мере или полностью редуцированы. Клеточный анус (цитопиг) отсутствует, вероятно, потому, что многие Oligotrichia подолгу культивируют в вакуолях изолированные хлоропласты, полученные от поглощённых «водорослей», и, таким образом, эти инфузории могут вести частично автотрофный образ жизни.

**Tintinnidium fluviatile* (Choreotrichida), с «домиком» размером 100–300 мкм, в морском планктоне (илл. 77). — **Halteria grandinella* (Oligotrichida), 20–40 мкм, с реснич-



Илл. 77. *Favella ehrenbergii* (Ciliophora, Oligotrichia). Длина животного до 300 мкм. Из морского планктона. Из Laval-Peuto (1981).



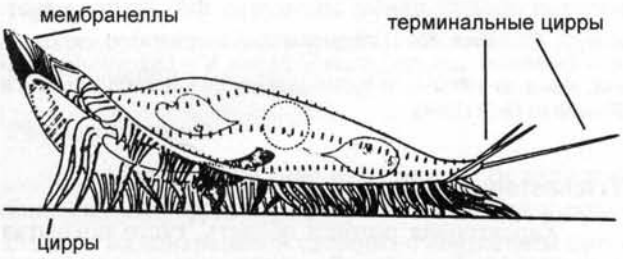
Илл. 78. *Pelagohalteria viridis* (Ciliophora, Oligotrichia). Вентральная сторона. Из Foissner et al. (1988).

http://jurassic.ru/

ными щёточками, подобными циррам, двигается толчками (илл. 78).

Stichotrichia

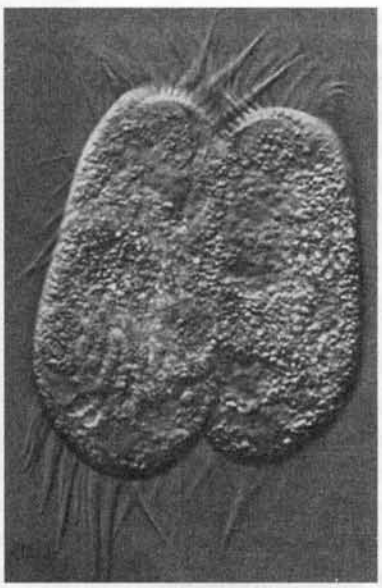
Большинство представителей дорсо-вентрально уплощённые, с многочисленными циррами (илл. 79), расположенными продольными прямыми или зигзагообразными рядами в вентральной области тела клетки. На спинной стороне находятся дикинетиды с постцилиодесмами, кинетодесмальные фибриллы которых — как иногда у Oligotrichia, но в противоположность остальным Spirotrichia — тянутся не вперёд, а дугой назад. Ротовой аппарат на левой



Илл. 79. *Stylonychia mytilus* (Stichotrichia)
Длина до 300 мкм. По Machemer из Grell (1964).

стороне передней части тела. Многочисленные роды и виды в морях и пресных водах, а также в наземных местообитаниях.

**Urostyla viridis*, 100–200 мкм, с зоохлореллами, в сапропеле луж. — **Stylonychia mytilus*, 100–300 мкм, питается бактериями и водорослями (илл. 79).



Илл. 80. *Euplotes vannus* (Ciliophora, Hypotrichia).
Длина около 90 мкм. С циррами. Конъюгирующая пара. Оригинал H. Mikoleit, Оснабрюк.

Hypotrichia

Единственная группа Spirotrichea с постцилиарными лентами микротрубочек и рудиментарными десмами между базальными телами кинетид; последние сходны с подобными органеллами у Nassophorea, с которыми гипотрихии ранее уже объединяли в системе. В остальном строение очень сходно со Stichotrichia по собранным в группы вентральным циррам, дорсальным дикинетидам и мощному ряду адоральных мембранелл ротового аппарата. На этих организмах были проведены основополагающие исследования конъюгации (илл. 80). В прежних системах Stichotrichia и Hypotrichia объединялись друг с другом в Oligotrichia. Питаются преимущественно бактериями, часто очень обильны в резервуарах для очистки сточных вод.

**Euplotes patella*, 80–150 мкм, с девятью фронтальными циррами, обычно обитает на водных растениях. — **Aspidisca lynceus*, 30–55 мкм, с семью фронтальными циррами.

10.3.2. Rhabdophora

Свободноживущие и эндобионтные инфузории, соматические реснички которых отходят из монокинетид. Дикинетиды имеются только в области ротового отверстия; от них отходят поперечные микротубулярные ленты, особенно бросающиеся в глаза. Те микротрубочки, которые здесь обозначаются как немадесмы или как немадесмальные фибриллы, усиливают цитостом и частично образуют ротовой палочковый аппарат. При клеточном делении ротовые структуры в более или менее неизменном виде переходят на переднюю часть клетки. Экструсомы представлены прежде всего токсицистами, которые могут обездвиживать или убивать жертву.

10.3.2.1. Prostomatea

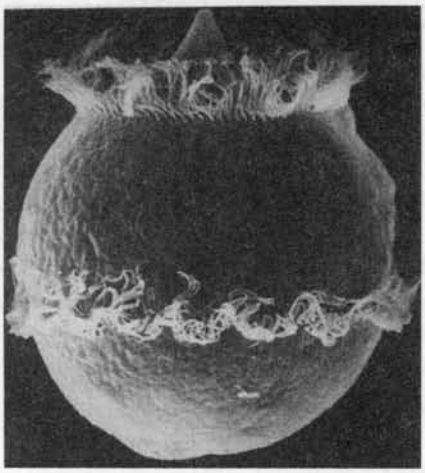
Ротовое отверстие на переднем конце клетки. Монокинетиды соматических ресничек с поперечными микротубулярными лентами, базальные отделы которых радиально ориентированы по отношению к кинетосомам.

**Prorodon teres*, 80–20 мкм, в пресных и солоноватых водах. — **Coleps hirtus*, 55–65 мкм, с покровом из полисахаридных пластинок, пропитанных известью.

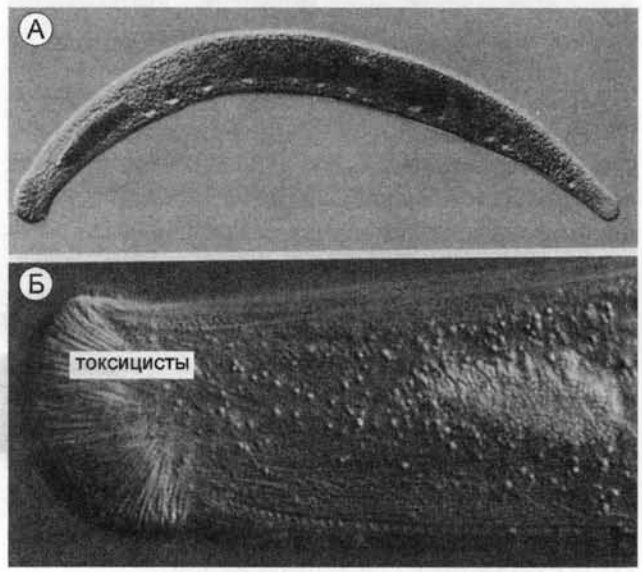
10.3.2.2. Litostomatea

Характеризуются поперечными лентами из микротрубочек, которые лежат в тангентальном положении по отношению к кинетосомам, а также направленными в боковые стороны кинетодесмальными фибриллами и сходящимися постцилиарными микротубулярными лентами.

http://jurassic.ru/



Илл. 81. *Didinium nasutum* (Ciliophora, Haptoria).
Длина около 150 мкм. Оригинал E. Small, Колледж Парк.

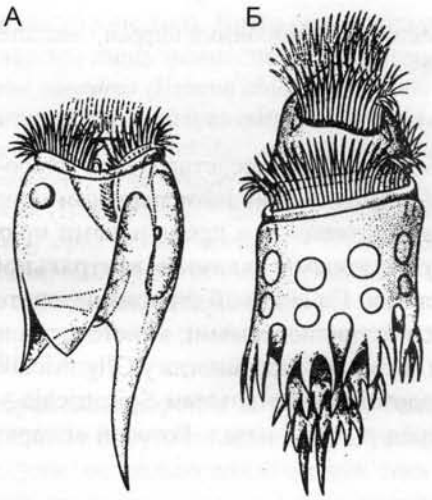


Илл. 82. *Homalozoon vermiculare* (Ciliophora, Gymnostomatida)
Длина 600 мкм. А — общий вид. Б — оральная область с токсицистами. Оригинал K. Hausmann, Берлин.

Haptoria

Свободноживущие хищные инфузории, снабжённые токсицистами. Цитостом расположен сбоку, на брюшной стороне или на конце тела. Ротовая область прямо на поверхности клетки, без заметных добавочных структур.

**Loxophyllum meleagris*, 300–400 (700) мкм, охотится, помимо прочего, на коловраток (илл. 20В). — **Dileptus anser*, 250–600 мкм, вентральный цитостом. — **Didinium nasutum*, 80–150 мкм (илл. 81) и **Homalozoon vermiculare*, до 800 мкм (илл. 82), оба охотники на парамеций. — **Mesodinium rubrum*, морская инфузория, иногда становится причиной красных приливов, при переходе к фотоавтотрофному способу жизни с помощью эндосимбиотических динофлагеллят.



Илл. 83. Trichostomatia (Ciliophora).
А — *Entodinium caudatum*, длина до 70 мкм. Б — *Ophryoscolex purkinjei*, длина до 190 мкм. В рубце желудка жвачных. По Schuberg и Bütschli из Grell (1964).

Trichostomatia

Характерная ротовая область, густо покрытая ресничками. Ресничный покров тела, как правило, присутствует лишь на отдельных участках и организован в многочисленные полоски и пучки. Отчётливо выраженный слой микрофиламентов стабилизирует форму тела, которая часто причудлива (илл. 83).

Эндобионты пищеварительного тракта многих групп животных; характерны для рубца жвачных. Питаются бактериями, частицами целлюлозы и другими инфузориями, иногда паразитируют (гистофаги). Как и у Hypermastigida, разложение целлюлозы обеспечивается эндосимбиотическими бактериями. Фауна инфузорий рубца передаётся потомству жвачных при скармливании ему отрыгнутого содержимого желудка. Поскольку Trichostomatia обитают в анаэробных условиях, у них нет митохондрий. На их месте имеются гидрогеносомы, которые, возможно, произошли от митохондрий.

**Entodinium caudatum*, 50–80 мкм (илл. 83А) и **Ophryoscolex bicoronatus*, 40–60 мкм, в желудках коров и овец (илл. 83Б). — **Balantidium coli*, 40–80 (150) мкм, в прямой и слепой кишке свиней и приматов, возбудитель хронических язв кишечника у человека.

10.3.3. Cyrtophora

Оставшиеся четыре крупных таксона инфузорий характеризуются тем, что при делении клетки ротовой аппарат особи, образующейся впереди, подвергается глубокой редукции, прежде чем разовьются два новых ротовых аппарата. Постцилиарные ленты микротрубочек оральных дикинетид направлены к цитостому. Соматические кинетиды у Phyllopharyngea представлены монокинетидами, а у Nassophorea, Oligohymenophorea и Colpodea — дикинетидами.

http://jurassic.ru/

Обычно имеется особый палочковый ротовой аппарат («верша»).

10.3.3.1. Phyllopharyngea

Обычно с соматическими монокинетидами. Поперечные ленты из микротрубочек, если они вообще различимы, в сильно редуцированной форме. Отчётливо выраженные кинетодесмальные фибриллы отходят к боковым сторонам. За образование продольно направленных кинет ответственны субкинетальные ленты из микротрубочек, которые тянутся вперёд или назад и соединяют друг с другом соседние кинетосомы. В области цитофаринкса находятся листообразные микротубулярные ленты. У некоторых групп они окружены немадесмами, которые отходят от кинетосом и представляют собой каркас корзиновидного палочкового аппарата.

Phyllopharyngia

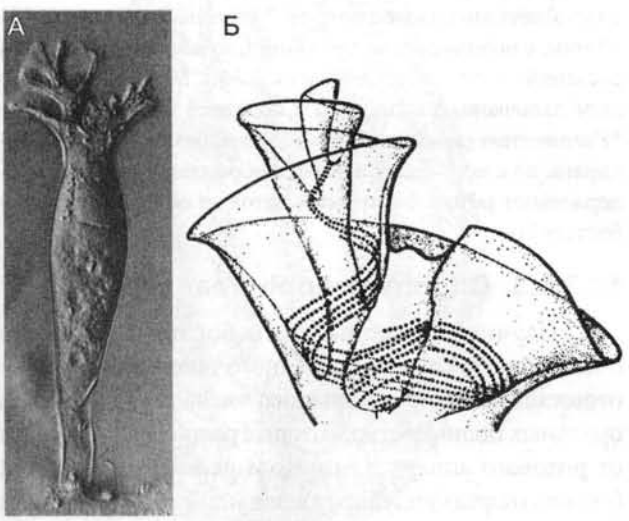
Свободноплавающие или сидячие (и эндосимбиотические) организмы, с ресничками преимущественно на вентральной стороне, с настоящим цитостомом. Обычно дорсо-вентрально уплощены.

**Chilodonella cucullulus*, 100–150 мкм, солоноватые воды, в обрастаниях. — **C. uncinata*, 50–90 мкм, во мху.

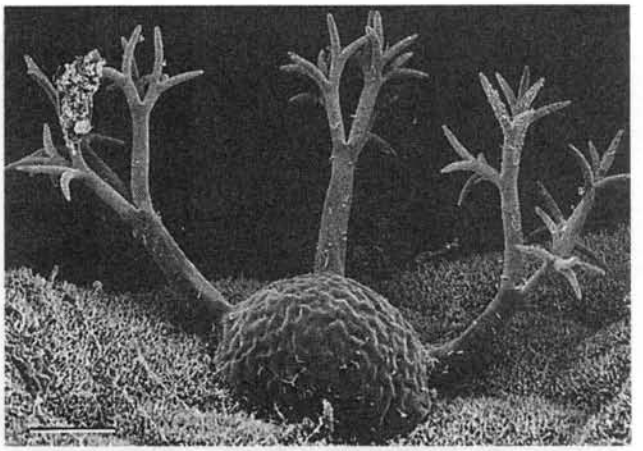
Chonotrichia

Взрослые сидячие индивиды без ресничного покрова на теле. Ресничками полностью покрыты только расселительные формы (бродяжки), которые образуются почкованием материнской клетки. Со спирально завитым апикальным воротничком или воронкой, которые с внутренней стороны несут несколько рядов ресничек; создают ток воды, приносящий пищевые частицы к ротовому отверстию.

**Spirochona gemmipara*, 80–120 мкм, на жаберных пластинках пресноводных гаммарид (илл. 84).



Илл. 84. *Spirochona gemmipara* (Ciliophora, Chonotrichia). Длина 100 мкм, на жабрах пресноводных амфипод. А — общий вид. Б — воротничок с базальными тельцами ресничек. А — оригинал H.J. Fahrni, Женева; Б — по Gullcher из Grell (1964).



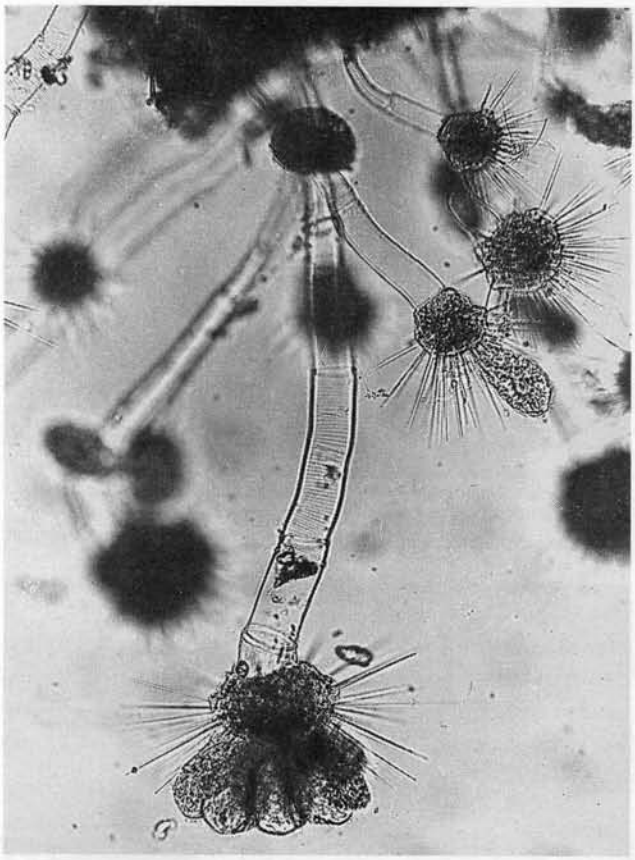
Илл. 85. *Dendrocometes paradoxus* (Suctoria), на жабрах пресноводных амфипод.
СЭМ, масштаб 20 мкм. Оригинал C. Bardele, Тюбинген.

Suctoria

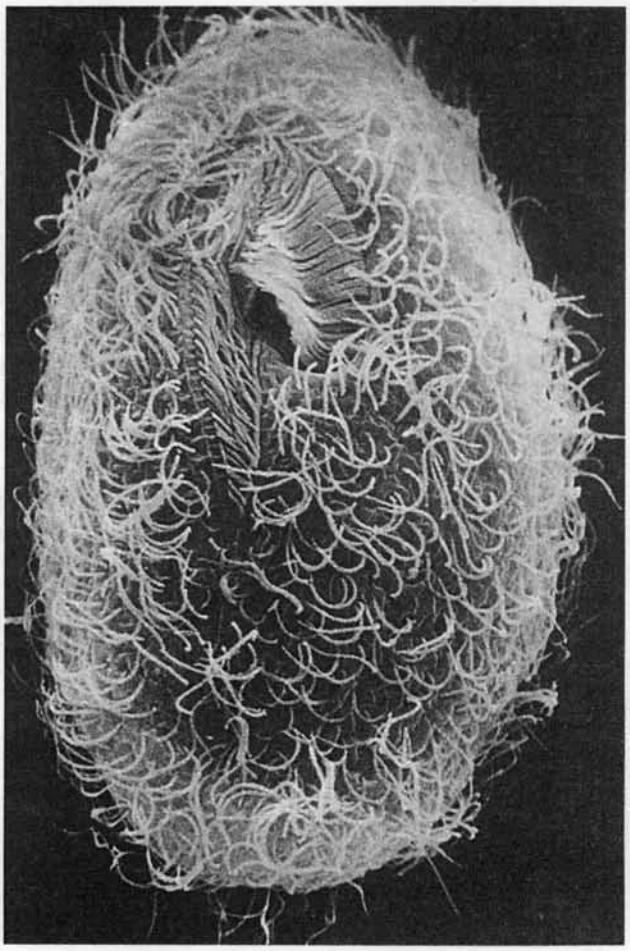
Суктории — сильно отклоняющиеся формы инфузорий. Об их принадлежности к инфузориям свидетельствует лишь кратковременая стадия развития, имеющая реснички. Ресничные клетки отделяются от сидячей материнской клетки в результате внутреннего или наружного почкования (илл. 23, 86), короткое время странствуют и потом прикрепляются на новом видоспецифичном субстрате. У сукторий, однако, присутствуют и другие характерные цитологические признаки инфузорий, такие как инфрацилиатура (кинетосомы и связанные с ними структуры), альвеолы и ядерный дуализм.

Взрослые прикреплённые стадии — специализированные хищники, которые охотятся, главным образом, на ресничных инфузорий, а также на других сукторий. Суктории характеризуются наличием щупалец для ловли добычи и её поглощения. Щупальца, предназначенные для приёма пищи, обычно утолщены на конце; здесь имеются гаптоцисты, которые при контакте с жертвой обездвиживают её. В щупальцах находятся трубковидные конструкции из микротрубочек, которые гомологизируются с немадесмальными волокнами палочкового аппарата. С их помощью осуществляется транспорт пищи, который внешне напоминает акт сосания. Разницу во внутреннем давлении между хищником и жертвой, которая могла бы объяснить феномен транспорта, следует, однако, исключить ввиду малого диаметра щупалец; скорее, сосущая сила должна сама создаваться

http://jurassic.ru/



Илл. 86. *Ephelota gemmipara* (Suctoria).
Почкование ресничных бродяжек, которые отделяются и прикрепляются на другом месте. Длина клетки 40 мкм. Оригинал P. Emschermann, Фрейбург.



Илл. 87. *Frontonia acuminata* (Ciliophora, Nassophorea).
Реснички покрывают буккальную полость и цитостом. Длина животного 130 мкм. Оригинал K. Hausmann, Берлин.

в щупальцах. Множество видов обитает в пресных водах; два вида живут в пищеварительном тракте теплокровных животных.

**Acineta tuberosa*, в «домике» высотой 50–100 мкм. — **Dendrocometes paradoxus*, до 100 мкм, на пресноводных гаммаридах (илл. 85). — **Ephelota gemmipara*, до 250 мкм, морские, живут на мшанках и др. (илл. 86).

10.3.3.2. Nassophorea

Ресничный покров тела из моно- или дикинетид. В типичном случае трансверсальные микротубулярные ленты ориентированы тангентально к кинетосомам; у дикинетид, однако, они соединяются только с кинетосомами, расположенными впереди. Обычно кинетодесмальные фибриллы хорошо развиты и лежат параллельно кинетам. В области ротового аппарата находятся немадесмальные фибриллы, отходящие от кинетосом ротового поля и окружающие цитофаринкс. Немадесмы могут образовывать корзиновидный палочковый аппарат. Имеются трихоцисты.

**Frontonia acuminata*, 120 мкм, питается диатомеями и инфузориями (илл. 87). — **Nassula ornata*, 250 мкм, с отчётливо выраженным палочковым аппаратом, питается сине-зелёными водорослями. — **Microthorax simulans*, 30–35 мкм, с небольшим числом кинет, живёт среди гниющих растений. — **Pseudomicrothorax dubius*, 50–60 мкм, с мощным палочковым аппаратом в передней части клетки. — **Paramecium caudatum*, 180–300 мкм, без палочкового аппарата, но с немадесмальными фибриллами, которые поддерживают ротовой аппарат и ротовую область. Питается бактериями.

10.3.3.3. Oligohymenophorea

Научное название этого богатого видами и очень широко распространённого таксона инфузорий отражает наличие небольшого числа (не более трёх) оральных поликинетид, которые располагаются слева от ротового аппарата, и находящейся напротив них (справа от рта) ундулирующей мембраны, подобной плёнчатому парусу (илл. 88). Цитостом обычно располагается на дне более или менее глубокого вентрального впячивания поверхности клетки. Большинство соматических ресничек расположены в продольных рядах; они имеют моно- или дикинетидное происхождение. В противоположность Nassophorea,

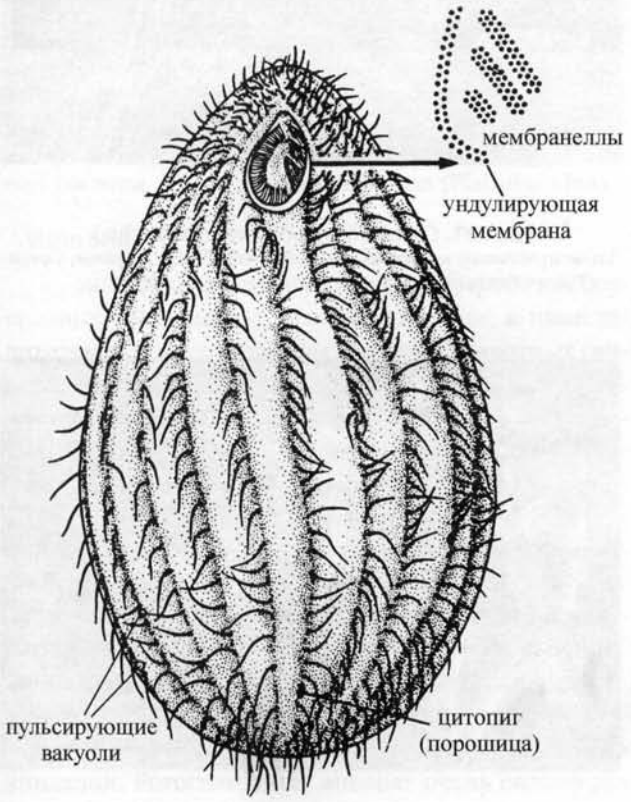
http://jurassic.ru/

трансверсальные микротубулярные ленты проходят не тангентально, а радиально по отношению к кинетосоме. Кинетосомные фибриллы направлены вперёд, а расходящиеся постцилиарные ленты отходят назад. Жизненный цикл часто характеризуется полиморфными стадиями, которые образуются в определённой временной последовательности, например трофонты (питающиеся клетки), томонты (стадия деления и образования цист), томиты (продукты деления, не способные питаться) и теронты (бродячие формы для распространения, выходящие из цист, которые снова переходят к трофонтам).

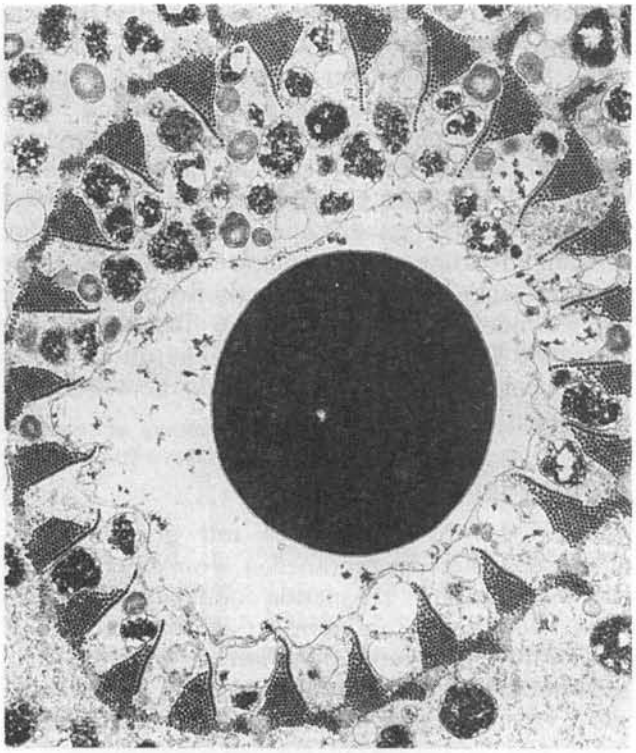
Hymenostomatia

Цилиатура ротового аппарата обычно с тремя косыми мембранеллами, наполовину окружёнными ундулирующей мембраной (эндоральной мембраной или пароральной кинетой). Мембранеллы создают приносящий пищевые частицы ток воды, который направляется ундулирующей мембраной к области цитостома. Тело полностью покрыто ресничками.

Два субтаксона (Hymenostomatida и Scuticociliatida). Характерные признаки Hymenostomatida — это односегментные оральные дикинетиды, а также преимущественно монокинетидная цилиатура тела.



Илл. 88. *Tetrahymena pyriformis* (Ciliophora, Hymenostomatia)
Справа наверху: цилиатура ротового поля с тремя мембранеллами и ундулирующей мембраной. Длина 65 мкм. По Grell (1980).



Илл. 89. Палочковый аппарат (поперечный срез) *Pseudomicrothorax dubius* (Ciliophora, Spirotrichea), с поглощённой нитевидной цианобактерией.
Увел. × 7 700. Оригинал K. Hausmann, Берлин.

У Scuticociliatida же в цилиатуре преобладают дикинетиды, а ундулирующая мембрана состоит из трёх частей.

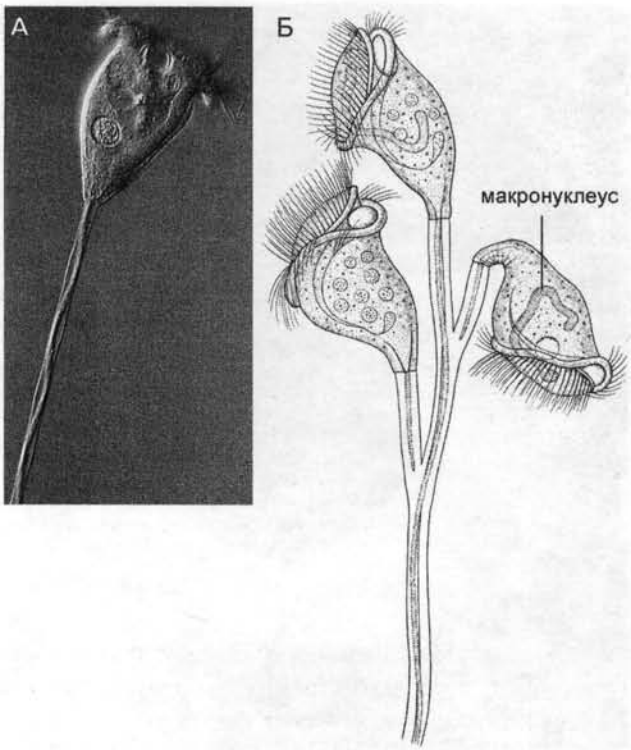
**Tetrahymena pyriformis* (Hymenostomatida) (илл. 88), 25–90 мкм. — **Colpidium colpoda* (Hymenostomatida), 90–150 мкм, питается бактериями. — **Ophryoglena atra* (Hymenostomatida), 300–500 мкм, хищник-гистофаг с последовательностью морф в жизненном цикле (трофонты, протомонты, томонты, томиты). — **Ichthyophthirius multifiliis* (Hymenostomatida), 100–1 000 мкм, опасный эктопаразит рыб. — **Pleuronema crassum* (Scuticociliatida), 70–120 мкм, обитает в лужах.

Peritrichia

Около 1 000 видов кругоресничных инфузорий обладают околоротовым венцом из ресничек, который образован в форме поликинеты. Венец закручен в направлении левого винта от края ротового поля (перистома) к цитостому, и внутри ротовой воронки он расчленяется на три мембранеллы. Ресничный покров тела сильно редуцирован и организован в виде аборального пояса, если вообще имеется.

Sessilida. Клетки, отвечающие за прием пищи (трофонты), обычно сидячие и живут на различных субстратах, в том числе на мелких рачках, водных моллюсках и жуках. Во многих случаях, как у *Vorticella* и *Carchesium* (илл. 90, 91), образуется сократи-

http://jurassic.ru/



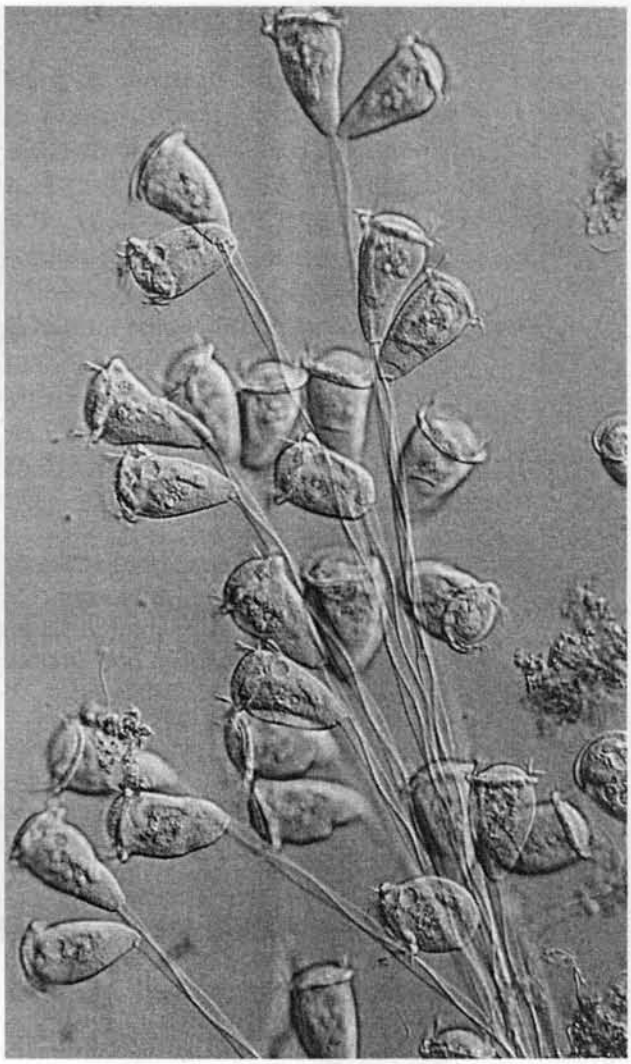
Илл. 90. Peritrichia (Ciliophora).
А — *Vorticella* sp. Б — *Carchesium polypinum*. Длина без стебелька — около 100 мкм. А — оригинал D.J. Patterson, Сидней; Б — из Grell (1968).

мый стебелёк, с помощью которого они могут молниеносно свёртываться при неблагоприятной ситуации. Наряду с ними, существует некоторое число форм с неподвижным стебельком, у которых сокращается только тело клетки (*Epistylis*). Стебелёк образуется из специальной органеллы — скопулы.

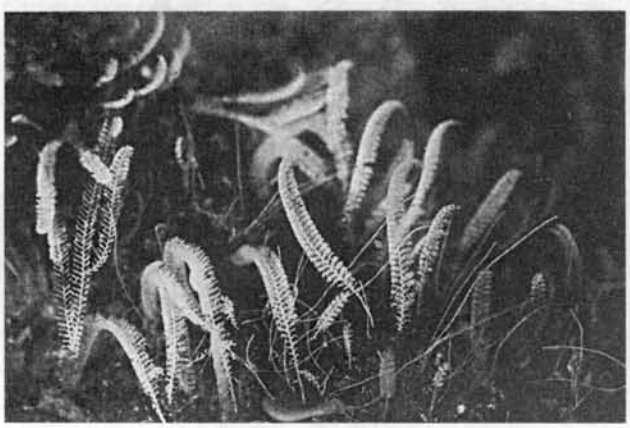
Ряд сидячих кругоресничных инфузорий живет в «домиках» (*Vaginicola*, *Cothurnia*) или внутри студенистого матрикса (*Ophrydium*). Широко распространено образование колоний (илл. 92). При неблагоприятных условиях, а также при делении клеток или конъюгации образуется базальный венец из ресничек, позволяющий клеткам, отделившимся от стебельков, переплывать в новые места и заселять их. Размножение осуществляется путем модифицированного деления, которое проходит по продольной оси, или путём почкования.

Благодаря склонности к образованию массовых поселений и высокой эффективности их ловчих аппаратов, способных отфильтровывать из среды бактерии и мельчайшие водоросли, Sessilida вносят существенный вклад в отчистку воды.

**Vorticella campanula*, 60–90 мкм, одиночные. — **Carchesium polypinum*, 80–140 мкм, спазмонемы прерываются в ответвлениях (илл. 91). — **Epistylis chrysemydis*, 140–220 мкм, с двумя вздутыми воротничками перистома. — **Ophyrydium versatile*, отдельные особи 300–400

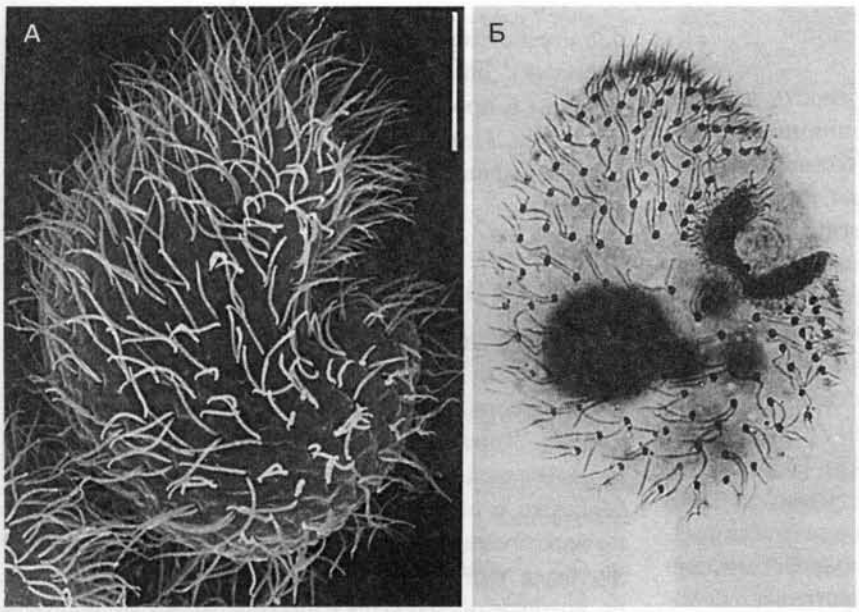


Илл. 91. *Carchesium polypinum* (Peritrichia).
Длина отдельного индивида около 100 мкм. Часть колонии. Оригинал P. Emschermann, Фрейбург.



Илл. 92. *Zoothamnium niveum* (Peritrichia).
Перистые колонии на торфе в мангровых зарослях (Карибское море). Белый цвет обусловлен густым покровом из хемоавтотрофных сульфидокисляющих симбиотических бактерий. Оригинал J. Ott, Вена.

http://jurassic.ru/



Илл. 93. *Colpoda inflata* (Ciliophora, Colpodea), обычный почвенный вид. Масштаб 10 мкм.
А — снимок на сканирующем электронном микроскопе. Б — импрегнация серебром; парные реснички и ротовые поля. Оригинал W. Foissner, Зальцбург.

мкм, с зоохлореллами, живут в больших колониях размером до головы ребенка. — **Vaginicola tincta*, 85–105 мкм, задняя часть тела укреплена в «домике».

Mobilida. Подвижные, но лишь редко свободноплавающие представители Peritrichia, обладают перманентным базальным венцом из ресничек, который связан со сложно устроенным внутриклеточным прикрепительным аппаратом. Он позволяет странствующим клеткам на короткое время прикрепляться к подходящим для них организмам-хозяевам.

**Trichodina pediculus*, 60–100 мкм, на гидроидных полипах, мшанках, личинках амфибий и рыбах, питается бактериями и вызывает болезни рыб (триходиниозы). — **Urceolaria mitra*, 80–140 мкм, на планариях (Plathelminthes).

Astomatia

Эндобионты, не имеющие рта, обитают как безвредные комменсалы, главным образом, в пищеварительном тракте наземных и водных животных (аннелид, турбеллярий, брюхоногих моллюсков и амфибий). Пищевые вещества поступают в растворённой форме через всю поверхность клетки. Некоторые имеют сложные прикрепительные органы. Деление проходит в форме почкования, при котором могут образовываться цепочки из инфузорий, связанных друг с другом.

Haptophrya michiganensis, 1 100–1 600 мкм, в саламандрах.

Apostomatia

Эпи- и эндобионты ракообразных, аннелид и книдарий. Ротоглоточный аппарат очень сильно редуцирован, но у томитов ещё сохраняется три поликинетиды. Имеют «розетту» — органеллу сложной ультраструктуры и неизвестной функции. Реснички на теле в спиральных рядах.

В сложном жизненном цикле эндобиотические трофонты и несколько стадий томонтов и томитов сменяются на эпибиотических форонтов.

Foettingeria actiniarum, до 1 мм, обитает попеременно на ракообразных и на актиниях.

10.3.3.4. Colpodea

Примерно 150 видов, объединяемых в этот таксон лишь на основе ультраструктурных признаков. Реснички на теле в спиральных рядах (кинетах), состоящих из дикинетид. Поперечные микротрубочки отходят назад от задних кинетосом дикинетид и соединяются с так называемыми LKm-фибриллами (или трансверсодесмальными фибриллами). Реснички ротового аппарата образуются при стоматогенезе от соматических ресничек материнской клетки. Деление клеток обычно проходит внутри цист.

Форма тела обычно почковидная и относительно постоянная (илл. 93); ротовой аппарат, напротив, крайне многообразный. Некоторые роды напоминают в этом отношении представителей других таксонов инфузорий, с которыми их легко можно спутать; таковы, например, гигантские (размером до 2 мм) клетки *Bursaria truncatella*, которые долгое время рассматривались как типичные представители Spirotrichea.

Обитают преимущественно на суше или в пресных водах. В зависимости от размеров тела питаются либо бактериями, спорами и одноклеточными, либо коловратками.

**Colpoda cucullus*, 50–120 мкм, питается бактериями. — *Hausmanniella quinquecirrata*, 125 мкм, характерно очень быстрое винтообразное вращательное движение. — **Bursaria truncatella*, 2 мм, с околоротовой воронкой, протянутой от переднего почти до заднего конца тела; питается инфузориями и коловратками.

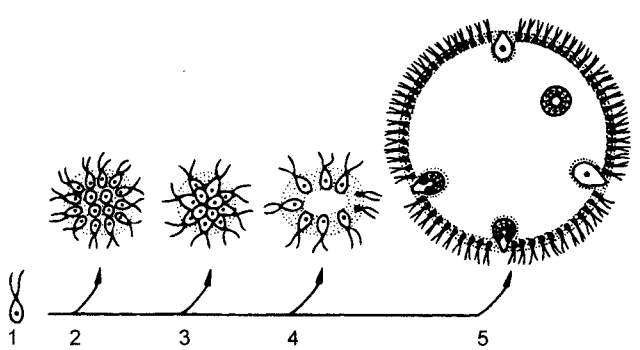
http://jurassic.ru/

11. Chlorophyta

Таксон охватывает всю совокупность зелёных водорослей и связан с высшими растениями (Embryophyta). Здесь упоминаются только одноклеточные, преимущественно жгутиковые формы. Они отличаются от прочих «растительных» жгутиконосных одноклеточных вторично изоконтными жгутиками, в значительной мере лишёнными мастигонем, а также хлоропластами, с теми же признаками, что у хлоропластов высших наземных растений (оболочка из двух мембран, хлорофиллы *a* и *b*, тилакоиды или их стопки (граны), пиреноиды). Стигмы, если имеются, находятся в хлоропластах (илл. 18). Если имеется настоящая клеточная стенка, она состоит из волокон целлюлозы, которые погружены в полисахаридный матрикс — пектин. Пресноводные формы, лишённые клеточной стенки, имеют сократительные вакуоли. Половое размножение широко распространено (см. учебники ботаники).

11.1. Phytomonadea (Volvocida)

Типичны два, четыре или (редко) восемь жгутиков без мастигонем, которые всегда отходят от переднего полюса клетки. Хлоропласт обычно чашевидный, почти всегда занимает париетальное положение; он обусловливает характерную серовато-зелёную окраску клеток. Наряду с одноклеточными (*Chlamydomonas*, *Chlorogonium*) организмами, в этой группе много колониальных форм разной степени сложности, есть различные формы колониальных объединений с разным числом клеток (например, *Gonium*, *Eudorina*, *Pleodorina*, *Volvox*, илл. 94), которые обычно привлекаются как модели происхождения многоклеточных организмов. Отдельные клетки находятся в общей студенистой массе и соединены друг с другом цитоплазматическими мостиками (плазмодесмами). Большинство видов обитает преимущественно в пресных водах и способны к массовому развитию. Некоторые виды вторично бесцветные и гетеротрофные (например, виды *Polytoma* и *Hyalogonium*).



Илл. 94. Образование колоний у Volvocida.
Из клетки *Chlamydomonas* (1) сначала образуются колонии с возрастающим числом индивидов, в которых все клетки одинаковы, как у *Gonium* (2) и *Pandorina* (3). У *Eudorina* (4) некоторые клетки становятся чисто соматическими (показаны черным). У *Volvox* (5), наряду с многочисленными соматическими клетками (чёрные), имеются микро- и макрогаметы. По Pickett-Heaps (1975).

11.2. Prasinomonadea

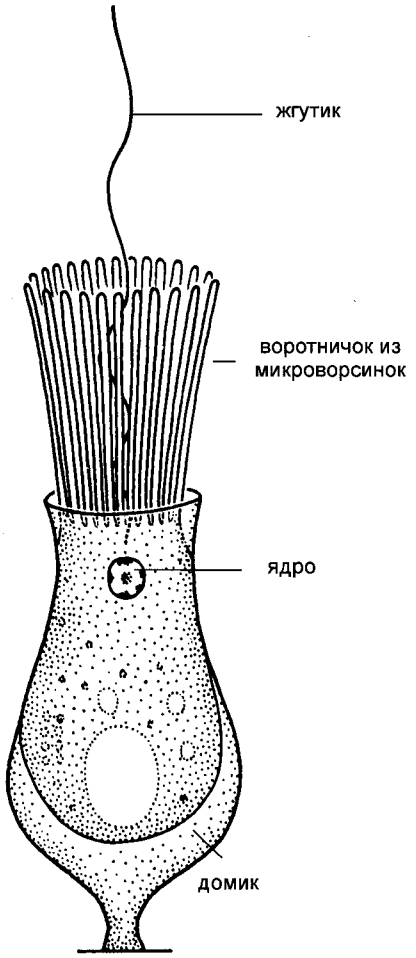
В противоположность Phytomonadea, от одного до восьми (обычно четыре) изоконтных жгутиков празиномонад отходят от апикального впячивания клетки. Характерно, что жгутики дополнительно покрыты мелкими, тонко скульптурированными чешуйками и волосками (не мастигонемами) из органического материала. Остальная поверхность клетки также несёт один или несколько слоёв этих чешуек, которые образуются в диктиосомах и видны только в электронный микроскоп. В некоторых случаях (например, у *Tetraselmis*) эти структуры сливаются в компактный покров (теку). Некоторые виды имеют экструсомы, сравнимые с эжектосомами криптомонад. Большинство празиномонад обитают в морях, и лишь немногие виды представлены в пресных водах. *Tetraselmis convolutae* — внутренний симбионт морского плоского червя *Convoluta roscoffensis*. Турбеллярия поглощает клетки жгутиконосца в ходе своего раннего развития и попадает в метаболическую зависимость от симбионта.

12. Choanoflagellata

Мелкие (редко более 10 мкм) одноядерные жгутиконосцы, представленные как сидячими, так и плавающими, одиночными и колониальными формами в морях и пресных водах. Их характернейшая особенность — это воротничок из микроворсинок (микровиллей) (илл. 95). Имеется только один жгутик; о наличии полностью редуцированного второго жгутика свидетельствует дополнительная кинетосома. Жгутик, значительно выдающийся над краем воротничка, своим биением создаёт ток воды. Приносимые им пищевые частицы попадают на внешнюю сторону воротничка и прикрепляются здесь. Частицы фагоцитируются у основания микроворсинок. Из-за высокой частоты делений и сопряжённой с этим большой потребности в пище хоанофлагеллат рассматривают как важное звено первичных пищевых цепей.

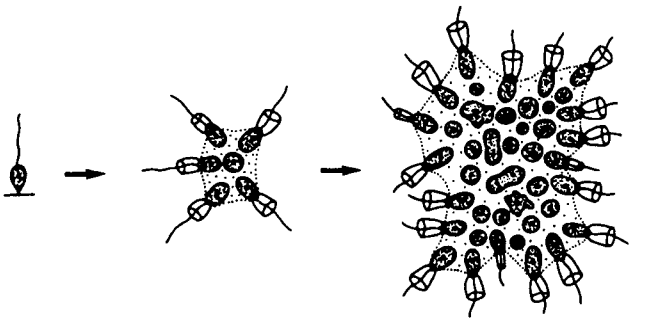
Многие сидячие виды живут одиночно (*Monosiga*), другие — в колониальных системах (*Codonocladium*). Некоторые из них обитают в «домиках» (*Salpingoeca*). У морских форм «домики» состоят из кремнезёмных палочек (costae), переплетённых друг с другом.

http://jurassic.ru/



Илл. 95. *Salpingoeca amphoroideum* (Choanoflagellata). Размер 15 мкм. Из Grell (1980).

Из-за сходства в строении и функционировании воротничков между клетками хоанофлагеллят и хоаноцитов губок (илл. 137Б,В) данный таксон находится в центре дискуссий о происхождении Metazoa. Гипотеза о тесном родстве между хоанофлагеллятами и губками подтверждает также то, что представители обеих групп могут включать кремниевую кислоту в метаболизм и могут выводить воду, осмотически проникающую в клетку, с помощью сократительных вакуолей. Ещё один аргумент — наличие сферических колоний (*Sphaeroeca volvox* диаметром около 300–500 мкм, *Proterospongia haeckeli*, илл. 96), которые могут рассматриваться как первая ступень в становлении многоклеточности. Относительно возможных филогенетических связей с губками следует, однако, указать и на то, что фрагменты губок, живущие продолжительное время, описывались как хоанофлагелляты, так что вполне можно рассматривать происхождение современных воротничковых жгутиконосцев от сильно редуцированных губок. Наконец, нельзя исключать и конвергентное развитие воротничков в связи с сидячим образом жизни и питанием посредством фильтрации.



Илл. 96. *Proterospongia haeckeli* (Choanoflagellata). От одной сидячей клетки образуется колония, индивиды в которой дифференцированы по-разному. Из Ettl (1981).

**Codosiga utriculus*, около 10 мкм, на водных растениях. — **Salpingoeca fusiformis*, с «домиком» длиной 16 мкм. — **Proterospongia haeckeli*, отдельные клетки 8 мкм, в колониях до 60 клеток (илл. 96).

13. Одноклеточные Eukaryota incertae sedis, полифилетические группы неопределённого положения

Представленные далее группы организмов пока нельзя с уверенностью отнести ни к одному из вышеназванных таксонов. Возможно, некоторые из них, например, фораминиферы и солнечники, из-за наличия жгутиков у их расселительных стадий могут быть отнесены прямо к жгутиконосным одноклеточным — как это уже произошло с некоторыми таксонами «Sarcodina». Различные типы псевдоподий, на которых до сих пор основывалась система «Sarcodina» (илл. 3), сейчас понимаются, напротив, преимущественно как исходные признаки или же результаты конвергентного развития, а потому считаются непригодными для целей филогенетического анализа.

Для следующего ряда таксонов нет аутоапоморфий; они считаются полифилетическими группировками и они помечены звёздочкой (*).

13.1. Amoebozoa*

Гетеротрофные одноклеточные, объединяемые в этой полифилетической группе, имеют псевдоподии, которые, согласно современным представлениям, никогда не содержат микротрубочек в качестве стабилизирующих и двигательных элементов. Жгутики и центриоли также полностью отсутствуют. Цитоплазматические же микротрубочки явно проявляются, насколько известно, только в связи с митозом.

http://jurassic.ru/

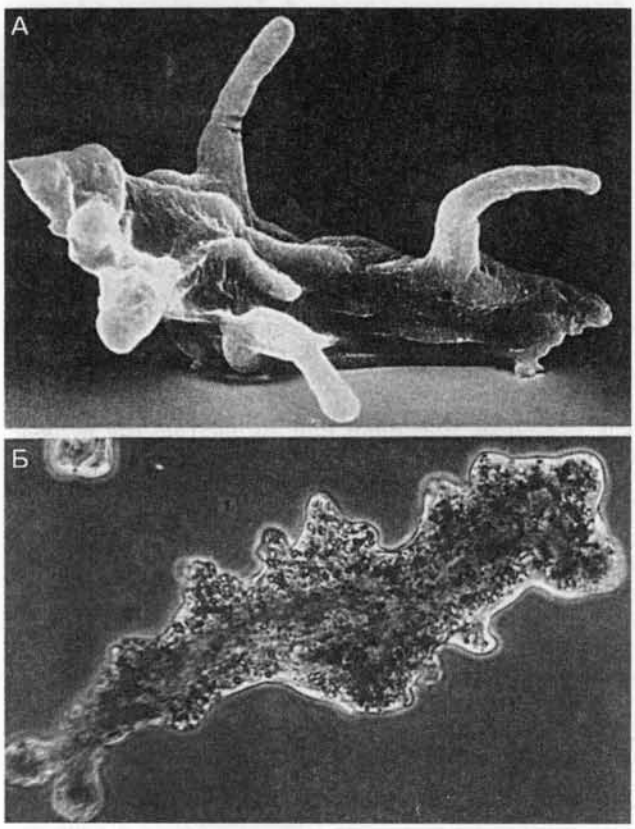
Псевдоподии образуются сравнительно быстро (за секунды или минуты). Движение клетки происходит путём попеременного образования новых псевдоподий и их втягивания или же благодаря непрерывному удлинению одной единственной псевдоподии. Половой процесс установлен пока только в исключительных случаях. Размножение происходит путём парного или множественного деления. Несмотря на ярко выраженное непостоянство формы тела, можно различить морфологические типы.

13.1.1. Lobosea*

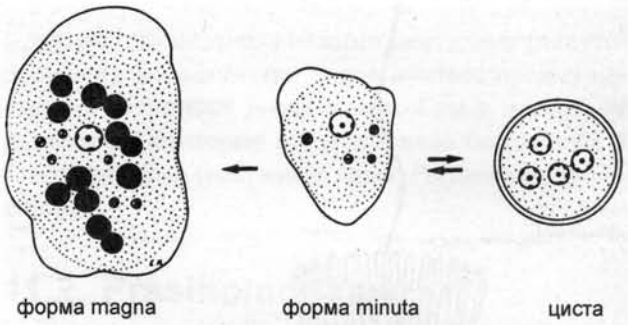
Лобозеи имеют лопастные (лобоподии), трубчатые или трубчатые и заострённые псевдоподии, которые бывают одиночными (моноподиальное состояние) или представлены в большем числе (полиподиальное состояние). Иногда имеют «домик». У некоторых форм найдены цисты.

13.1.1.1. Gymnamoebea*

Голые формы без специальных внеклеточных структур (покровов), населяют все водные и наземные местообитания. Некоторые представители являются эндопаразитами (илл. 97).



Илл. 97. *Amoeba proteus* (Amoebozoa, Gymnamoebea).
А — фото под сканирующим электронным микроскопом, демонстрирующее тр`хмерное расположение псевдоподий. Диаметр псевдоподии около 30 мкм. Б — фазовоконтрастное фото: из-за быстрого течения плазмы некоторые участки клетки выглядят нерезкими. Длина до 600 мкм. Оригинал K. Hausmann, Берлин.



Илл. 98. *Entamoeba histolytica* (Amoebozoa), различные формы.
По данным разных авторов.

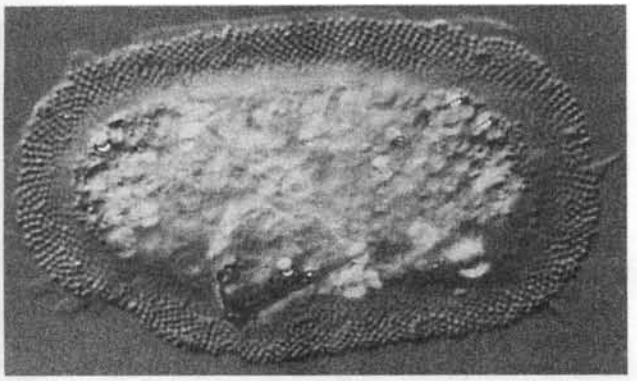
Движение голых амёб осуществляется путём направленного тока плазмы или же перекатыванием. Клетки одно- или многоядерные, их размеры достигают от нескольких микрометров (например, у мелких видов *Vannella*) до 5 мм (*Chaos carolinense*).

Некоторые свободноживущие или паразитические формы могут, при недостаточном соблюдении правил гигиены, представлять опасность для человека. Это относится к роду *Acanthamoeba*, патогенные представители которого обычно питаются бактериями и живут в пресных водах или во влажной почве, однако при особых обстоятельствах становятся оппортунистическими (пользующимися другими заболеваниями или дефектами иммунной системы) паразитами, вызывающими воспаления мозговых оболочек (грануломатозный амёбный энцефалит или акантоамебоз). — **Entamoeba histolytica* (илл. 98), возбудитель амёбной дизентерии, обнаруживается, главным образом, у жителей и посетителей тропических регионов. Живет как безвредная форма minuta в кишечнике человека, но может превращаться в болезнетворную форму magna, которая проникает в ткани кишечника и вызывает его язвы. Симптомами заболевания служат понос, сопровождающийся лихорадкой и крайней слабостью; заражение происходит через цисты, которые попадают в организм с загрязнённой пищей. (Некоторые авторы считают *Entamoeba* не метакариотическим организмом, а формой, близкой к предковым эукариотам). — **E. coli*, непатогенный обитатель кишечника примерно у 30% мирового населения. — **E. gingivalis*, обычный обитатель ротовой полости, особенно между зубами; его патогенность спорна. — **Amoeba proteus*, до 600 мкм, известнейший и наиболее изученный вид (илл. 97). — *Mayorella viridis*, 100 мкм, с зоохлореллами. — **Vannella simplex*, 60 мкм, моноподиальная форма с перекатывающимся движением клетки. — **Acanthamoeba castellanii*, с заостренными псевдоподиями.

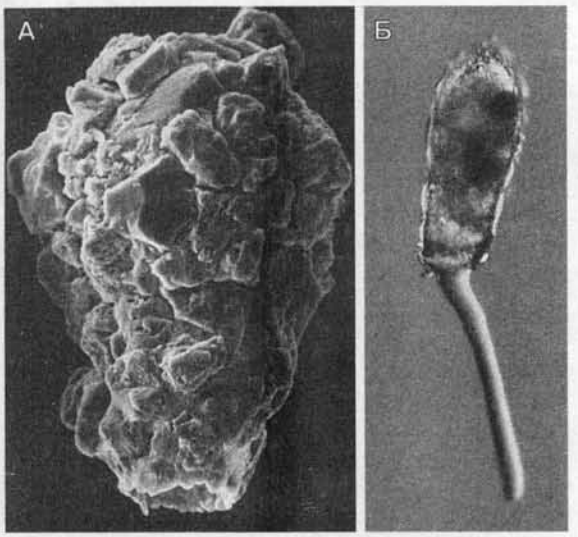
13.1.1.2. Testacealobosea*

Лобоподиальные (т.е. с лопастными псевдоподиями, лобоподиями) морские и пресноводные амёбы, клетка которых частично окружена раковинкой или весьма сложной оболочкой, например, слоем из чешуек (илл. 99). Раковинки и оболочки состоят из органического и часто также неорганического мате-

http://jurassic.ru/



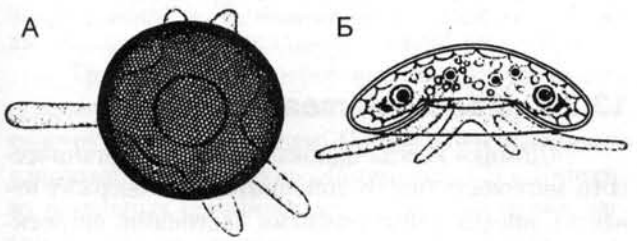
Илл. 99. *Cochliopodium* sp. (Amoebozoea, Testacealobosea). Общий вид. Диаметр 45 мкм. Оригинал D.J. Patterson, Сидней.



Илл. 100. *Difflugia* sp. (Amoebozoa, Testacealobosea). А — раковинка из частиц кварца. Сканирующий электронный микроскоп. Б — лобоподия, выступающая из раковинки, прижизненный снимок. Длина раковинки около 200 мкм. А — из Hausmann (1973); Б — оригинал W. Foissner, Зальцбург.

риала или они замаскированы посторонними частицами (песчинками, скелетами диатомей) (илл. 100А); у них имеется только одно отверстие (псевдостом), из которого выступают одна или несколько лопастных псевдоподий (илл. 100Б, 101). Многочисленные виды обитают во влажной почве; здесь раковинка обеспечивает им защиту от высыхания и механических повреждений.

**Arcella vulgaris*, 130 мкм, органическая раковинка (илл. 101). — **Difflugia acuminata*, 150–400 мкм, раковинка с частицами кварца.

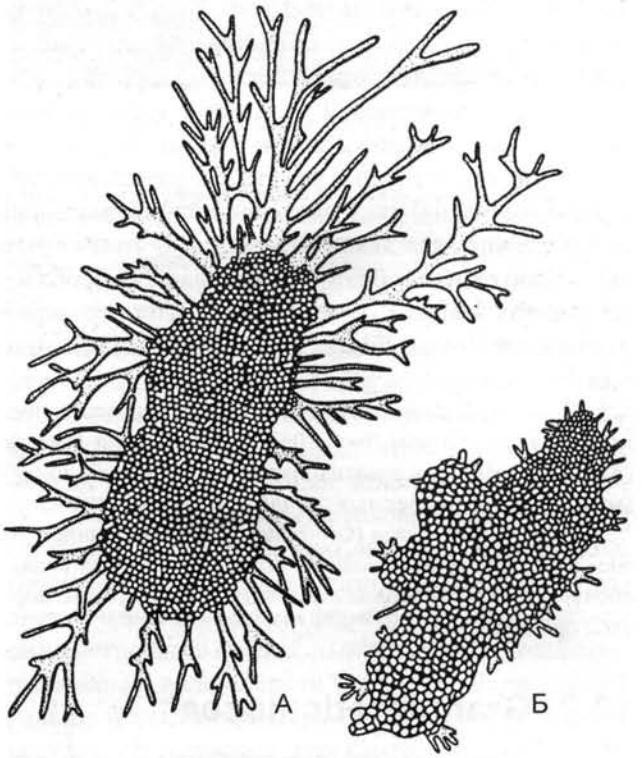


Илл. 101. *Arcella vulgaris* (Amoebozoa, Testacealobosea), вид сверху (А) и сбоку (Б). Диаметр раковинки 65 мкм. Из Grell (1980).

13.1.2. Acarpomyxea*

Клетки с частично плазмодиальной организацией, напоминающие по своему общему виду слизевиков. Они всегда сильно разветвлены, а потому крайне многообразны (илл. 102). Образование псевдоподий идёт очень медленно, так что изменения формы тела можно обнаружить только при многочасовых наблюдениях. Ни покровные структуры, ни плодовые тела у них не наблюдались. Биология Acarpomyxea изучена крайне слабо.

**Leptomyxa reticulata*, до 1 мм, наземный вид. — *Corallomyxa mutabilis*, до 3 мм, и *Stereomyxa angulosa*, до 1 мм, морские виды, обитают на коралловых рифах.

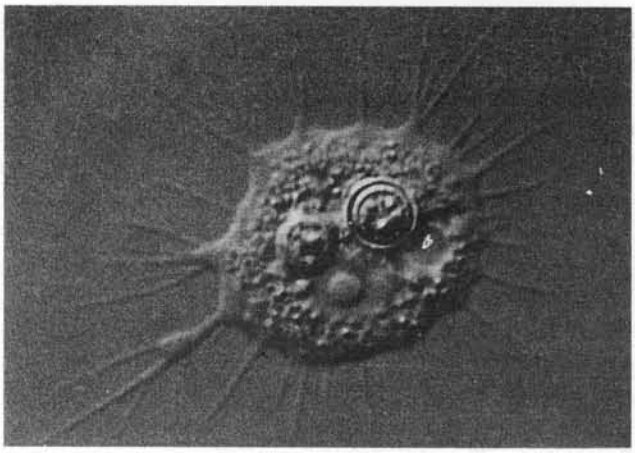


Илл. 102. *Corallomyxa mutabilis* (Acarpomyxea). А — активное состояние, распростёртые псевдоподии. Б — неактивное состояние, псевдоподии втянуты. Длина около 200 мкм. По Grell (1966).

13.1.3. Filosea*

К этой группе принадлежат как голые, так и раковинные формы, которые относятся к субтаксонам Aconchulinida и Gromiida соответственно. Общим признаком для них служит наличие нитевидных филоподий (илл. 103). Они отличаются от псевдоподий Lobosea и Acarpomyxea малой толщиной и наличи-

http://jurassic.ru/



Илл. 103. *Nuclearia* sp. (Filosea).
Длина до 60 мкм. Оригинал D.J. Patterson, Сидней.

ем оси из микрофиламентов толщиной 7 нм (вероятно, из актина). Как правило, филоподии образуются очень быстро (в течение нескольких секунд) и столь же быстро втягиваются. Благодаря их активности клетка продвигается вперёд. Другая разновидность нитевидных псевдоподий — плоское и тонкое расширение фронтальной области клетки. Эти так называемые ламеллиподии могут (как колоколообразные выпячивания) выступать при приёме пищи или могут служить для движения клетки. В этом случае они удивительным образом напоминают фибробласты высших Metazoa. У некоторых групп регулярно образуются цисты. Filosea живут в морях, пресных водоёмах и в почве.

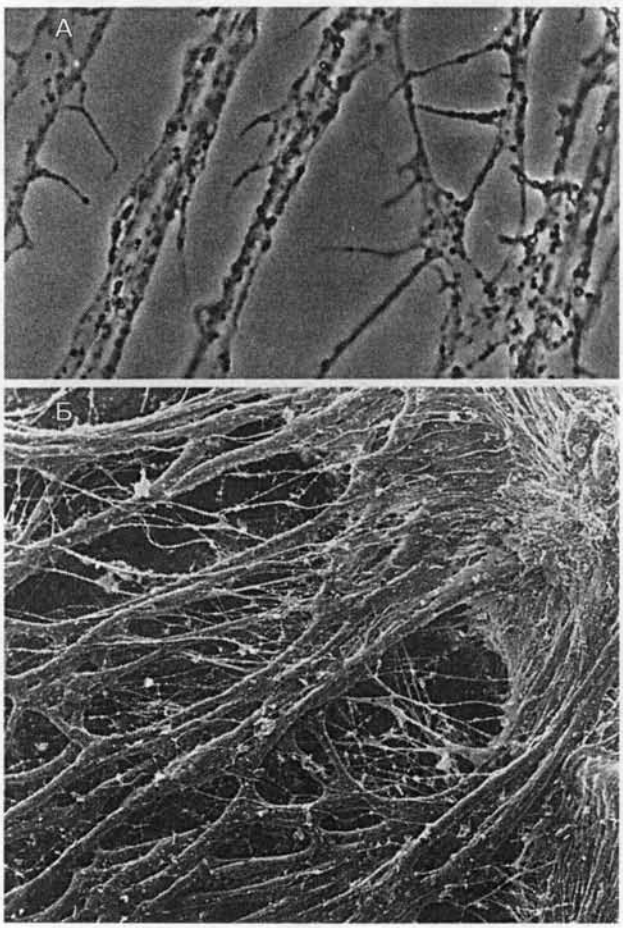
**Nuclearia delicatula* (Aconchulinida), радиально симметричная, до 60 мкм (илл. 103). — **Vampyrella lateritia* (Aconchulinida), красноватый паразит водорослей, до 600 мкм, обитает в пресных водах, образует цисты. — **Euglypha acanthophora* (Gromiida), раковинка длиной 80 мкм из отделяющихся чешуек, обитает в пресных водах, образует цисты. — *Gromia oviformis* (Gromiida), 3 мм, морской организм.

13.2. Granuloreticulosea*

Относящиеся сюда виды образуют сильно разветвлённые анастомозирующие сети из псевдоподий (ретикулоподии), диаметр которых уменьшается к периферии и становится менее 1 мкм (илл. 104). Опорными структурами для них служат микротрубочки, которые лежат или по-отдельности, или неупорядоченными группами. Характерно течение цитоплазмы, одновременно идущее в разных направлениях, которое, как правило, захватывает все клеточные органеллы, за исключением ядер. Клетки имеют одно или много ядер, которые или встроены в более густые тяжи плазмы в центре, или лежат в специальной капсуле. Систематическое деление ориентировано на наличие и строение раковины.

13.2.1. Athalamea

«Домиков» нет, но иногда есть покровные структуры, явно представляющие собой их остатки. Некоторые формы очень крупные, как, например, морская *Pontomyxa flava*, превышающая 50 мм, или достигающая 10 см пресноводная **Reticulomyxa filosa* (илл. 104Б). Псевдоподии сильно разветвлённые. Источником питания служат в основном бактерии, а также органический детрит.



Илл. 104. Фрагмент ретикулоподиальной сети фораминиферы (А) и *Reticulomyxa filosa* (Athalamea) (Б).
Увел. А — × 1 000, Б — × 77. Оригинал: А — N. Hülsmann, Берлин; Б — K. Hausmann, Берлин.

13.2.2. Monothalamea

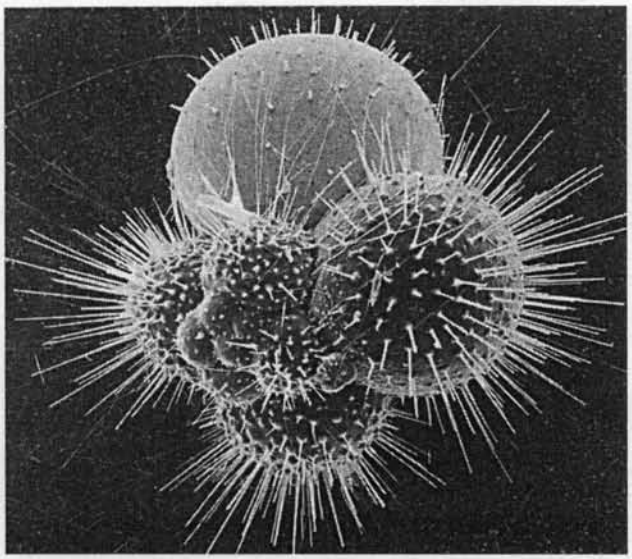
«Домик» всегда однокамерный, из органического материала (часто дополнительно содержит известь), иногда с чужеродными частицами, встроенными в него. Обитают в морях и пресных водоёмах, немного видов также на суше.

**Lieberkuhnia wagneri*, с раковинкой до 150 мкм, обитает в торфяных болотах.

http://jurassic.ru/

13.2.3. Foraminiferea

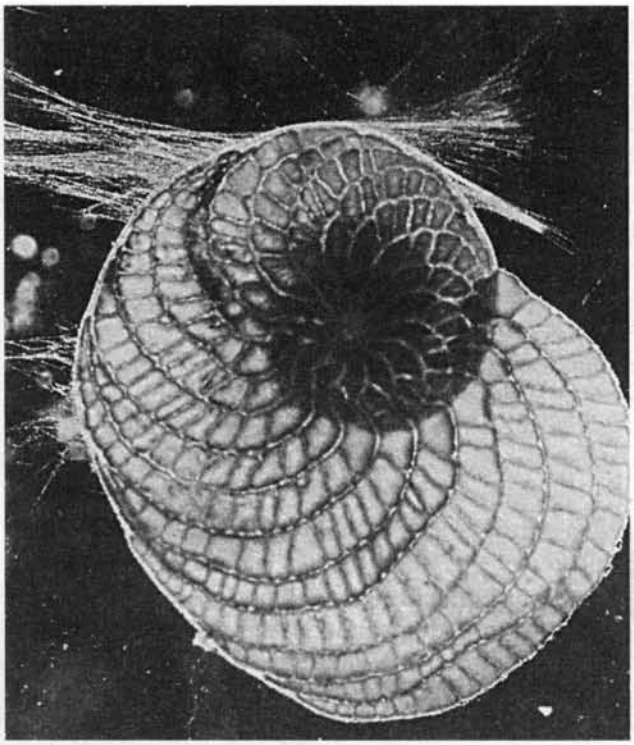
Наиболее многочисленная группа Granuloreticulosea: она насчитывает 4 000 современных морских видов. Поскольку их известковые раковинки легко сохраняются (илл. 105), известно также около 30 000 ископаемых видов, которые служат надёжными индикаторами в стратиграфических исследованиях, например при поисках нефти. Этим объясняется и исключительно полная таксономическая изученность группы. Преимущественно бентосные организмы, но некоторые формы обитают в планктоне. Отдельные индивиды могут достигать необычно большого возраста для одноклеточных — нескольких месяцев или даже лет. Это в особенности относится к крупным фораминиферам размером от нескольких миллиметров до сантиметров (илл. 106).



Илл. 105. *Globigerina bulloides* (Foraminiferea), в морской пелагиали.
Диаметр 300 мкм. Оригинал C. Hemleben, Тюбинген.

Раковинки обычно тонкоперфорированные, одно- или многокамерные; псевдоподии выступают наружу через поры и через крупное главное отверстие. Расположение камер в раковинках часто бывает чрезвычайно сложным, причём их стенки ещё и пронизаны лабиринтом из каналов. Камеры и каналы заполнены протоплазмой.

Группы фораминифер выделяются на основе строения раковинок. Можно различить следующие конструктивные признаки: (1) Органические, часто однокамерные «домики» (*Allogromia*); (2) «Домики» из различных органических и неорганических частиц (например, скелетных игл губок), которые заключены в органический матрикс (*Textularia*). Сюда относят также особенно крупные формы, например Xenophyophoria (малоизвестный таксон, представленный морскими глубоководными организмами размером с кулак); (3) Известковые раковинки из тонкозернистого фарфорообразного или стекловидно-гиалинового кальцита, в большинстве своём многокамерные (*Fusulina, Miliolina, Rotalia*).

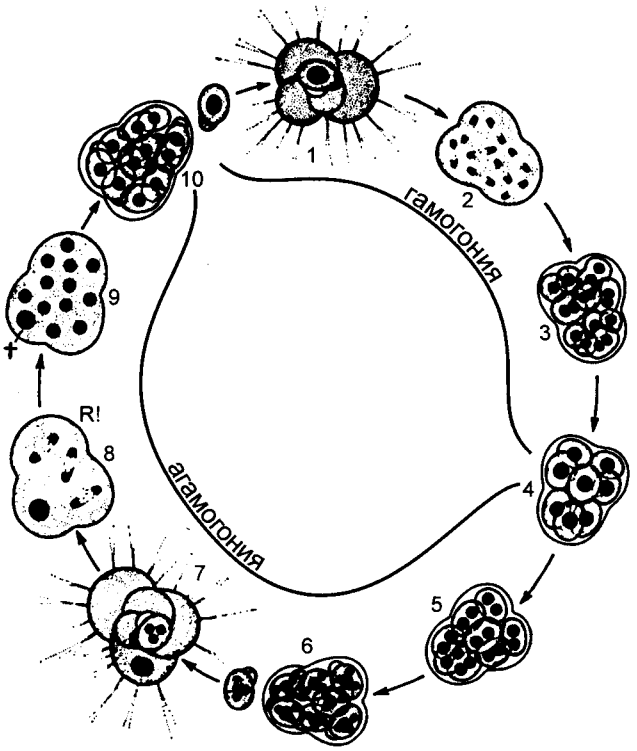


Илл. 106. *Heterostegina depressa* (Foraminiferea).
Крупная фораминифера из тёплых мелководных морей, с эндосимбиотическими диатомеями. Раковина планоспиральная: камеры образуют плоскую спираль в одной плоскости; каждая камера разделена радиальными стенками на более мелкие камеры. Все мелкие камеры связаны друг с другом и содержат участки протоплазмы с одним ядром. Оригинал R. Röttger, Киль.

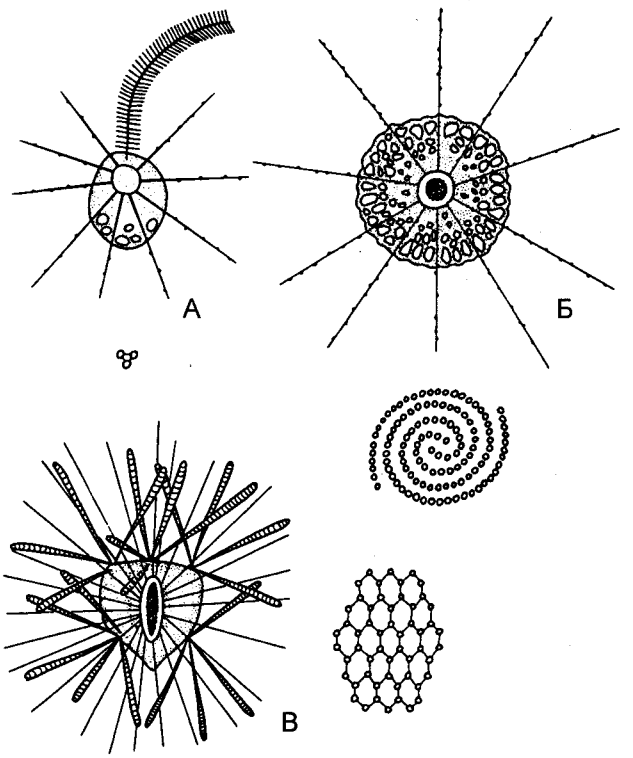
Большое разнообразие раковинок фораминифер основано, главным образом, на различном расположении камер, которые остаются связанными друг с другом через отверстие (форамен). У типа *Nodosira* они выстроены в продольный ряд, у типа *Rotalia* расположены в виде спирали (илл. 107). Если эта спираль проходит в одной плоскости, говорят о планоспиральных раковинах; при винтообразном расположении камер — о трохоспиральном строении. У типа *Textularia* камеры лежат в два или три ряда, подобные прядям в косице. Тип *Planorbula* характеризуется камерами, которые изнутри наружу следуют друг за другом в виде более или менее концентрических кругов.

Во многих случаях как в псевдоподиях, так и в центральной плазме присутствуют симбиотические зоохлореллы и зооксантеллы (илл. 106). Как правило, раковинка при этом прозрачная, и организмы живут возле поверхности воды в местах, куда проникает свет. Фораминиферы, не имеющие симбион-

http://jurassic.ru/



Илл. 107. *Rotaliella heterokaryotica* (Foraminiferea). Жизненный цикл с гетерофазным чередованием поколений.
1 — взрослый гамонт, 2 — последний митоз гамогонии, 3 — автогамная копуляция гамет, 4 — зиготы, 5 — двуядерные агамонты, 6 — четырёхядерные агамонты, 7 — взрослый агамонт, 8 — первое мейотическое деление, 9 — конец второго мейотического деления, 10 — агаметы (молодые гамонты). † — дегенерирующее соматическое ядро. По Grell (1954).



Илл. 108. Общий вид различных солнечников и расположение микротрубочек в аксоподиях.
А — Ciliophryida. Б — Actinophryida. В — Taxopodida. По оригиналу C. Bardele, Тюбинген.

тов, питаются детритом, одноклеточными или мелкими многоклеточными животными.

У нескольких подробно изученных видов в жизненном цикле различаются половое и бесполое поколения. Хотя эти единичные доказательства ещё подлежат многократной проверке, предполагается, что гетерофазное чередование поколений (илл. 107) представляет собой общий признак фораминифер. Гаметы, как правило, снабжены жгутиками. На определённых стадиях развития может наступать ядерный дуализм.

Amphicoryna scalaris, 700 мкм, с зубчатой аппертурой. — *Globigerina bulloides*, 300 мкм в диаметре, раковинка покрыта шипами (илл. 105). — *Lagena sulcata*, 300 мкм, шаровидная раковина, усиленная продольными рёбрами.

13.3. Actinopodea*

Псевдоподии этих видов укреплены высокоупорядоченными пучками микротрубочек; они называются аксоподиями. Способ упорядочивания микротрубочек, варьирующий от самых простых до геометрически сложных паттернов, специфичен для отдельных групп (илл. 108). Поскольку формирование аксоподиальных микротрубочек начинается в специальных зонах цитоплазмы — в аксопластах, говорят об аксоподиально-аксопластном комплексе. Эта структура часто рассматривается как синапоморфия таксонов Actinopodea, однако их конвергентное происхождение всё же более правдоподобно. Аксоподии, которые из-за сложности их строения могут образовываться лишь весьма медленно, по преимуществу расположены радиально симметрично и несут экструсомы (среди которых кинетоцисты). Они служат органеллами локомоции, выростами, обеспечивающими парение в толще воды, а также ловчими приспособлениями для добывания жертвы.

Все Actinopodea обитают в море. Среди солнечников есть не только морские, но и пресноводные виды, живущие например, в торфяных мхах. Их важные характеристики и определительные признаки касаются неорганических покровов, скелетов и игл, которые у них обычно образуются.

Раньше таксон разделялся на **«Heliozoa»** и **«Radiolaria»**. Новые исследования ультраструктуры и развития, а также химического состава скелетных элементов радиолярий показали такое большое разнообразие радиолярий, которое делает невероятной монофилию этой группировки. Название, однако, ещё продолжает жить в наименовании минерала радиолярита — силиката, который формировался ещё

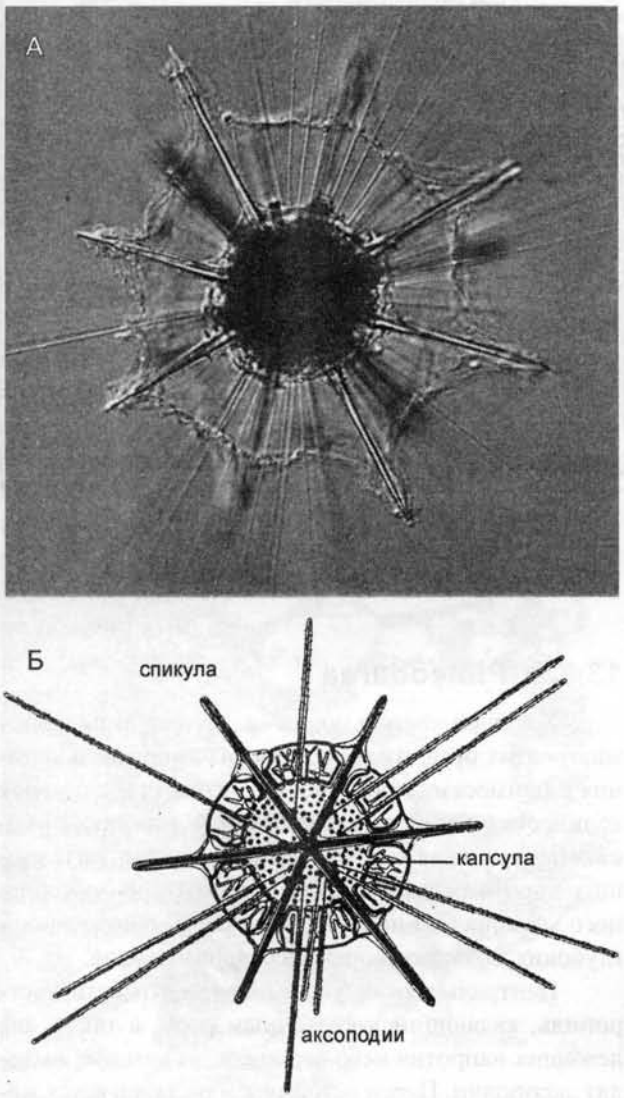
http://Jurassic.ru/

с докембрия в основном благодаря жизнедеятельности Polycystinea (илл. 110) и ныне залегает в диагенетически изменённой форме как кристаллический кварц.

На основе ультраструктурных исследований солнечники с недавнего времени также не рассматриваются как монофилетическая группа, а разделяются на пять самостоятельных таксонов, родство которых с другими одноклеточными подробнее пока неизвестно.

13.3.1. Acantharea

Acantharea, размер которых варьирует от 50 мкм до 1 мм (илл. 109), обладают 10 или 20 диаметрально расположенными иглами (спикулами) состоящими из целестита (сульфата стронция!). Этот минерал очень легко растворим в морской воде, отчего акантарии не сохраняются в ископаемом состоянии. Центральная эндоплазма содержит ядра (обычно многочисленные) и большую часть органелл. Перфорированная внеклеточная капсула преимущественно из фибриллярного материала окружает эндоплазму и базальные отделы спикул; аксоподии и немногочисленные тяжи плазмы выступают наружу через поры капсулы. Эти тяжи плазмы связаны с эктоплазмой (содержащей многочисленные лакуны), которая, в свою очередь, окружена периплазматическим кортексом (также с перфорациями для прохождения аксоподий). Через сократимые миофриски (мионемы) экстрацеллюлярный кортекс связан с участками спикул, окружёнными цитоплазмой. Аксоподии характеризуются гексагональным паттерном расположения микротрубочек. В эндоплазме часто содержатся зооксантеллы.



Илл. 109. Acantharea.
А — прижизненное фото, диаметр до 400 мкм. Б — схема организации. А — оригинал M. Kage, Вейсенштейн; Б — по данным разных авторов.

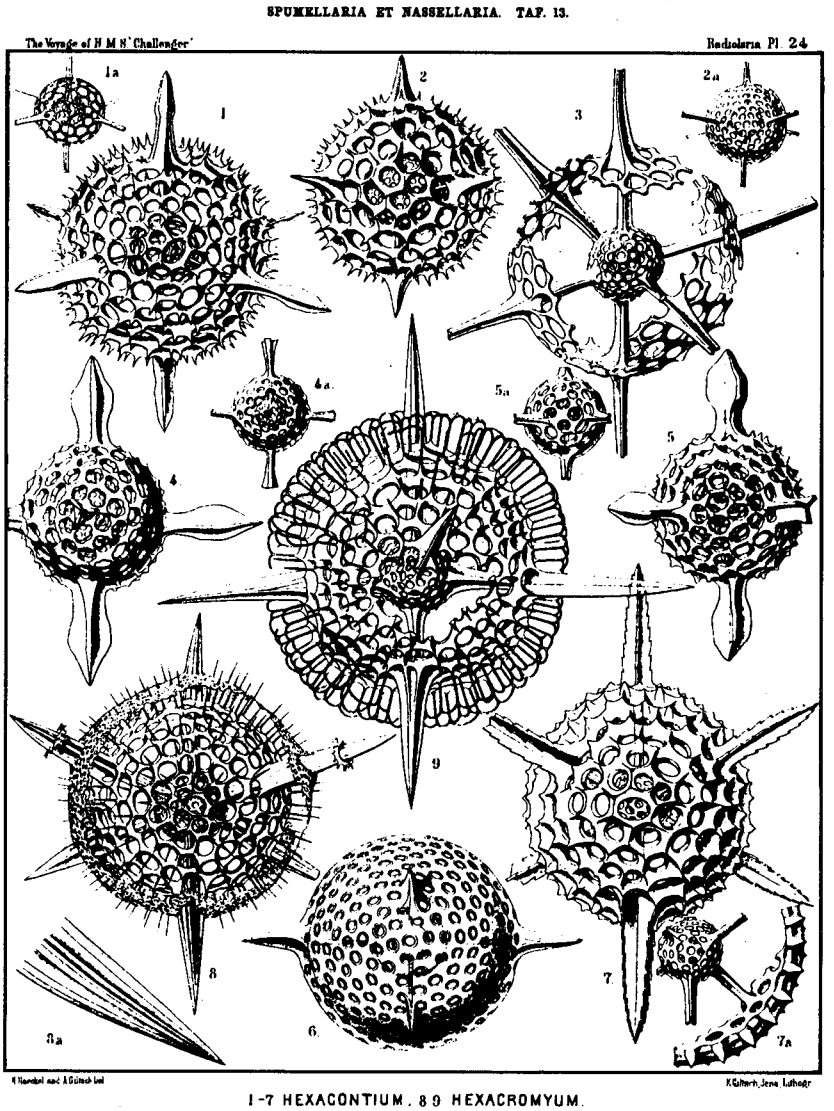
Цисты и жгутиковые бродяжки — это две стадии жизненного цикла, который в остальном ещё не полностью известен.

Acanthocolla cruciata, с десятью спикулами. — *Acantholithium dicopum*, с 20 спикулами, оба вида в океаническом планктоне.

13.3.2. Polycystinea

Одиночные представители размером от 30 мкм до 2 мм, а также колониальные организмы (длина колоний измеряется метрами) обладают чрезвычайно «искусно» (по выражению Э. Геккеля) (илл. 110) построенными кремнезёмными скелетами из игл и регулярно перфорированных оболочек, которые сохраняются в ископаемом состоянии. Обе области плазмы — ядросодержащая и оптически плотная эндоплазма и периферийная, сильно вакуолизированная эктоплазма, обычно насыщенная эндосимбиотическими водорослями, — более или менее отчётливо отделены друг от друга внутриклеточной мукопротеиновой капсулой. Она состоит из отдельных полигональных пластинок, отделённых друг от друга плазматическими швами, через которые эндо- и эктоплазма сообщаются между собой. Пластинки центральной капсулы имеют сложно устроенные отверстия (фузулы), в которых находятся аксопласты и через которые пучки аксоподиальных микротрубочек тянутся от эндоплазмы к эктоплазме. Эти микротрубочки расположены Х-образно или в виде колеса с лопастями, или гексагонально в группах по шесть или двенадцать штук; часто они заходят глубоко в эндоплазму, достигая даже впячиваний ядерной оболочки. Наряду с аксоподиями, появляются и филоподии без микротрубочек. Одни элементы кремнезёмного ске-

http://jurassic.ru/



Илл. 110. Скелеты Polycystinea.
Из E. Haeckel: «Die Radiolarien (Rhizopoda, Radiolaria)», 2. Theil, Berlin (1887).

лета могут, наподобие матрёшки, располагаться внутри других (илл. 110).

Цисты и двужгутиковые бродяжки представлены в жизненном цикле подробно изученных видов. Пока, однако, неизвестно, имеется ли у Polycystinea половой процесс.

Большинство изображений этих организмов показывают только филигранные скелеты, архитектура которых раньше служила исключительной основой для их систематики. Внутренняя организация живых экземпляров, у которых эти скелеты покрыты цитоплазмой, остаётся, напротив, очень мало известной.

Arachnosphaera oligacantha, с несколькими кортикальными оболочками. — *Thalassolampe margarodes*, 15 мм, океанический организм с симбиотическими зелёными водорослями.

13.3.3. Phaeodarea

Большей частью полые скелетные иглы и «домики» этих организмов состоят из аморфного кремния с примесями органических веществ и следовых количеств магния, кальция и меди. У них также имеется центральная капсула, которая у видов, не имеющих «домика», замещается оболочкой из чужеродного материала. Биология этих форм, обитающих в глубоких областях морей, исследована мало.

Центральная капсула имеет три отверстия: астропиль, являющийся клеточным ртом, а также два лежащих напротив него парапиля, из которых выходят аксоподии. Перед астропилем располагается жёлто-коричневая пигментная масса, феодиум, которая, возможно, участвует в метаболизме кремния.

Aulacantha scolymantha, *Challengeron wyvillei*, 400 мкм, океанические организмы.

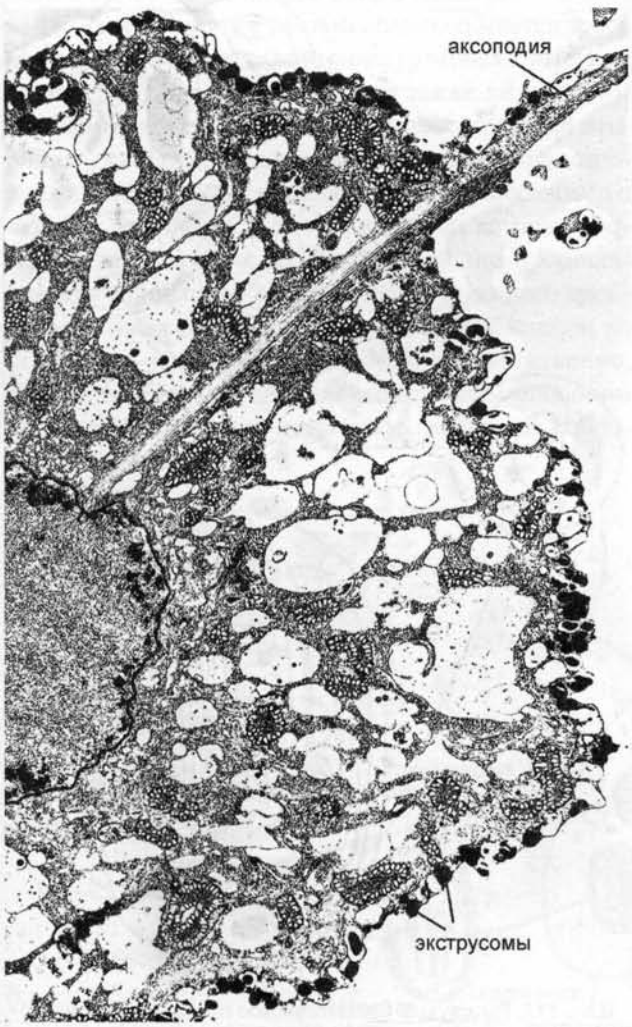
http://Jurassic.ru/

13.3.4. Heliozoea*

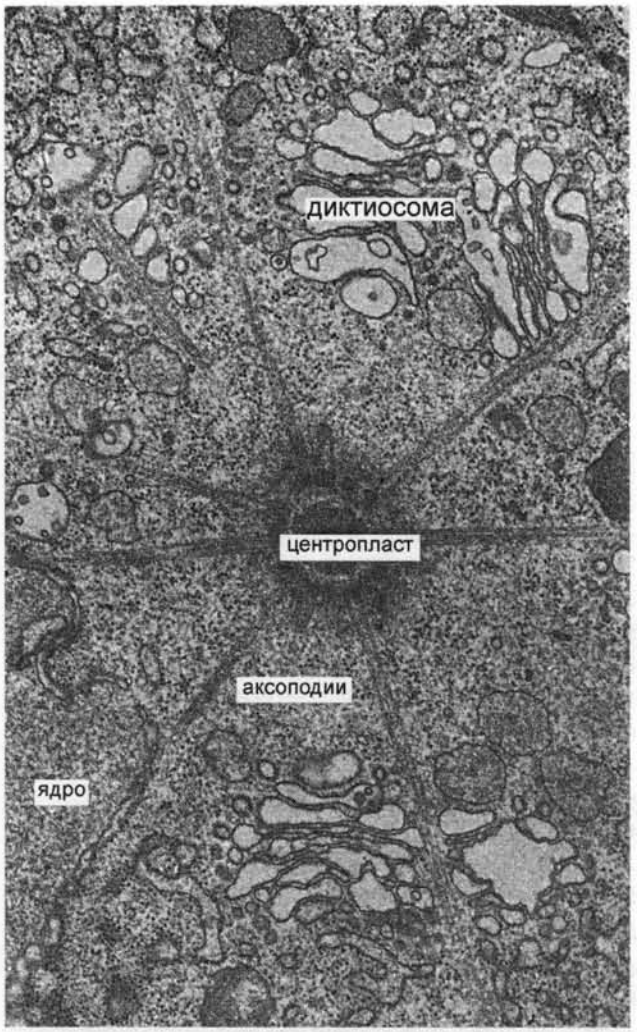
Этих одноклеточных, напоминающих по внешнему виду изображения солнца (илл. 1, 24, 108), можно разделить не менее чем на пять таксонов, которые, по-видимому, не состоят друг с другом в близком родстве. Они характеризуются специфическим строением аксоподиальных пучков микротрубочек (илл. 108), а также числом и положением центров организации микротрубочек (ЦОМТ).

13.3.4.1. Actinophryida

Аксоподиальные микротрубочки расположены в форме двух спиралей, сцепленных друг с другом (илл. 108). Микротрубочки всегда упираются в оболочку ядра (илл. 111). **Actinophrys sol* (одноядерный) и **Actinosphaerium eichhorni* (многоядерный) (илл. 24) могут инцистироваться. Из исходной клетки в цисте образуются две гаметы, которые снова сливаются друг с другом. Эта форма автогамии называется педогамией. Морские или пресноводные



Илл. 111. *Actinophrys sol* (Heliozoea, Actinophryida). Снимок, сделанный на электронном микроскопе, показывает отхождение аксоподиального пучка микротрубочек от оболочки ядра. Диаметр ок. 50 мкм. Из Patterson (1979).



Илл. 112. *Heterophrys marina* (Heliozoea, Centrohelida). Центр клетки. Увел. × 60 000. Из Bardele (1975).

организмы, некоторые формы обитают в торфяных болотах и в почве.

13.3.4.2. Desmothoracida

Сидячие организмы, покрытые перфорированной капсулой (60–90 мкм), которая состоит из органического материала или из кремния и в большинстве случаев соединена с субстратом полым или массивным стебельком. У пресноводной **Clathrulina elegans* аксоподиальные микротрубочки образуют нерегулярный пучок, и наряду с аксоподиями имеются также филоподии. При бесполом размножении образуются одно- и двужгутиковые бродяжки, которые двигаются амебоидно; они создают новую капсулу. Секреция материала стебелька происходит вдоль особенно крупной псевдоподии, содержащей сотни микротрубочек.

13.3.4.3. Ciliophryida

Клетка голая. Аксоподии лишь с немногочисленными микротрубочками. *Ciliophrys infusionum*, размером 30 мкм, имеет стадию бродяжки (от одного до четырёх жгу-

http://jurassic.ru/

тиков); гелиозойная стадия также снабжена жгутиками. Пресноводные организмы.

13.3.4.4. Taxopodida

Только один вид *Sticholonche zanklea*, 200 мкм, двусторонне-симметричный, с мощными кремнезёмными иглами, которые размещаются над поверхностью клетки в виде розеток (илл. 108). Микротрубочки массивных аксоподий упорядочены в гексагональном паттерне. Псевдоподии могут совершать гребные движения. Морские организмы.

13.3.4.5. Centrohelida

Микротрубочки длинных и нежных аксоподий отходят от единственного центра организации микротрубочек (ЦОМТ) — центропласта (илл. 112) или аксопласта. Ядро обычно находится в центре, в нём может располагаться и аксопласт. Кинетоцисты и мукоцисты предназначены для ловли добычи. Аксоподиальные микротрубочки образуют, преимущественно, гексагональный или треугольный узор. Часто присутствуют экстрацеллюлярные шипы или чешуйки.

**Acanthocystis aculeata*, 35–40 мкм. — **Raphidiophrys pallida*, 50–60 мкм, в пресных водах.

14. Ascetospora

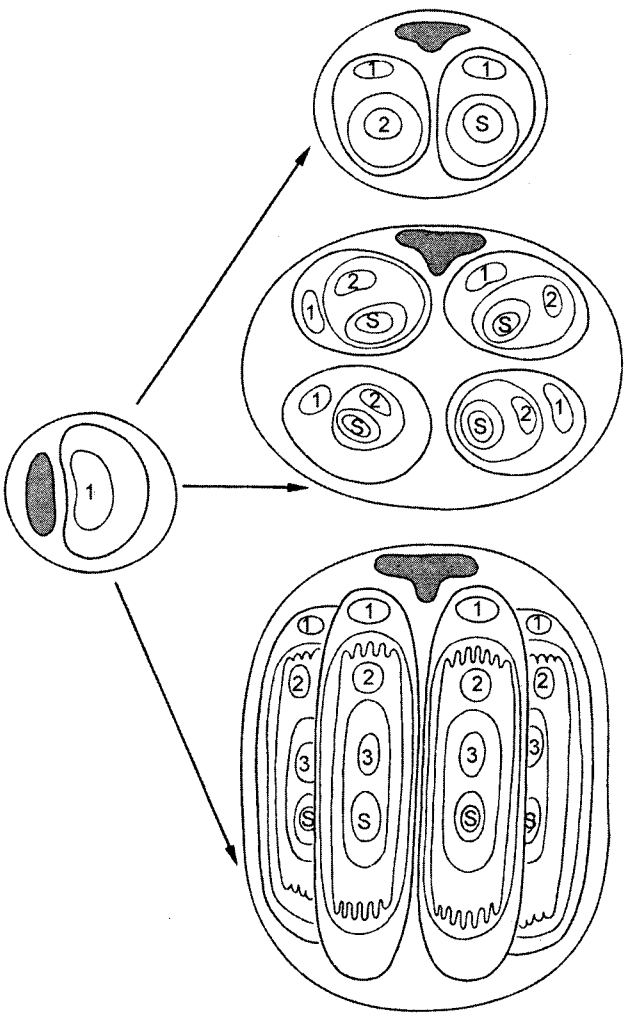
Систематическое положение Ascetospora, которых раньше относили к Apicomplexa (хотя у них нет апикального комплекса), неясно. Родство между обеими группами, которые были введены как субтаксоны Ascetospora, также сомнительно. Как объединяющие их признаки можно рассматривать лишь два характерных стурктурных комплекса: это присутствие так называемых гаплоспоросом или гаплоспоросомоподобных органелл, а также наличие своеобразных образований, состоящих из клеток, вложенных друг в друга (илл. 113), которые, правда, возникают в онтогенезе различными путями. Название таксона связано с тонким и сложным узором на спорах.

14.1. Haplosporea

Haplosporea — паразиты, например, полихет, ракообразных, иглокожих и, прежде всего, моллюсков. Виды *Haplosporidium* могут наносить заметный вред культуре устриц.

Haplosporea имеют одноклеточные споры, которые с экскрементами выводятся во внешнюю среду и с пищей поглощаются беспозвоночными. В пищеварительном тракте хозяина выходят мелкие амёбоидные зародыши, которые проникают в соединительную или эпителиальную ткань, подрастают до многоядерных плазмодиев, покрытых оболочкой (спорантов), и позже распадаются на споробласты. При слиянии двух этих споробластов получается зигота, по форме напоминающая песочные часы. Сразу после этого безъядерная половина (эписпороплазма) обволакивает собой ядросодержащую половину (спороплазму) и отделяется от неё. Этот процесс «автофагоцитоза» приводит к тому, что образуются две клетки, заключённые одна в другой: ядросодержащая клетка находится внутри вакуоли клетки, не имеющей ядра. Перед дегенерацией эниспоры вовнутрь от неё (так сказать, вокруг вакуоли) отделяется стенка споры; при этом образуются складка в виде глазного века, которая позднее станет выходным отверстием, а также видоспецифические отростки и узоры. Другие детали развития достоверно не установлены. Предполагается, однако, участие промежуточных хозяев.

В цитоплазме спорантов и споробластов находятся гаплоспоросомы. Это сферические электронноплотные пузырьки диаметром около 70–250 мкм,



Илл. 113. Paramyxea. Схематическое представление последовательностей делений в трёх родах.
Нумерация показывает судьбу первичных споровых клеток, ядра которых обозначены как «1»; «2», «3» и «S» — ядра вторичных и третичных споровых клеток и спороплазм соответственно. Размер 20 мкм. По Desportes (1984).

http://jurassic.ru/

ограниченные мембраной, с мембранной субструктурой внутри, в основном содержащие гликопротеины.

14.2. Paramyxea

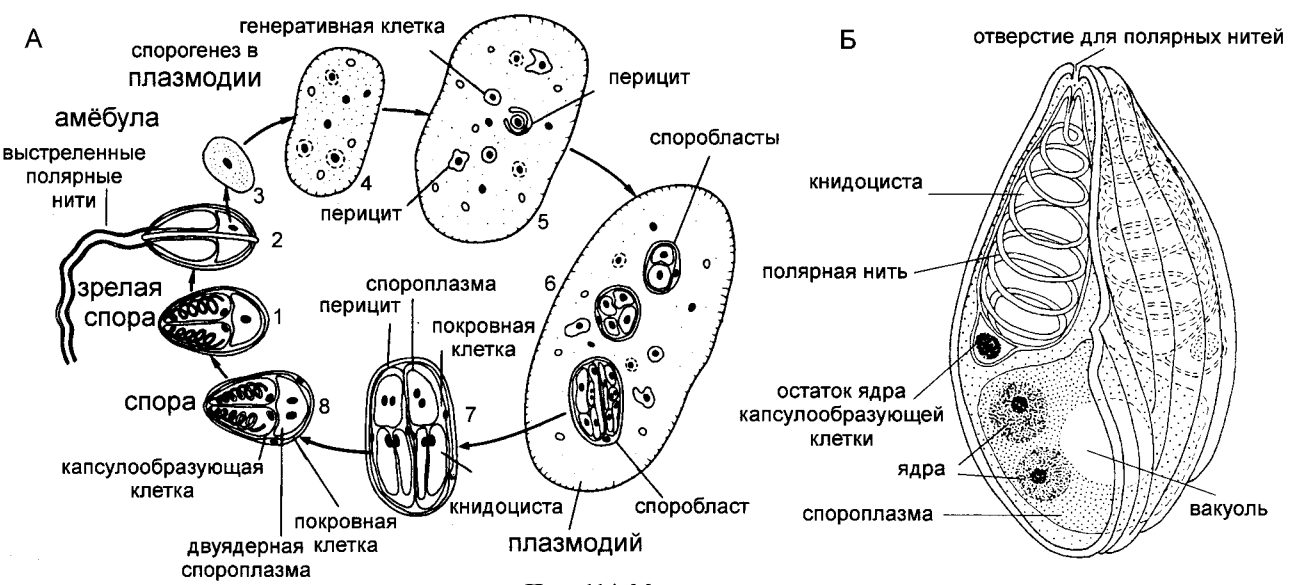
Немногочисленные виды Paramyxea (*Paramyxa paradoxa*, *Paramarteilia orchestiae* и четыре вида *Marteilia*) известны как клеточные и тканевые паразиты полихет, ракообразных и коммерчески важных моллюсков. На атлантическом побережье Франции виды *Marteilia* могут приводить к заметным потерям в популяциях устриц.

Споры всегда многоклеточные. Они образуются внутри стволовой клетки в результате процесса внутреннего почкования, который приводит к нескольких поколений клеток, вложенных друг в друга. Образование такой «матрёшки» обусловлено тем, что после деления ядра меньшая из двух дочерних клеток отделяется пузырьком из цистерн эндоплазматической сети от цитоплазмы оставшейся стволовой клетки и вместе с частью плазмы остаётся здесь как внутриклеточная (внутривакуолярная) дочерняя клетка. Этот процесс называется также внутренним дроблением. Такая появившаяся дочерняя, или вторичная, клетка может тем же способом реплицироваться до двух раз и произвести, таким образом, до четырёх вторичных клеток, каждая из которых размещается в своей вакуоли. Дальнейшие процессы деления снова проходят по схеме внутреннего дробления, сопряжённого с ростом стволовой клетки; во вторичных клетках помещаются, соответственно, клетки третичные, которые идентичным способом снова делятся на две первичные (внешние) споровые клетки. После этого из каждой споровой клетки возникает — снова внутриклеточно — настоящая диаспора, внутренняя споровая клетка (спороплазма). Эта схема, описанная для *Paramarteilia orchestiae*, передаёт лишь простейшую ситуацию; в других родах встречаются ещё более сложные образования из вложенных друг в друга клеток, отчасти связанные с мейотическими делениями. Удивительная цитологическая особенность Paramyxea — наличие центриолей с девятью одиночными микротрубочками.

15. Myxozoa

Около 1 200 видов исключительно тканевых и клеточных паразитов, некоторые из которых могут наносить значительный ущерб рыбному хозяйству. Из-за наличия полярных нитей эта группа раньше объединялась с Microspora в «Cnidospora». В прежних системах они вместе с нынешними Apicomplexa объединялись в «Sporozoa» в традиционном понимании. Все эти группы характеризуются так называемыми спорами, глубокие различия между которыми удалось выявить лишь методами электронной микроскопии.

Хотя развитие Myxozoa характеризуется многочисленными вариациями и исследовано лишь в основных чертах, представленный здесь цикл (илл. 114) демонстрирует некоторые признаки, которые могут быть обобщены. Сложно устроенные споры, которые с пищей поглощаются будущим хозяином, содержат или по одному двуядерному, или по два одноядерных амёбоидных зародыша (спороплазмы). После слияния клеток или ядер (автогамии), которое может иметь место уже внутри споры или же



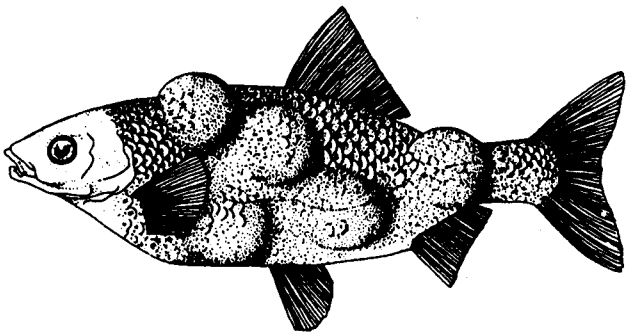
Илл. 114. Myxozoa.

А — обобщённый цикл развития. Объяснения в тексте. Б — почти зрелая спора, размер 10 мкм. А — по оригиналу L.G. Mitchell, Ам [Ames]; Б — из Margulis, McKhann и Olendzenski (1993).

http://Jurassic.ru/

после выхода из неё, гаплоидный зародыш развивается в многоядерный диплоидный или полиплоидный плазмодий. Эти стадии, которые могут вегетативно размножаться путём плазмотомии, а также за счёт наружного или внутреннего почкования, обнаруживаются, прежде всего, в желчном пузыре, а также в хрящевой ткани или мускулатуре беспозвоночных и холоднокровных позвоночных (особенно рыб). Внутри первоначально подвижного плазмодия генеративные ядра обособляются в самостоятельные одноядерные клетки путём внутреннего дробления. Такие клетки агрегируются по две таким образом, что одна клетка обволакивает («эндоцитирует») другую (илл. 114). У такой двуклеточной стадии (панспоробласта) покровная клетка обозначается как перицит, а внутренняя — как спорогенетическая клетка. В то время как в ходе дальнейшего развития перицит дегенерирует до покровного слоя, спорогенетическая клетка проходит через ряд делений, в результате которых чаще всего образуются две вальвогенные (образующие створки) и две капсулогенные (образующие полярные капсулы) клетки, а также один или два споробласта. Споробласты претерпевают деление созревания, в котором снова образуются инвазионные гаплоидные амебоидные зародыши. Вальвогенные клетки образуют двустворчатую оболочку, которая обеспечивает длительную защиту зародышу. В капсулогенных клетках дифференцируются полярные капсулы со свёрнутой или вытянутой полярной нитью, которая может выстреливаться и заякоривать клетку в тканях хозяина.

Можно предположить, что — по крайней мере, в некоторых случаях — зрелая спора проходит схожий с описаным вегетативный и половой цикл в другом хозяине, прежде чем снова появляются споры иного строения, которые могут инфицировать исходного хозяина. Такая смена хозяев, вероятно, может



Илл. 115. Плотва, заражённая *Myxobolus pfeifferi* (Myxozoa). Из Grell (1980).

происходить между форелью (паразит *Myxobolus cerebralis*) и олигохетами Tubificidae (паразит *Triactinomyxon*).

Высокая степень дифференциации клеток с одним типом генеративных и тремя типами соматических клеток, наличие десмосомоподобных контактов между клетками, а также поразительные соответствия в строении и морфогенезе между полярными капсулами и нематоцистами книдарий позволяют поставить вопрос о том, являются ли Myxozoa вообще одноклеточными, или речь идёт ни о чём ином как о чрезвычайно сильно редуцированных Metazoa. Обсуждается их принадлежность к книдариям, у которых для некоторых видов наркомедуз характерны внутриклеточные процессы развития паразита. Молекулярно-биологические исследования с высокой долей вероятности также указывают на принадлежность Myxozoa к Metazoa.

**Myxobolus pfeifferi*, возбудитель шишечной болезни карповых рыб (илл. 115), вызывает опухоли диаметром до 7 см. — **M. cerebralis* вызывает болезнь «вертежа» («whirling disease») у форелей.

Дополнения (с. 896).

http://Jurassic.ru/

Metazoa, Многоклеточные животные

Число видов и уровни организации

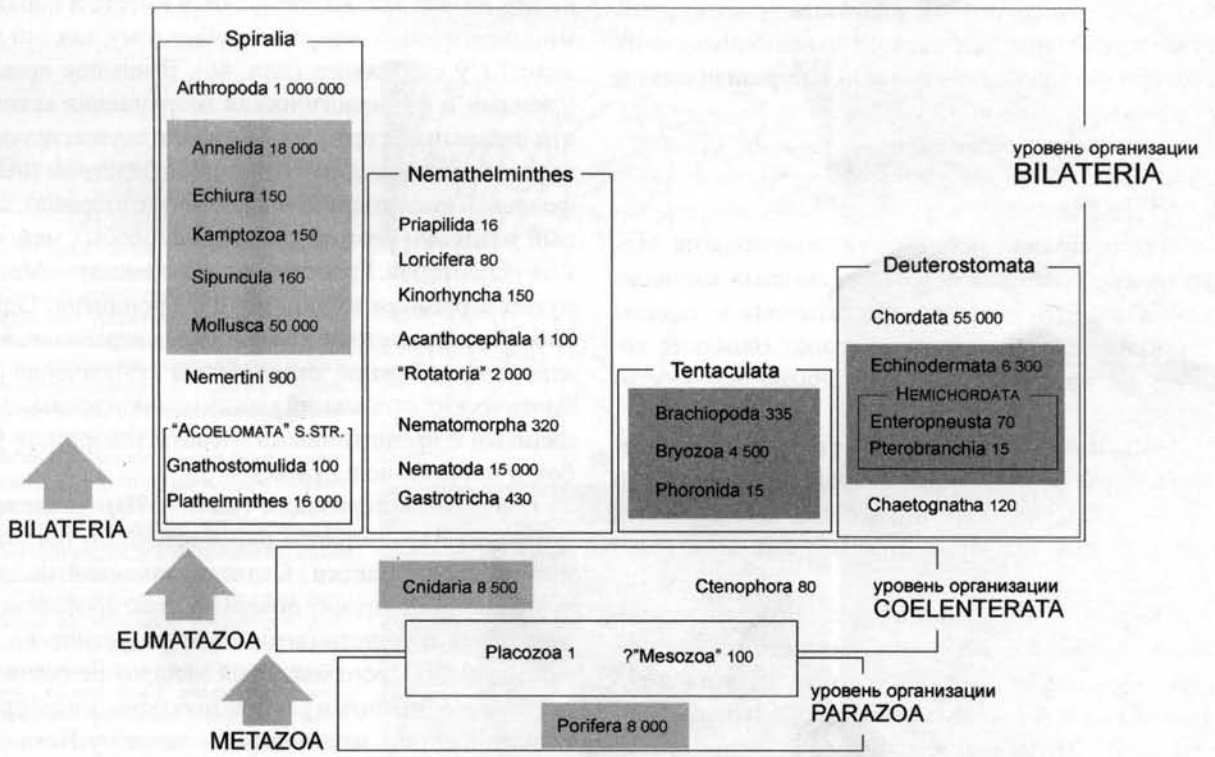
В настоящее время известно около 1,2 млн. видов многоклеточных животных; по некоторым оценкам фактическое общее число видов должно составить 10–20 млн. Распределение видов между различными таксонами крайне неравномерно (илл. 116). В частности, 80% видов приходится на членистоногих (Arthropoda), из которых почти половину составляют жуки и бабочки. Членистоногие и моллюски вместе составляют почти 90% всех описанных видов, в то время как позвоночные — не более 5%. Различные планы строения (илл. 116) также представлены в современной фауне очень по-разному; так, группа Placozoa включает только один точно установленный вид.

Палеонтологические данные не оставляют сомнений в том, что видовое разнообразие отдельных групп животных менялось с течением времени. Хорошим примером служат головоногие моллюски (Cephalopoda), которые сейчас насчитывают около 800 видов, а их ископаемая фауна от девона до мела представлена примерно 12 000 видами. Многие группы, в прошлом широко распространённые и разнообразные, сейчас полностью вымерли: сходные с губками †Archaeocyatha, †Trilobita, некоторые таксоны иглокожих (†Helicoplacoida, †Cystoida, †Blastoida) и позвоночных (†Ostracodermi, †Placodermi).

На основе цитологических, гистологических и анатомических признаков Metazoa подразделяются на три достаточно хорошо обособленных **уровня организации** (илл. 116, см. ниже): **Parazoa** (губки), **«Coelenterata»** (кишечнополостные и гребневики) и **Bilateria** (все остальные многоклеточные животные). По современным данным, разделение «Coelenterata» (**двуслойные** животные, см. ниже) и Bilateria (**трёхслойные** животные), вероятно, произошло около 800 млн. лет назад (илл. 119). Наличие этих двух уровней организации Metazoa признают практически все исследователи, несмотря на разнообразие филогенетических моделей. Однако некоторые данные, полученные при анализе последовательностей 28S рРНК, указывают на независимое происхождение «Coelenterata» и Bilateria от одноклеточных организмов.

Почти все современные Metazoa — трёхслойные организмы. Средний клеточный слой у губок представлен мезохилом, который окружен пинако-

Reinhard Rieger, Инсбрук



Илл. 116. Уровни организации Metazoa, выделенные на основании гистологических, эмбриологических и микроанатомических признаков.

Серым выделены таксоны, у представителей которых встречается примитивный двухфазный жизненный цикл с ресничной личинкой. Указано число современных видов в каждом таксоне. R. Rieger, D. Reiter, Инсбрук.

http://jurassic.ru/

дермой и хоанодермой; у Placozoa — мезенхимоподобными клетками, заключенными между верхним и нижним «эпителиями»; у различных представителей «Coelenterata» — мезоглеей, расположенной между эпидермисом и гастродермисом; а у Bilateria — соединительной тканью, также лежащей между эпителиальными пластами. Однако происхождение среднего клеточного слоя в онтогенезе различно и известно не для всех групп. Например, клеточная мезоглея Cnidaria образуется за счёт выселения клеток из эктодермы (эктомезенхима). Только на уровне организации Bilateria в образовании среднего слоя всегда участвует особая мезодермальная ткань, которая может дополняться также материалом эктомезенхимы.

Trichoplax adhaerens (**Placozoa**), вероятно, относится к наиболее примитивным многоклеточным. По некоторым важным признакам этот организм расположен как бы между Parazoa и «Coelenterata». Отсутствие настоящих мышечных и нервных клеток сближает трихоплакса с губками, но по другим цитологическим признакам он более сходен с Eumetazoa. Вероятно, родственные связи этого вида удастся прояснить, когда будет детально изучен состав его внеклеточного матрикса; пока что в нём не были выявлены макромолекулы, типичные для Metazoa.

Положение чисто паразитической группы «**Mesozoa**» между Parazoa и Coelenterata вызывает сомнения. Не исключено, что эти животные происходят от настоящих Bilateria (вероятно, Plathelminthes), а их значительное упрощение связано с паразитическим образом жизни.

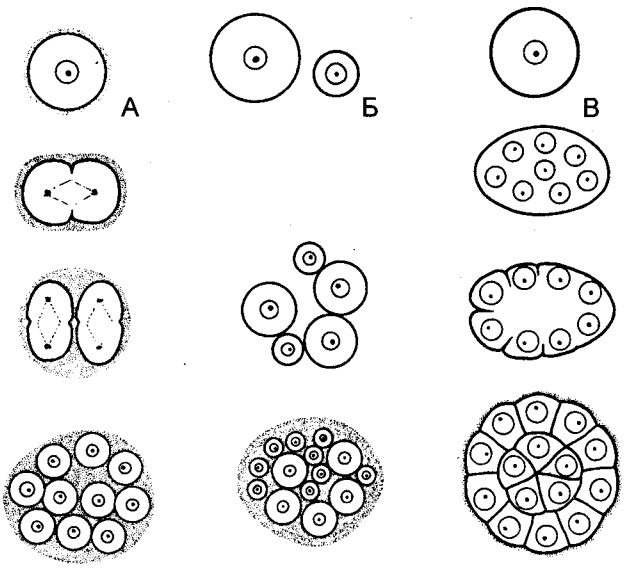
Теоретически возможные пути возникновения многоклеточности

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

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

2. Каким способом возникли первые многоклеточные формы? При всем разнообразии гипотез о ранних этапах эволюции Metazoa они могут быть сведены к трем принципиальным вариантам (илл. 117):

а) Клональные колонии (илл. 117А): многоклеточный «организм» образуется из потомков одной клетки, которые не расходятся после деления, а соединяются внеклеточным матриксом (Volvocida, Choanoflagellata). Подобные колонии, образованные полностью обособленными клетками, следует отличать от колоний, в которых клетки не полностью отделяются друг от друга (синцитиальная ткань Hexactinellida).



Илл. 117. Теоретически возможные пути образования многоклеточного животного организма из одноклеточных эукариот.
А — колония клеток, возникающая путем деления одной исходной клетки (например, Choanoflagellata и примитивные Volvocida). Б — колония, возникающая путем агрегации (например, Acrasea). В — целлюляризация, т.е. обособление клеток внутри многоядерного одноклеточного организма (напр., развитие яиц насекомых). Оригинал R. Rieger, Инсбрук; W. Westheide, Оснабрюк.

б) Агрегированные колонии (илл. 117Б): исходно отдельные клетки собираются вместе и образуют многоклеточный агрегат подобно тому, как это происходит у слизевиков (илл. 46). Взаимное «распознавание» и физиологическая координация активности отдельных клеток у слизевиков осуществляются путем хемотаксиса (например, посредством цАМФ, фолиевой кислоты или производных птерина), который возможен благодаря наличию особых мембранных рецепторов. Гипотезы о происхождении Metazoa путём агрегации имеют мало сторонников. Однако способность клеток разных видов к агрегации, вероятно, имела важное значение для становления симбиотических отношений между одноклеточным организмами и примитивными Metazoa (например, у губок и кишечнополостных).

в) Целлюляризация (илл. 117В): разделение исходно многоядерного одноклеточного организма на отдельные клетки. Онтогенетической моделью этого процесса служит поверхностное дробление яиц некоторых членистоногих. Этот теоретически возможный путь происхождения Metazoa не подтверждается современными ультраструктурными данными. Однако наличие многоядерных тканей у Hexactinellida доказывает, что многоядерные синцитиальные ткани могли возникать уже на ранних этапах эволюции Metazoa путём неполного расхождения дочерних клеток при делении (см. выше).

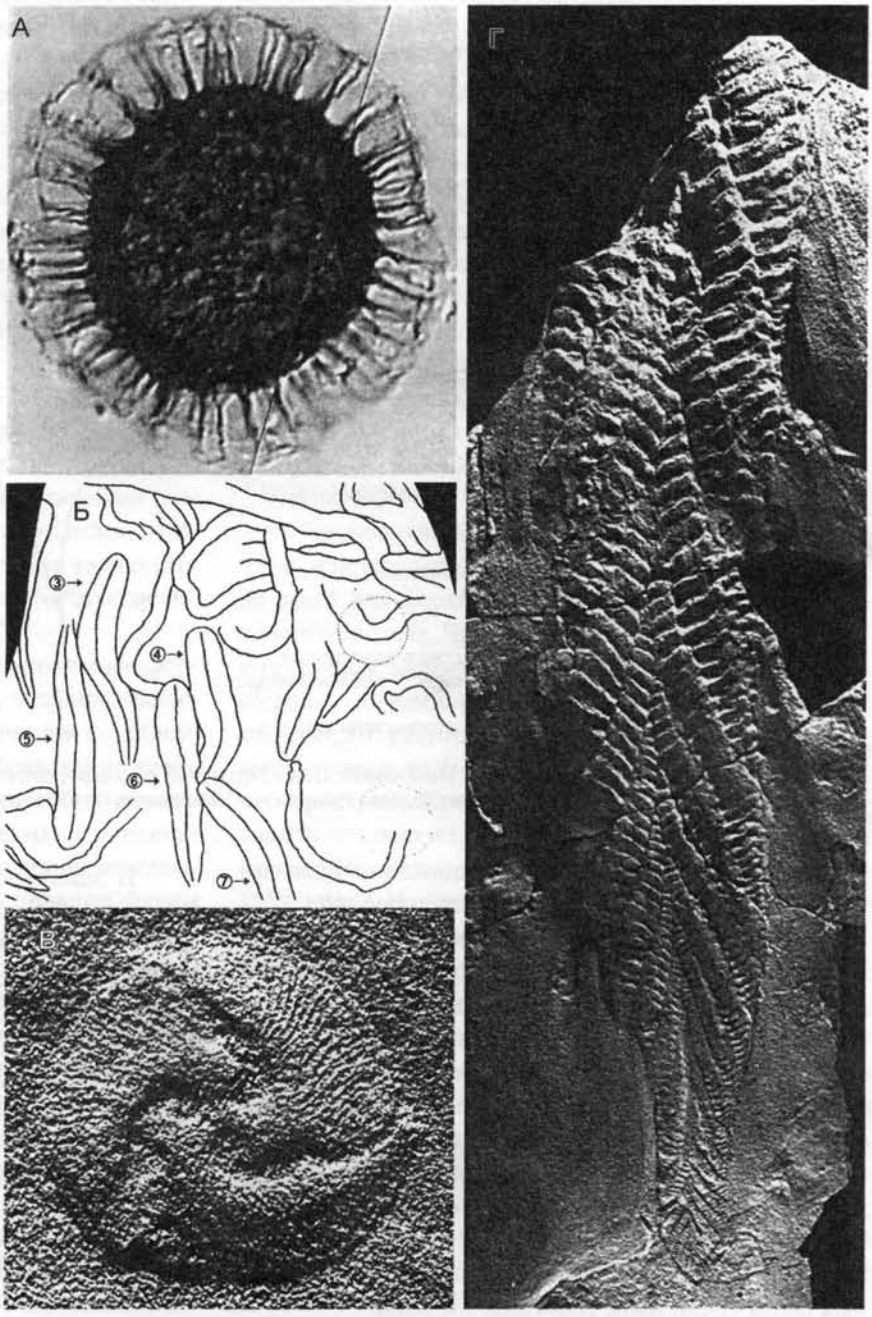
http://Jurassic.ru/

В настоящее время преобладает точка зрения, согласно которой Metazoa произошли от колоний, образованных потомками одной клетки (т.е., клональных колоний — илл. 117А). Подтверждение этой гипотезы получено относительно недавно, когда было показано, что внеклеточный матрикс всех Metazoa имеет единую молекулярную структуру (см. ниже).

Уже на ранних этапах становления многоклеточности происходит разделение на соматические клетки, которые формируют многоклеточный организм и неизбежно гибнут вместе с ним, и генеративные клетки, служащие для размножения. Эти клетки, которые Вейсманн (1891, 1904) назвал клетками **зародышевого пути**, потенциально бессмертны (теория зародышевого пути). У многих примитивных Metazoa, наряду с женскими и мужскими половыми клетками, есть также особые стволовые клетки, за счёт которых может происходить вегетативное размножение делением или почкованием; образующиеся таким образом организмы представляют собой клоны.

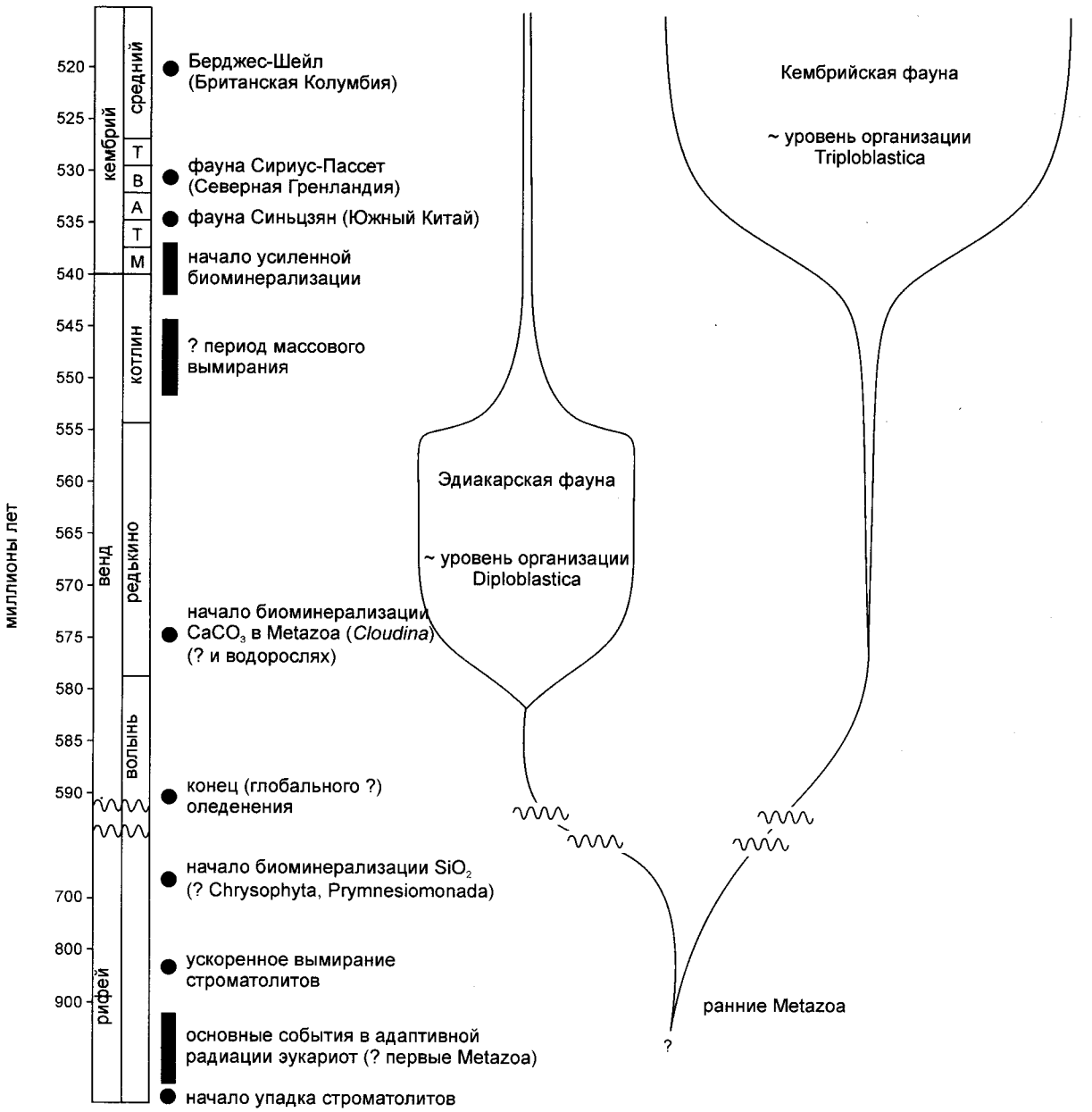
Древнейшие ископаемые многоклеточные животные и наиболее примитивные современные Metazoa

Наиболее примитивные ныне живущие Metazoa — это Porifera, Placozoa и «Coelenterata». За исключением дискообразных Placozoa размером около 2–3 мм, в этих группах преобладают макроскопические взрослые формы, которые чаще всего не обладают активной подвижностью. Для них характерна клональная (особенно у Cnidaria, имеющих различные формы вегетативного размножения) или колониальная организация. Обычно имеется недолго-



Илл. 118. Некоторые примеры ископаемых эукариотных организмов из докембрия.
А — акритарх (эндоциста эукариотного фитопланктонного организма) из нижнекембрийских отложений северной Гренландии, размер 50 мкм. Акритархи встречаются уже в отложениях возрастом 2 млрд. лет, и в это же время возникают колониальные и многоклеточные эукариоты. Б — рисунок поверхности песчаника с отпечатками представителей эдиакарской фауны: многочисленные отпечатки †*Phyllozoon hanseni*, неидентифицированные трубчатые тела и особи †*Dickinsonia costata* (отмечены пунктиром). Размер образца 0,6 м. Австралия. В — †*Tribrachidium heraldicum*, медузоподобный организм трёхлучевого строения, диаметром 1 см. Г — †*Charnia masoni*, веерообразная форма длиной до нескольких дециметров. длина фрагмента 6 см. В и Г из Усть-Пинежской формации Белого моря. Организмы, показанные на илл. Б и Г, являются представителями «Vendobionta», макросистематическое положение которых остаётся неясным. Некоторых из них (например, похожие на актинии †*Inaria* или формы, напоминающие современные известковые кораллы) относят к Metazoa. А — по Vidal in Bengtson (1994); Б — по Runnegar из Bengtson (1994); В и Г — по Fedonkin из Bengtson (1994).

http://jurassic.ru/



Илл. 119. Начальный этап адаптивной радиации многоклеточных.
Уровень организации Diploblastica объединяет Porifera, Placozoa и «Coelenterata». По Conway Morris (1993), упрощено.

вечная, микроскопическая свободноплавающая личинка (амфибластула, паренхимула, планула).

Представителей так называемой эдиакарской ископаемой фауны (560–600 млн. лет назад, илл. 119) до недавнего времени считали древнейшими формами Metazoa. В настоящее время, однако, эти ископаемые либо рассматривают как остатки полностью вымерших групп, не родственных Metazoa, либо объединяют в сестринскую по отношению к Metazoa группу Vendobionta. Важно отметить, что эдиакарская фауна включала в себя макроскопические организмы, не обладавшие активной локомоцией. Эти признаки характерны и для большинства примитивных форм среди ныне живущих Metazoa.

В эдиакарских и более древних отложениях (1 млрд. – 600 млн. лет назад) обнаруживают также остатки ходов, вероятно, оставленных в грунте многоклеточными животными. Это означает, что тогда уже существовали роющие формы, которые обитали в поверхностном слое и в толще донного ила. Как было сказано ранее, именно на этот период приходится возникновение двуслойных и трёхслойных организмов — предков нынешних Eumetazoa (илл. 119). В пользу столь раннего разделения свидетельствует и анализ последовательностей рибосомальных РНК.

http://jurassic.ru/

Исходная симметрия тела Metazoa

Личинки наиболее примитивных многоклеточных животных (Porifera, Cnidaria) обладают более или менее отчётливой радиальной симметрией. Это означает, что в их теле можно выделить главную ось симметрии, которая у личинок Cnidaria проходит через рот и апикальный (теменной) орган. Сильно уплощённое тело Placozoa не имеет симметрии, но обладает поляризацией сторон (т.е., верхняя сторона тела отличается от нижней). Взрослые Porifera имеют радиальную симметрию (например, бокаловидные формы) или асимметричны (многие коркообразующие виды). У взрослых особей кишечнополостных преобладает радиальная симметрия (как у медузоидных, так и у полипоидных форм), а у гребневиков — двулучевая симметрия. Для некоторых ископаемых форм из эдиакарской фауны известна также трёхлучевая вращательная симметрия (илл. 118В).

Размеры взрослых животных

Размеры тела современных многоклеточных животных варьируют от 0,1 мм (например, некоторые Gastrotricha) до 30 м (синий кит), то есть различаются на пять порядков. Размеры наземных животных составляют от 0,1 мм (некоторые клещи) до 10 м (слоны).

Loricifera, открытые только в 1983 г., принадлежат к самым мелким многоклеточным. Их взрослые особи — около 250 мкм, а личинки — около 150 мкм в длину. Очень мелкими многоклеточными (менее 100 мкм) являются представители Orthonectida («Mesozoa»), Gastrotricha и «Rotatoria», а также карликовый самец *Dinophilus gyrociliatus* («Polychaeta», илл. 520А).

Многие макроскопические колониальные формы (например, гидроиды, кораллы, мшанки, синасцидии) состоят из отдельных организмов (зооидов) размером не более миллиметра. Образование колониального «организма» представляет собой альтернативный вариант роста по отношению к увеличению размеров отдельной особи. Изучение ископаемых кораллов показало, что более древние фауны включали больше форм с преимущественно вегетативным размножением (и, соответственно, клональной или колониальной организацией). Такая же закономерность выявляется и в эволюции наземных растений. Кроме того, в некоторых группах достаточно просто устроенных Metazoa на основе специализации и интеграции отдельных зооидов могут возникать более сложные «организмы» (например, Siphonophora среди Cnidaria).

Самые крупные современные виды встречаются среди водных позвоночных животных (китовая акула — до 18 м, синий кит — до 30 м) и головоногих моллюсков (виды рода *Architeutis* — примерно 18 м). Среди ископаемых форм таких размеров достигали только некоторые динозавры. Самые длинные формы (до 30 м) относятся к немертинам, однако толщина таких особей составляет всего несколько миллиметров.

В пределах более продвинутых таксонов размеры также сильно различны. Все представители «Rotatoria», Gastrotricha, Kinorhyncha и Gnathostomulida — мелкие формы, редко превышающие 1 мм в длину. В то же время во многих других группах размеры особей могут варьировать от нескольких миллиметров до нескольких дециметров или метров (например, среди Mollusca: от 0,4 мм у *Ammonicera minortalis* до 18 м у *Architeutis princeps*).

Размеры личиночных форм

Примерно 70% морских видов Metazoa имеют **двухфазный жизненный цикл** (илл. 134, 272), при котором вначале формируется маленькая личинка, а из неё в ходе более или менее выраженного метаморфоза развивается взрослая особь, многократно превосходящая личинку по размерам. Длина тела большинства личинок составляет от 100 мкм до нескольких миллиметров. Продолжительность жизни личинок обычно невелика (от нескольких дней до немногих недель), но в отдельных случаях может достигать одного года.

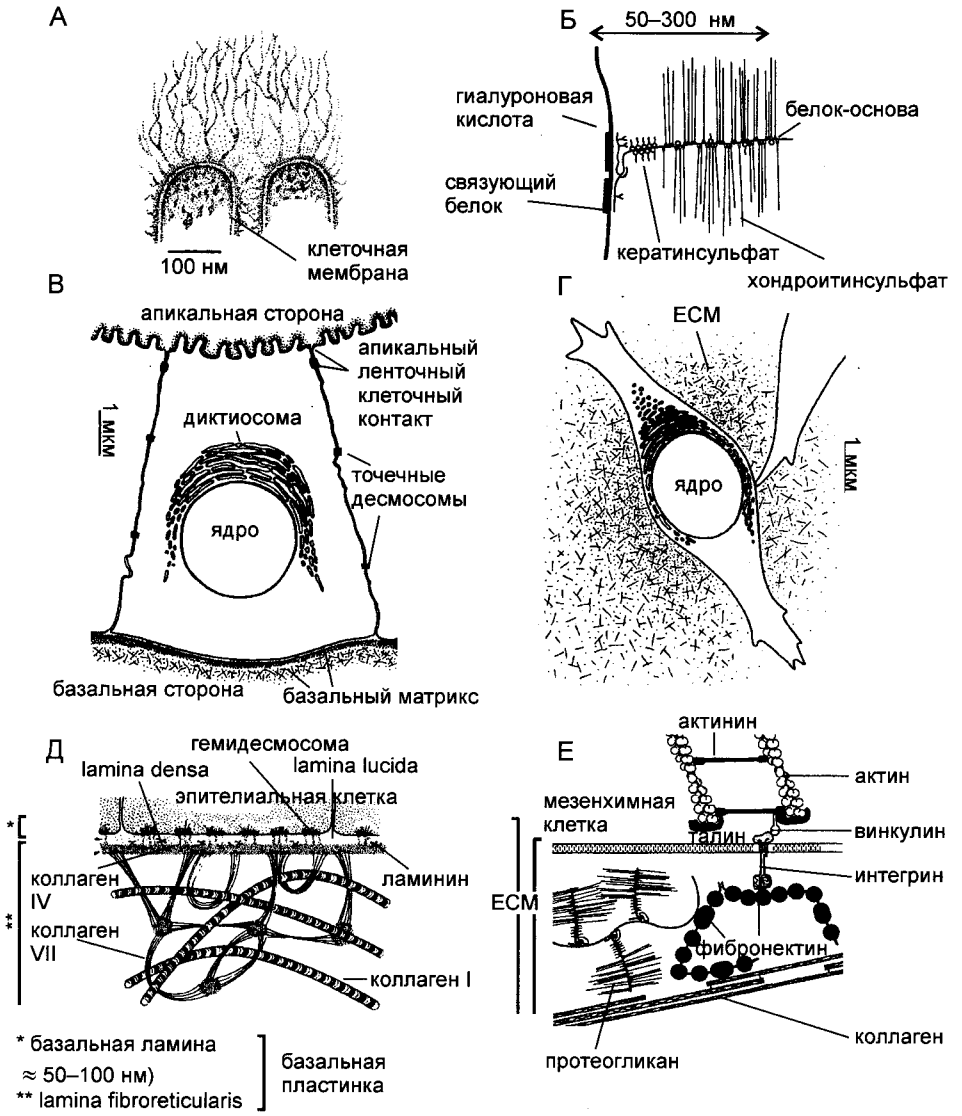
Число и разнообразие клеток

Точное число соматических клеток известно лишь для немногих представителей Metazoa, прежде всего для форм, обладающих постоянством клеточного состава. Число клеток варьирует от нескольких сотен у Mesozoa, 10^3 у нематоды *Caenorhabditis elegans*, 10^4 у микротурбеллярии *Macrostomum hystricinum*, 10^5 у *Hydra*, 10^6 у макротурбеллярии *Dugesia mediterranea* до 10^{12} клеток у человека. Интересно, что простые колонии одноклеточных могут насчитывать столько же клеток (или даже больше), что и мелкие Bilateria: например, 10^3 у видов *Volvox* или 10^4 у видов *Proterospongia*.

Малые размеры тела у Metazoa не всегда соответствуют малому числу клеток: так, тело взрослой особи Loricifera состоит из примерно 10^4 клеток. Виды рода *Haplognathia* (Gnathostomulida) при длине тела около 2 мм имеют более 10^3 эпидермальных клеток (илл. 132). В то же время у некоторых видов турбеллярий длиной 1,5 мм в составе эпидермиса (вероятно, синцитиального) находится не более десяти ядер.

Значительное число клеток у *Haplognathia* объясняется тем, что каждая эпидермальная клетка гнатостомулид несёт только одну ресничку. Для эффективной локомоции

http://jurassic.ru/



Илл. 120. Характерные черты внеклеточного матрикса (ECM) в животных тканях эпителиального и паренхиматозного строения. А — макромолекулярная структура ECM на апикальной поверхности эпителиальных клеток, выявляемая методом электронной микроскопии. Виден развитый гликокаликс (об эволюции кутикулы см. ниже). Б — молекулярное строение протеогликана в составе ECM хрящевой ткани позвоночных. Некоторые молекулы протеогликанов связываются между собой молекулами гиалуроновой кислоты, образуя очень крупные макромолекулы (до 2×10^8 DA!). В и Г — строение эпителиальной (В) и мезенхимной (Г) клетки и соответствующие типы пространственной организации ECM. Объяснение в тексте. Д — макромолекулярная структура базальной пластинки настоящего эпителия (по данным электронной микроскопии). Е — макромолекулярная схема связи цитоскелета мезенхимной клетки и ECM. А — по Bennett (1969). Б — по Darell et al. (1990). В и Г — по Hay (1981) из Edelmann (1989). Д — по Fawcett (1994). Е — по Morris (1993).

требуется, чтобы реснички были расположены достаточно плотно, это достигается увеличением числа эпидермальных клеток. Все группы животных, обладающие одноресничным (или моноцилиарным) эпителием (см. ниже), имеют относительно большое число клеток; такое состояние, вероятно, следует рассматривать как исходное для Metazoa.

В ходе эволюции животных возрастало и разнообразие клеток. Тело *Trichoplax adhaerens* состоит из клеток шести различных типов, а тело приматов — более чем из 200 типов клеток. В теле нематоды *Caenorhabditis elegans* можно обнаружить 15–20 типов клеток, у некоторых губок и взрослых микротурбеллярий рода *Macrostomum* — более 30, а у более продвинутых беспозвоночных — до 50 различных типов клеток.

Молекулярное строение внеклеточного матрикса

С точки зрения эволюционной биологии, одним из важнейших достижений последнего десятилетия явилось изучение молекулярного строения **внеклеточного матрикса (ECM**, от *англ.* extracellular matrix) Metazoa. Этот матрикс синтезируют клетки, он обеспечивает механическую связь и сигнальные взаимодействия клеток в составе многоклеточного организма. Наличие сложного матрикса можно рассматривать как аутапоморфный признак всех Metazoa (илл. 188).

В состав матрикса входят фибриллярные компоненты (преимущественно различные формы коллагена, эластины, хитин и в более редких случаях — производные целлюлозы) и так называемое основное вещество. Последнее состоит из протеогликанов (соединения белков с глюкозамингликанами) и гликопротеинов (белки с присоединёнными олигосахаридными цепочками, например фибронектин или ламинин). Особые молекулы (интегрины) пронизывают клеточную мембрану и обеспечивают механическую связь молекул внеклеточного матрикса с цитоскелетом (илл. 120).

http://Jurassic.ru/

Наличие **коллагена** в настоящее время также рассматривают как аутапоморфию Metazoa (илл. 120Д,Е, 121). У позвоночных известно около 15 различных типов коллагенов, а разнообразие этих белков у беспозвоночных, вероятно, ещё больше. Молекула коллагена образована тремя α-спиралями с высоким содержанием глицина, пролина и гидроксипролина. Такие молекулы могут объединяться в пучки, формируя супермолекулярные структуры — фибриллы (например, спонгин, фибриллярный коллаген I, II, III, V типов и другие коллагены позвоночных) или сети (например, коллаген IV — обычный компонент базальной пластинки настоящих эпителиев).

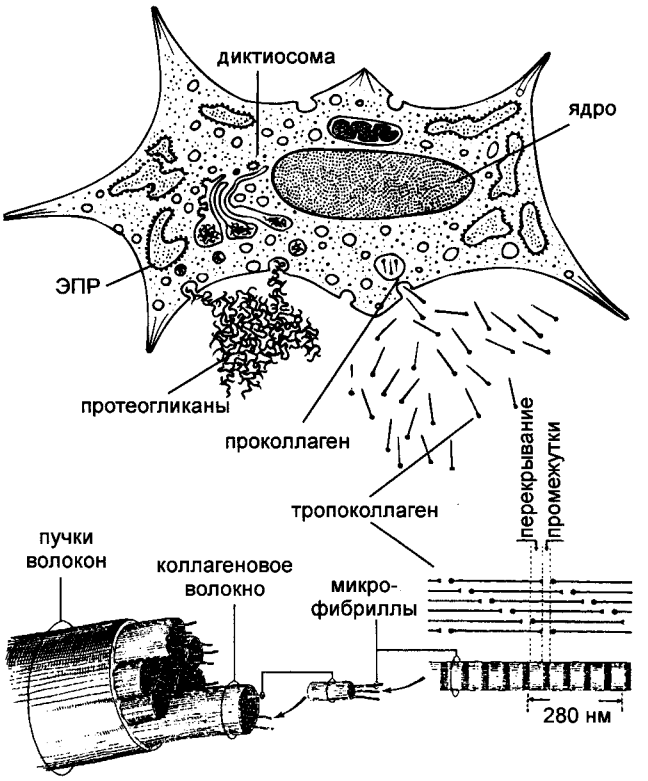
По функциям коллагены подразделяют на четыре группы: фибриллярные (например, коллаген I и II), связанные с фибриллами (коллаген III), сетчатые (например, коллаген IV в базальной пластинке, см. илл. 120Д) и короткие волокна различного назначения (например, «миниколлагены», обнаруженные в стенке стрекательных капсул Cnidaria).

Фибриллярные коллагены представляют собой важнейший элемент очень многих опорных структур. Их строение особенно хорошо известно у позвоночных животных (илл. 121). Предварительные молекулярно-биологические данные указывают на близкое сходство генов, кодирующих коллагены, у губок, иглокожих и позвоночных. Отсюда можно заключить, что эти макромолекулы имеют единое происхождение у всех Metazoa. По прочности на разрыв коллагеновые волокна превосходят даже сталь (у человека до 6 кг/м^2 при максимальном растяжении 5%).

Глюкозамингликаны (ГАГ) представляют собой цепочки дисахаридов, к которым могут присоединяться аминосахара или серосодержащие группы (например, -SO_3^{-2}) (илл. 120Б,Е). Многочисленные цепочки ГАГ, связанные с протеогликанами, придают им гидрофильность, благодаря чему протеогликаны могут образовывать насыщенные водой гели. Протеогликаны — важный компонент различных соединительных тканей, например хряща. ГАГ известны уже у губок, причём эти молекулы обнаруживают сходство с ГАГ позвоночных животных.

Протеогликаны — макромолекулы, состоящие из вытянутой белковой цепочки, к которой через особые трисахариды присоединяются многочисленные одинаковые или разные молекулы гликозамингликанов. Протеогликаны, встроенные в клеточную мембрану, являются составной частью гликокаликса. Свободные протеогликаны в составе ECM часто соединяются с молекулами гиалуроновой кислоты (илл. 120Е).

Гликопротеины — в основном глобулярные белки с ковалентно связанными олигосахаридами (илл. 120Б,Е). Гликопротеин фибронектин из внеклеточного матрикса Porifera, по-видимому, гомологичен фибронектину позвоночных животных. Есть косвенные указания на то, что у губок есть также интегрины. Однако ламинин, который входит в состав базальной ламины настоящих эпителиев (см. выше), пока у губок не обнаружен.



Илл. 121. Строение клетки соединительной ткани. Секреция коллагеновых волокон и основного вещества внеклеточного матрикса (протеогликаны, гликопротеины). Полярные молекулы проколлагена, образованные тремя белковыми спиралями, синтезируются в ЭПР и аппарате Гольджи и выводятся из клетки экзоцитозом. Во внеклеточном матриксе неспиральные конечные части молекул проколлагена удаляются пептидазами, в результате чего возникают нерастворимые молекулы тропоколлагена, которые объединяются в микрофибриллы (у человека толщиной 20–200 нм). Микрофибриллы могут далее объединяться в пучки, эти пучки — в коллагеновые волокна (у человека 1–20 мкм в диаметре), а волокна — в тяжи. Микрофибриллы при этом соединяются мукополисахаридами в аморфные слои. W. Maier, Тюбинген; по Junqueira и Carneiro (1984), с дополнениями.

Биологическое значение внеклеточного матрикса

При возникновении клеточных колоний — первых Metazoa — решающая роль принадлежала внеклеточному матриксу. ECM не только механически связывал отдельные клетки, но и обеспечивал обмен информацией и распределение энергии между ними.

В зависимости от расположения относительно клетки у Metazoa можно выделить три типа внеклеточного матрикса: (1) **кутикула**, формируемая на апикальной поверхности эпидермиса, (2) **базальный матрикс**, прилежащий к базальной стороне эпите-

http://Jurassic.ru/

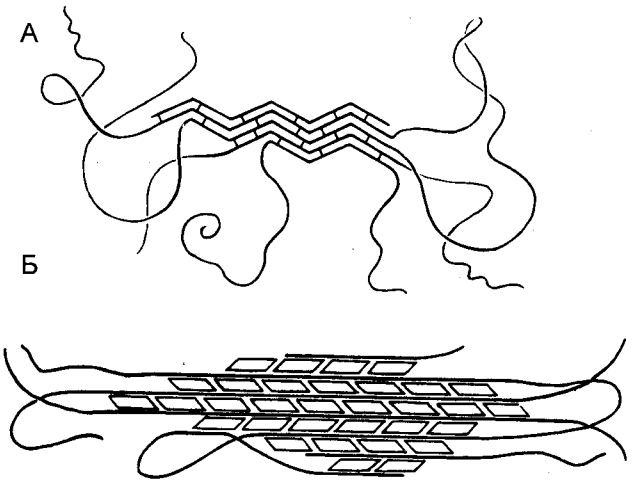
лиальных клеток и (3) **межклеточное вещество** «соединительных тканей». Базальный матрикс в большинстве случаев состоит из двух отчетливо различимых слоев (илл. 120Д). Непосредственно к эпителию прилегает **базальная ламина**, содержащая коллаген IV и гликопротеины ламинин и фибронектин, а под ней располагается **фиброретикулярная ламина (lamina fibroreticularis)**, в состав которой входят коллагеновые волокна. Последняя связывает базальную пластинку* с фибриллярной системой ECM соединительной ткани.

Биомеханические свойства ECM (опорная функция, обусловленная сочетанием внутри- и внеклеточных систем волокон и, соответственно, внутри- и внеклеточных полостей, заполненных жидкостью) определяются, в первую очередь, свойствами коллагенов и различных протеогликанов. Гибкие, но практически нерастяжимые **коллагеновые волокна,** могут играть роль различных скелетных элементов в зависимости от их расположения. Опорную функцию часто выполняет также **хитин** — полисахарид, построенный из аминосахаров. Большое биомеханическое значение имеют поперечные сшивки между отдельными молекулами в составе волокон. Макромолекулы могут служить основой для кристаллизации неорганических веществ ($CaCO_3$), выполняя роль шаблона при формировании известкового скелета (илл. 122). Слизь также можно рассматривать как особую форму временного внеклеточного матрикса. Во многих группах животных слизь используется для локомоции, прикрепления к субстрату, инцистирования, сохранения влаги и защиты от врагов или от бактериальных инфекций.

Внеклеточный матрикс не только выполняет скелетную функцию, но и является крайне важной **коммуникативной системой** многоклеточного организма. Физиологические процессы в клетках и их поведение могут координироваться через внеклеточный матрикс и различные трансмембранные белки (например, интегрины). Такие взаимодействия особенно важны в ходе эмбрионального развития.

Типы тканей

Клетки, образующие ткани взрослых представителей Metazoa, относятся к одному из двух основных типов, которые принципиально различаются по их отношению к внеклеточному матриксу. Тем не менее, клетки одного типа могут превращаться в



Илл. 122. Организация полимеров в составе ECM определяет разнообразие его механических свойств: от слизистого или студенистого материала до таких твёрдых образований, как хитин или костное вещество.
А — отдельные молекулы полимера могут объединяться в очень правильные, кристаллоподобные трёхмерные структуры. Важную роль при этом играют параллельная ориентация молекул и наличие поперечных сшивок между ними. Многие системы волокон (напр., коллаген, хитин, шелк) имеют такую кристаллическую структуру и отличаются крайне высокой прочностью. Б — полимеры могут выполнять роль матрицы или шаблона, по которому в состав ECM включаются твёрдые неорганические скелетные элементы. Из Wainwright (1988).

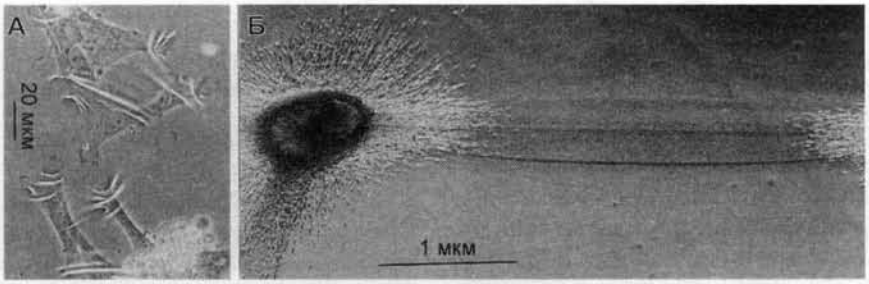
клетки другого типа (илл. 120, 124). Начальные этапы становления двух клеточных типов можно наблюдать уже у Porifera и Placozoa:

1. Расположенные в один слой **эпителиальные клетки**, которые в апикальной области формируют гликокаликс и/или кутикулу, а в базальной области — так называемый базальный матрикс. Последняя состоит из базальной ламины (lamina lucida + lamina densa), непосредственно прилежащей к эпителию, и расположенного под ней волокнистого слоя (lamina fibroreticularis). Между соседними клетками вблизи апикальной поверхности формируются опоясывающие (или ленточные) десмосомы (илл. 125–127). Они обеспечивают механическую связь клеток и контролируют обмен веществ («paracellular pathway»). Клетки в составе эпителия имеют одинаковую полярность, которая выражается в расположении органелл и в несколько различной молекулярной структуре апикальных и базолатеральных участков клеточной мембраны. Полярность клеток определяет характер синтезируемого внеклеточного матрикса, а также направление транспорта веществ клеткой («intracellular transport», например, по системе пузырьков).

2. Отдельные **клетки соединительной ткани**, погружённые в **межклеточный матрикс**, не имеющие единой полярности и связанные друг с другом только точечными контактами. Последние могут

* В русскоязычной литературе термином «базальная пластинка» иногда обозначают только ближайший к эпителию слой, т.е. базальную ламину. Старое название «базальная мембрана» неудачно, так как может вызвать путаницу с плазматической мембраной клетки (*прим. перев.*).

http://Jurassic.ru/



Илл. 123. Клетки соединительной ткани в культуре на тонких плёнках коллагена или силикона.
А — локальное прикрепление «ползущей» клетки к субстрату и её сокращение вызывают образование складок на силиконовой плёнке; Б — при культивировании клеток на геле с фибриллами коллагена (аналог ECM) группы клеток вызывают напряжение субстрата, вследствие чего некоторые фибриллы занимают радиальное положение вокруг групп клеток, а другие выстраиваются параллельно между ними. Возникающие складки, наряду с морфогенетическими градиентами в ECM, играют роль в развитии соединительной ткани: отдельные клетки используют натянутые волокна как «направляющие» при локомоции. В эксперименте продольная ось формирующейся трубчатой кости совпадает с направлением напряжения волокон ECM. Микрофотографии сделаны методом фазового контраста. A.K. Harris, Чапел-Хилл.

выполнять механическую (точечные десмосомы, см. илл. 128) или коммуникативную функцию (щелевые контакты, «gap junctions», см. илл. 191). У позвоночных эти клетки производят коллагеновые волокна (например, коллаген I), гликопротеины (например, фибронектин) и другие молекулы межклеточного матрикса.

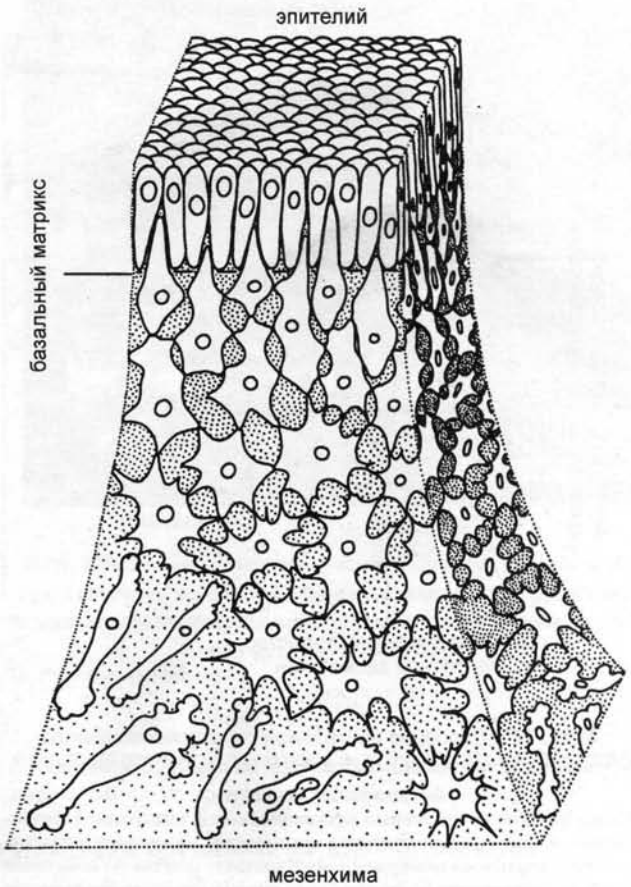
На принципиальное различие эпителиальных и соединительных тканей, соответствующих этим двум типам клеток, обратили внимание еще в 1882 году Оскар и Рихард Хертвиги (Oskar Hertwig, Richard Hertwig). Затем, однако, работы этих исследователей были практически забыты, а впоследствии два основных варианта строения животных тканей были открыты заново при электронно-микроскопическом изучении эмбрионов и взрослых форм.

Когда речь идёт о взрослом организме, два типа тканей обозначают как **эпителиальная** и **соединительная ткани**; у эмбриона соединительную ткань принято называть **мезенхима**. Все разнообразие животных тканей возникает в эволюции на основе этих двух типов. В соответствии с функциями клеток, ткани обычно подразделяют на эпителиальные, собственно соединительные, мышечные, нервные и железистые. Одна из основных проблем, связанных с эволюцией Eumetazoa (Histozoa, или «тканевых животных»), состоит как раз в объяснении происхождения мышечных и нервных клеток (см. ниже).

Клеточные контакты у многоклеточных животных

Механическая связь и коммуникация между клетками в составе колонии обеспечивают их согласованное поведение, что является главным условием для функционирования и развития колонии как целого. Наряду с механическим влиянием клеток на внеклеточный матрикс (см. илл. 120Д,Е; 123) необходимо рассмотреть следующие структуры: (1) клеточные контакты и (2) цитоплазматические мостики в плазмодиальных или синцитиальных тканях Metazoa.

1. **Клеточные контакты** могут быть точечными или ленточными (опоясывающими); последние располагаются в апикальной зоне клеточной мембраны. Ленточные контакты имеются только между эпителиальными клетками, а точечные могут возникать как в эпителиальных, так и в соединительных тканях или в эмбриональной мезенхиме.



Илл. 124. Схематическое изображение двух основных типов эмбриональных тканей (см. также илл. 120). По Lehman (1977), с изменениями.

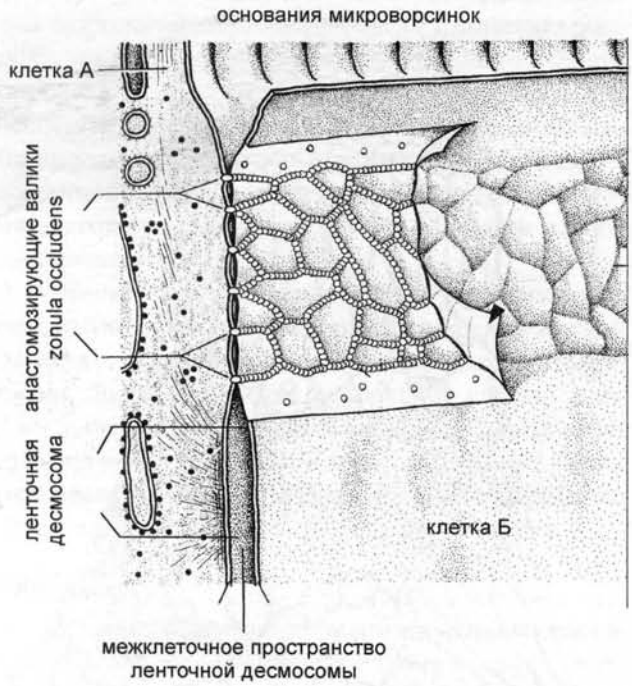
http://jurassic.ru/

Апикальный комплекс клеточных контактов служит для: (а) контроля транспорта веществ между клетками, (б) механического укрепления эпителиального пласта и (в) для разграничения апикальной и базолатеральной зон клеточной мембраны.

Апикальные комплексы были впервые детально изучены у позвоночных; эти комплексы состоят из апикальной **zonula occludens** и расположенной более базально **ленточной десмосомы** (так наз. **zonula adhaerens**, илл. 125). Последняя связана с микрофиламентами, которые отличаются от микрофиламентов типичных точечных десмосом. Почти у всех других представителей Eumetazoa апикальный комплекс включает в себя **наружную zonula adhaerens** и расположенную под ней **септальную десмосому** (илл. 127).

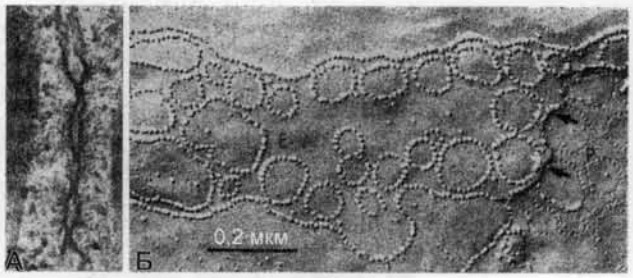
Наружная zonula adhaerens отсутствует у многих Cnidaria. Еще одно исключение составляют Ctenophora, у которых ленточные контакты между эпителиальными клетками устроены не так, как у других беспозвоночных (илл. 126).

Точечные клеточные контакты представлены механическими (**точечные десмосомы**) и коммуникационными (**gap junctions**, или простые синапсы; см. илл. 191Б). Точечные контакты между клетками и внеклеточным матриксом называются **гемидесмосомами** (илл. 129). Сходные структуры могут служить также для прикрепления кутикулы на апикальной поверхности эпителиальных клеток. Они связаны, с одной стороны, с внутриклеточными микрофиламентами, а с другой стороны — с системой фибрилл внеклеточного матрикса. Таким образом, гемидесмосомы могут передавать механическое усилие от клеток (например, миоцитов) к внеклеточному матриксу.



Илл. 125. Строение апикальной опоясывающей зоны контакта эпителиальных клеток на примере эпителия позвоночных животных.

Схема выполнена по данным просвечивающей электронной микроскопии и метода замораживания-скалывания. На рисунке продольный срез клеточной мембраны в зоне контакта (клетка А) объединён с видом сбоку (клетка Б). Ближе к поверхности эпителия лежит zonula occludens (регуляция транспорта веществ между эпителиальными клетками), а глубже — zonula adhaerens (механическая связь эпителиальных клеток). Из Krstic (1976).



Илл. 126. Апикальные ленточные контакты в эпидермисе Ctenophora.

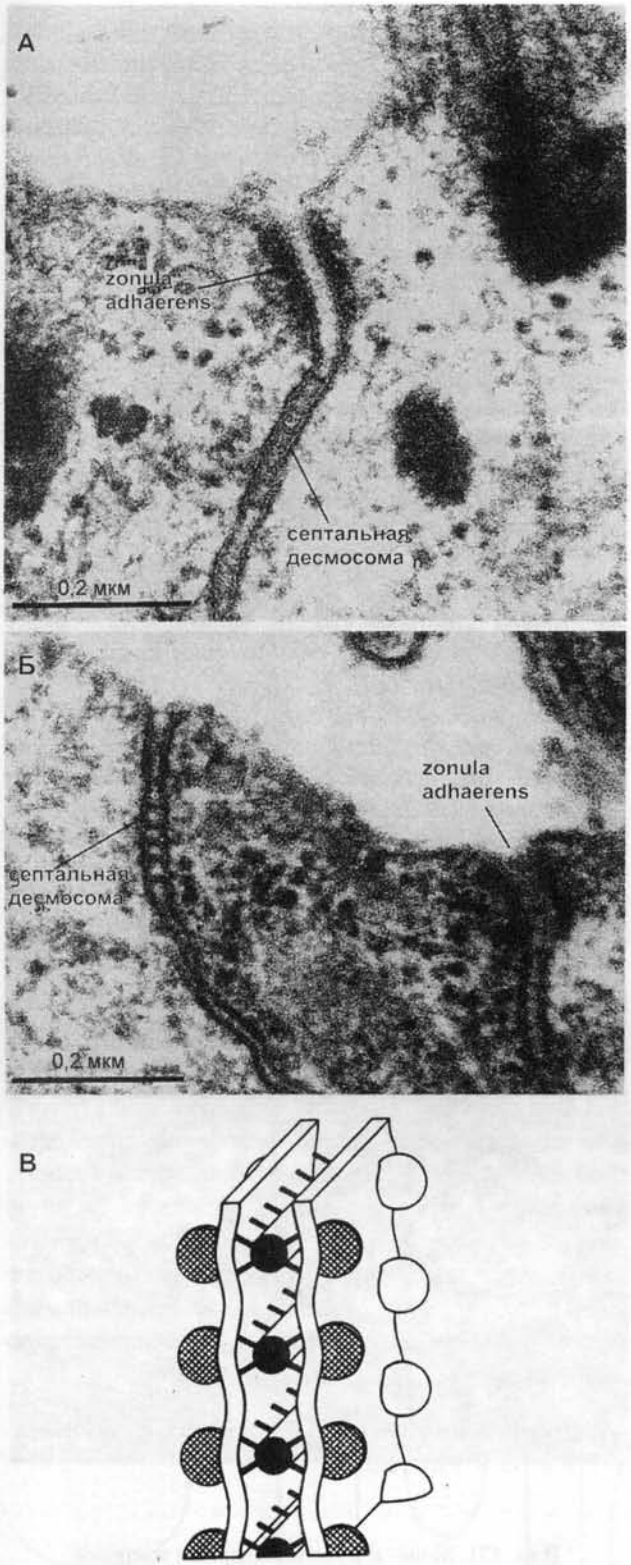
А — поперечный срез (ТЭМ). Б — препарат, полученный методом замораживания-скалывания. Клеточные контакты этих примитивных животных напоминают zonulae occludentes позвоночных; напротив, у Cnidaria эти контакты в большинстве случаев представлены только септированными десмосомами. Из Hernandez-Nicaise (1991).

2. **Цитоплазматические мостики в синцитиальных тканях**. Если клетки многоклеточного организма связаны цитоплазматическими мостиками (например, у кремнезёмных губок), то по этим мостикам может распространяться возбуждение. В синцитиальной жгутиковой ткани Hexactinellida возбуждение, блокирующее работу хоаноцитов, распространяется со скоростью 2,6 мм/сек (т.е., губка способна остановить процесс фильтрации в течение нескольких секунд).

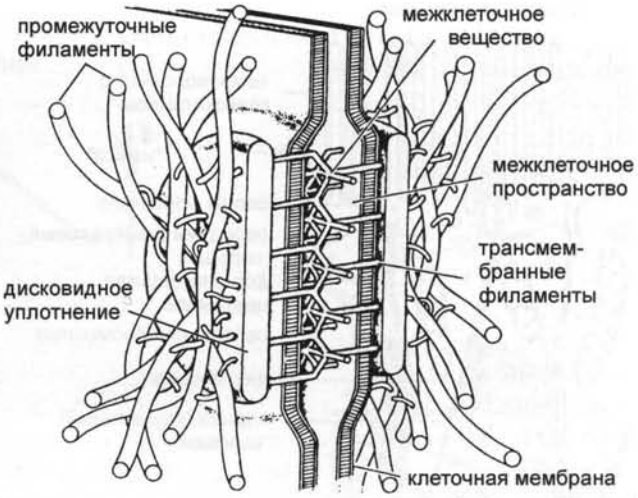
Клеточные контакты и базальная пластинка у Parazoa и Placozoa

Клеточные контакты у губок лишь отчасти сопоставимы с таковыми Eumetazoa. У взрослых особей несинцитиальных Porifera (Cellularia) клетки пинакодермы (эпителизованного покровного слоя) часто связаны так наз. «parallel-membrane junctions». У личинок Cellularia между моноцилиарными (одноресничными) клетками имеются апикальные ленточные контакты, напоминающие zonulae adhaerentes. Типичная базальная пластинка в обоих случаях отсутствует. У Placozoa вообще не обнаружено ника-

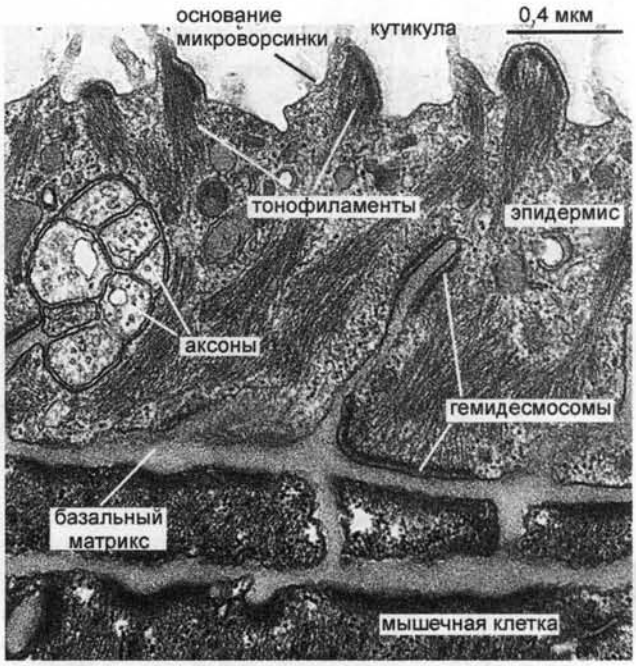
http://jurassic.ru/



Илл. 127. Электронные микрофотографии и реконструкция апикальной области клеточных контактов у беспозвоночных.
Апикальное положение почти всегда (кроме «Coelenterata») занимает ленточная десмосома (zonula adhaerens, или зона прилежания), а базальнее обычно лежит так называемая септальная десмосома.
А — апикальная область контакта двух эпидермальных клеток с хорошо выраженной zonula adhaerens. Б — апикальная область контакта эпидермальных клеток с неясной zonula adhaerens, но отчётливой септальной десмосомой. В — реконструкция септальной десмосомы Cnidaria. А и Б — G. Purschke, Оснабрюк; В — по Holley (1985).



Илл. 128. Реконструкция точечной десмосомы в эпидермисе позвоночного.
Промежуточные микрофиламенты толщиной 10 нм прочно связаны с трансмембранными (межклеточными) микрофиламентами толщиной 1 нм. Из Junqueira, Carneiro (1984).



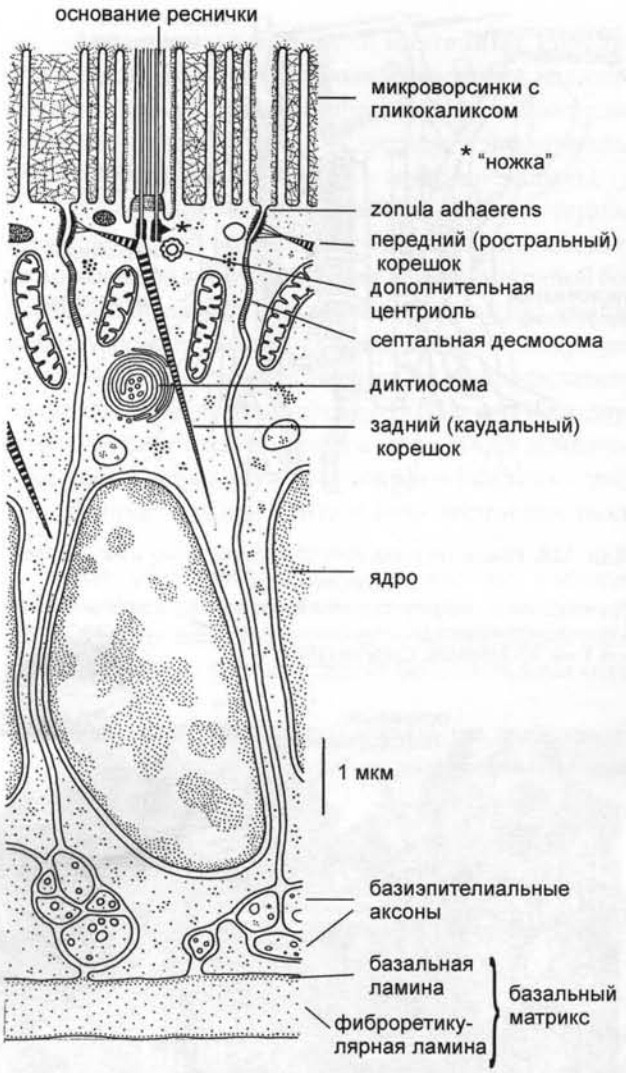
Илл. 129. Гемидесмосомы — асимметричные специализации клеточной мембраны, служащие для связи цитоскелета и внеклеточного матрикса (на примере эпидермиса мускульного «языка» полихеты).
G. Purschke, Оснабрюк.

кого внеклеточного матрикса, хотя zonulae adhaerentes имеются.

Исходная организация клетки Metazoa

В организме многоклеточного животного соматические клетки принципиально отличны от мужских и женских гамет (половых клеток), а также от стволо-

http://jurassic.ru/

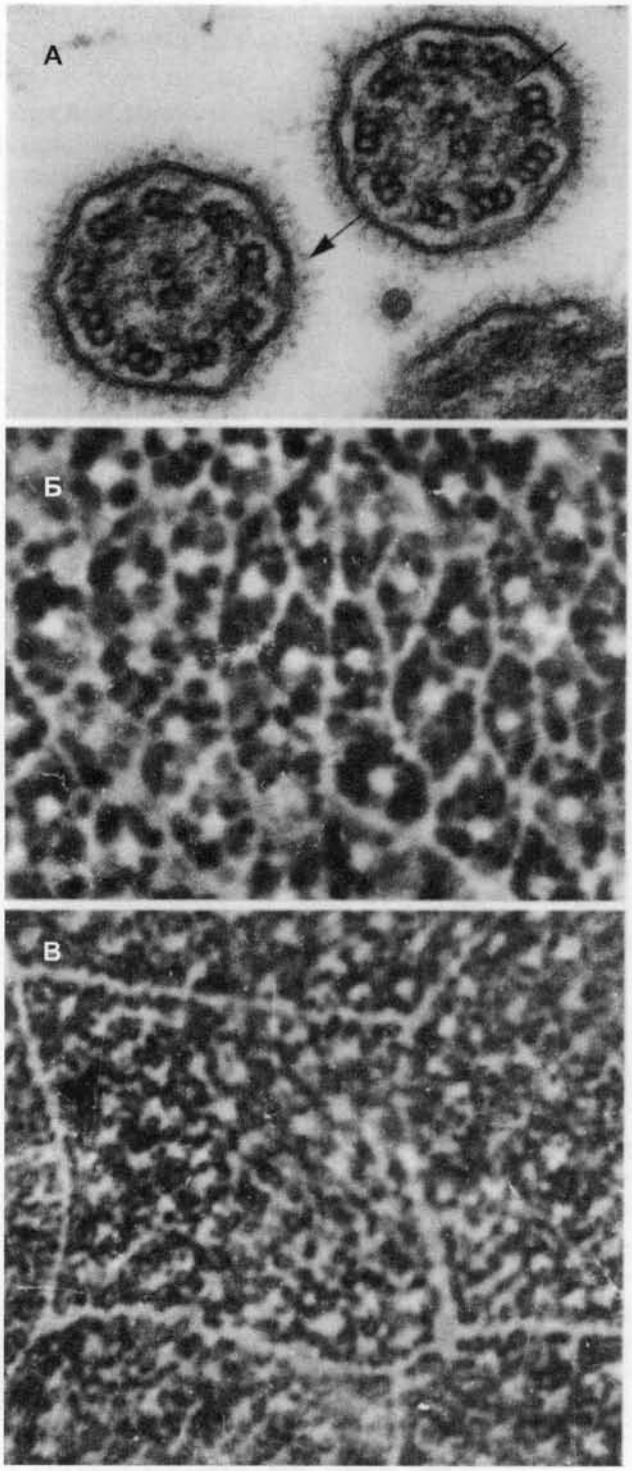


Илл. 130. Схема строения моноцилиарной клетки Metazoa на примере эпидермальной клетки полихеты *Owenia fusiformis*.
Продольный срез. По Gardiner (1978).

вых клеток, которые могут использоваться для обновления тканей или для вегетативного размножения.

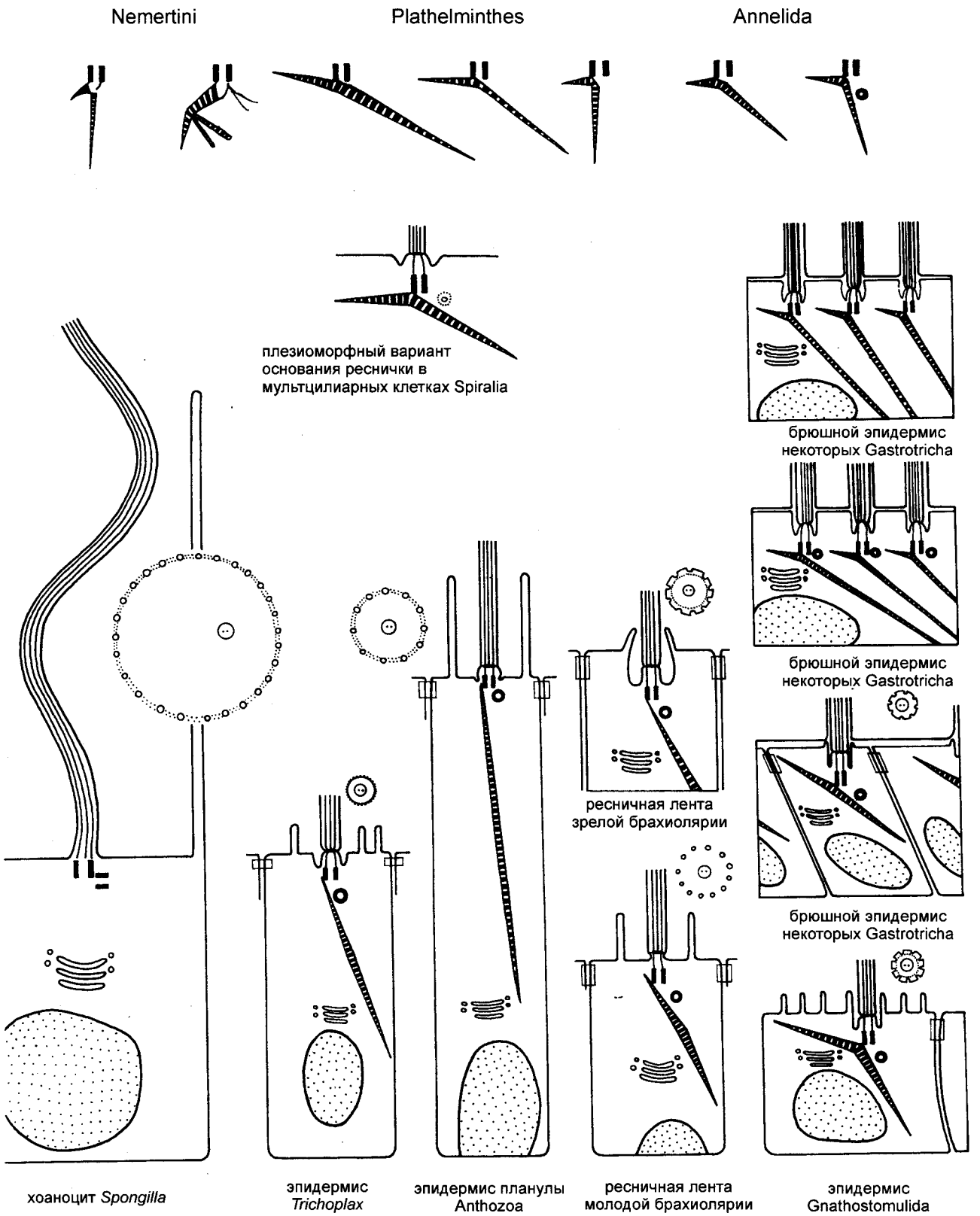
Одним из наиболее примитивных типов **соматических клеток** Metazoa, вероятно, являются моноцилиарные (одноресничные) клетки (илл. 130, 131). Единственная ресничка обычно располагается в углублении клеточной поверхности и окружена микровиллями (микроворсинками), число которых составляет 30–40 (хоаноциты губок) или около 8 (например, у Gnathostomulida). Рядом с базальным тельцем находится акцессорная (дополнительная) центриоль с характерным положением и ориентацией.

У Eumetazoa и *Trichoplax* (Placozoa, илл. 132) центриоль лежит в плоскости, в которой совершается гребок реснички, и в большинстве случаев ориентирована строго перпендикулярно к этой плоскости. Исчерченный ресничный корешок отходит от переднего края базального тельца и чаще всего разделён на две части: передний корешок тя-



Илл. 131. Моно- и мультицилиарный эпителий.
А — поперечный срез ресничек мультицилиарной эпидермальной клетки полихеты (ТЭМ). Направление гребка реснички указано стрелкой. Б — моноцилиарный эпидермис гнатостомулиды *Haplognathia* sp. В — мультицилиарный эпидермис турбеллярии *Retronectes* sp. Моноцилиарный эпителий имеет меньшую плотность ресничек (обычно < 1 на мкм², реже — у личинок *Branchiostoma* — 4 на мкм²), чем многоресничный эпителий (до 6 на 1 мкм²). А — W. Westheide, Оснабрюк; Б и В — W. Sterrer, Бермудские острова.

http://jurassic.ru/



Илл. 132. Распространение моноцилиарных клеток в различных таксонах животных, возникновение мультицилиарных клеток на примере Gastrotricha и варианты строения исчерченных ресничных корешков в разных группах.
Моноцилиарные клетки Porifera отличаются особым строением корешка или его отсутствием, а также расположением дополнительной центриоли (отличается от других групп на 90°). Количество микроворсинок, окружающих ресничку, закономерно уменьшается от Porifera к Cnidaria и далее к Bilateria. В таблице отражено также исходное положение аппарата Гольджи над ядром. R. Rieger, Инсбрук.

https://jurassic.ru/

нется приблизительно горизонтально под клеточной мембраной, а задний направлен в глубь клетки. В примитивном варианте корешок, вероятно, достигал ядра клетки. Между ядром и основанием реснички лежит аппарат Гольджи. Базальное тело имеет вырост — «ножку» (basal foot, см. илл. 130) на стороне, соответствующей направлению гребка. Взаимную ориентацию ресничек в большинстве случаев можно установить по поперечным срезам (илл. 131А). Строение сенсорных клеток (так наз. воротничковых рецепторов, илл. 196А) и терминальных клеток протонефридиев (илл. 280) может отклоняться от общей схемы; в частности, может исчезать ресничный корешок или дополнительная центриоль.

У личинок несинцитиальных губок (Cellularia) венчик микровиллей вокруг реснички отсутствует; напротив, у хоаноцитов взрослых губок микровилли очень длинные. Дополнительная центриоль у губок, если она есть, «повёрнута» на 90° по сравнению с Eumetazoa и *Trichoplax* (илл. 132). Исчерченный корешок может отсутствовать, а иногда вместо него имеется система микротрубочек.

Мультицилиарный (многоресничный) эпителий возникал на основе моноцилианого неоднократно в пределах Metazoa (илл. 131, 132). Следует заметить, что между этими двумя состояниями нет плавного перехода: в большинстве случаев имеется либо одна ресничка на клетку, либо десять или больше, а, например, клетки с двумя ресничками встречаются крайне редко. Исключение составляют только сенсорные клетки, в которых число ресничек может варьировать от одной до нескольких. Мультицилиарные эпителиальные клетки почти всегда утрачивают дополнительные центриоли (исключения из этого правила есть среди Cnidaria, Gastrotricha и личинок кольчатых червей).

Только моноцилинарые клетки имеются у Placozoa, Porifera (хотя недавно у личинки Hexactinellida были найдены мультицилиарные клетки), Gnathostomulida, а также, по-видимому, у всех Phoronida, Brachiopoda, Pterobranchia, Echinodermata и Acrania. Эпителии Cnidaria также преимущественно моноцилиарные. Среди Gastrotricha и полихет группы Oweniida известны формы с моно- и мультицилиарным эпителием. Одновременное присутствие моно- и мультицилиарных клеток у одного вида отмечается редко, например у *Renilla* (Anthozoa) и у торнарий (личинок Enteropneusta).

На эмбриологическом материале показано, что одноресничная клетка является исходной стадией развития клеток соединительной ткани, миоцитов и нейронов Eumetazoa.

Metazoa — **диплоидные** организмы, мейоз у которых происходит при образовании гамет. Характерно, что из мужского гоноцита при мейозе образуются четыре сперматозоида, а из женского — только одна яйцеклетка и три полярных тельца. У Porifera женские **гаметы** образуются из хоаноцитов или археоцитов, а мужские, по-видимому, только из хоаноцитов. Половые клетки Eumetazoa исходно возникают в энтодерме или в производной от неё энтомезодерме; только у некоторых Hydrozoa гаметы, возможно, имеют эктодермальное происхождение. Для других представителей Hydrozoa было показано, что яйцеклетки у них формируются в гастродермисе и лишь затем перемещаются в эпидермис.

У губок в примитивном случае гоноциты свободно лежат в мезохиле или в эпителиальной ткани и не связаны с какими-либо вспомогательными клетками. Однако уже в пределах Porifera и примитивных Bilateria (например, Plathelminthes) многие формы имеют специализированные соматические клетки (или модифицированные половые клетки), которые обеспечивают питание гоноцитов и/или отграничивают их от соматических тканей. У более высокоорганизованных форм такие клетки могут участвовать в определении осей тела эмбриона (например, в развитии насекомых — см. ниже).

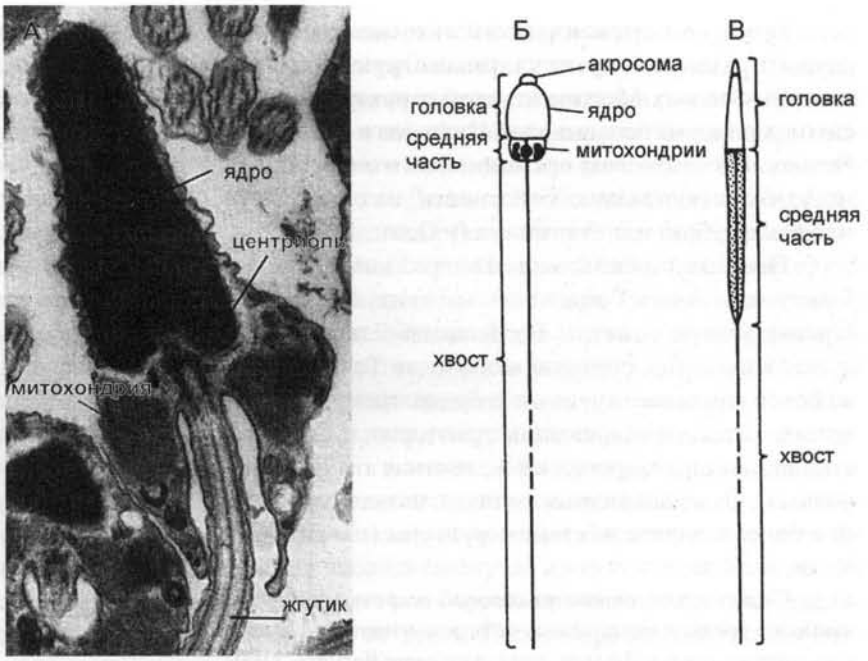
Строение мужских гамет (**спермиев,** или сперматозоидов) всех Metazoa можно вывести из одного исходного типа (илл. 133). Примитивный спермий имеет округлую головку, в которой находятся ядро и расположенная перед ним акросома. Позади головки имеется небольшая средняя часть с митохондрией, а между ядром и митохондрией лежит базальное тело жгутика, который формирует хвост спермия. В примитивном состоянии имеется и дополнительная центриоль, что соответствует исходному типу строения моноцилиарной клетки.

На этой основе могут возникать очень разнообразные модификации, которые особенно характерны для групп, имеющих внутреннее оплодотворение (илл. 133В). По морфологическому разнообразию спермии Metazoa превосходят все прочие типы клеток. Группы спермиев часто бывают упакованы в разного рода внеклеточные оболочки — сперматофоры.

Женские гаметы (**яйцеклетки**) Metazoa различаются по запасам желтка и характеру его распределения внутри клетки, а также по полярности. Широко распространён вариант, при котором желток откладывается в цитоплазме самого ооцита; такие яйца называются **эндолецитальными**. В других случаях ооцит содержит немного желтка или вообще лишён его, а основной запас желтка накапливается в особых желточных клетках — вителлоцитах (**экзолецитальные** яйца, например, у Plathelminthes). Формирование желтка может происходить только в самом ооците (аутосинтетически) или же — частично или полностью — вне его (гетеросинтетически).

Размеры эндолецитальных яиц варьируют от 50 мкм (у некоторых Porifera, Cnidaria, Tentaculata и отдельных представителей Spiralia и Nemathelminthes)

http://Jurassic.ru/



Илл. 133. Основные типы строения сперматозоидов Metazoa.
А — микрофотография (ТЭМ) сперматозоида *Alcyonium palmatum* (Octocorallia). Б — примитивный сперматозоид Metazoa, имеющий округлую головку, среднюю часть с митохондриями и свободный жгутик в виде хвоста. В — часто встречающийся модифицированный вариант сперматозоида, у которого головка и средняя часть вытянуты. А — H. Schmidt, D. Zissler, Фрейбург; Б и В — из Wirth (1981).

до 10 см (некоторые хрящевые рыбы, *Latimeria*) и даже нескольких десятков сантиметров (птицы). В случаях, когда яйцеклетка вместе с несколькими желточными клетками входит в состав сложного яйца (например, у плоских червей), размеры собственно яйцеклетки существенно меньше (10–20 мкм). Количество желтка связано с характером питания выходящих из яиц личинок или ювенильных стадий: при богатых желтком яйцах наблюдается лецитотрофное питание, а при бедных желтком — планктотрофное.

Скелетные образования

Объясняя разнообразие многоклеточных животных как результат мутаций, создающих новые варианты, и последующего отбора вариантов, соответствующих условиям среды и возможных с точки зрения механики развития, необходимо учитывать **биомеханические** закономерности. Кроме того, функциональный анализ различных признаков позволяет более надёжно различить апоморфные и плезиоморфные состояния. Биомеханический анализ основан на рассмотрении сил, действующих на организмы в воде, на суше и в воздухе.

Биомеханические построения вносят существенный вклад в филогенетический и функциональный анализ не только на организменном, но и на тканевом и клеточном уровне. При этом силы, действующие между отдельными клетками (илл. 123), следует отличать от сил, действующих на ткани и органы.

Среди скелетных образований различают жёсткие элементы неорганической или органической природы, которые могут находиться на поверхности тела или внутри него (**твёрдый скелет**), и мягкие элементы, выполняющие опорную функцию (**эластичный скелет**). Хотя последние более примитивны в эволюционном отношении, они сохраняют свою роль практически у всех современных Metazoa. Важное преимущество эластичного скелета состоит в том, что при локомоции или изменении формы тела часть мышечной энергии может запасаться при упругой деформации волокон, а затем высвобождаться при возвращении в исходное положение.

В организме «мягкотелых» животных присутствуют следующие опорные элементы: (1) волокна эластичной кутикулы (коллаген, хитин или туницин); (2) волокна внеклеточного матрикса соединительной ткани (коллаген, эластин); (3) внутриклеточная система микрофиламентов, обозначаемая как цитоскелет (актин, промежуточные микрофиламенты, «cell web») и связанная с внеклеточным матриксом и кутикулой через трансмембранные белки; (4) мышечные клетки, объединяющие двигательную и опорную функции (хорошим примером служат клетки хорды Acrania); (5) заполненные жидкостью полости, которые могут быть внутриклеточными (особенно часто в клетках паренхимы или гастродермиса — см. илл. 299А,В) или внеклеточными (например, полости между стенкой тела и кишкой, в частности первичная и вторичная полости тела, см. илл. 299Б).

Сокращение мускулатуры приводит к локальному изменению давления в полости, заполненной жидкостью, вследствие чего форма полости меняется в пределах, ограниченных внутри- и внеклеточными системами фибрилл. Такие системы называют **гидростатическими скелетами**.

http://jurassic.ru/

Примером **органического экзоскелета** могут служить различные **кутикулярные структуры**. Среди примитивных Metazoa к таким структурам относится перидерма большинства Hydrozoa и некоторых Octocorallia. Элементы **органического эндоскелета** могут быть построены, в частности, из спонгина (в мезохиле губок) или горгонина (у Octocorallia).

Неорганический, или **минеральный, скелет** может состоять из отдельных мелких **склеритов** (кремнезёмные спикулы Porifera, известковые спикулы Octocorallia, спикулы в оболочке Tunicata) или из более или менее крупных твёрдых элементов (например, известковые скелеты некоторых губок, пластинки панциря морских ежей, костная ткань позвоночных). Отдельные спикулы также могут соединяться в более крупные жёсткие структуры (например, у Hexactinellida).

Скелеты, состоящие из спикул, встречаются среди наиболее древних ископаемых остатков животных, имеющих возраст около 550 млн. лет (например, Porifera, †Halkieriida, илл. 487В).

Особое положение занимает *Trichoplax adhaerens*, у которого пока не обнаружено волокон, характерных для типичного внеклеточного матрикса. У бескишечных турбеллярий внеклеточный матрикс также отсутствует, за исключением материала стенки статоциста. Усилие мышц у этих животных передаётся либо через десмосомы и систему внутриклеточных промежуточных филаментов, либо через ресничные корешки.

Размножение и развитие

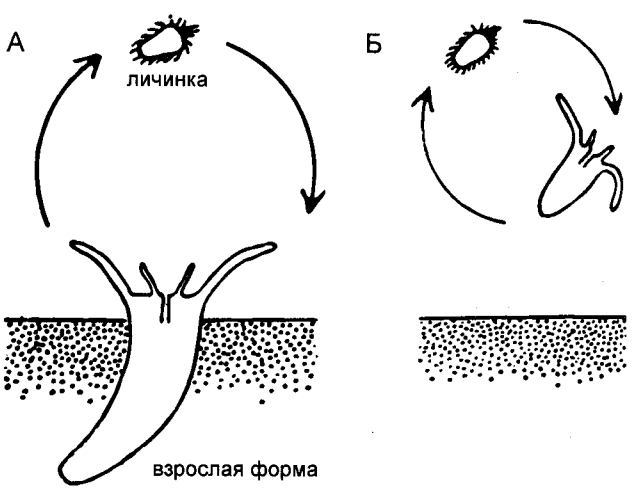
Metazoa — диплоидные организмы. Это означает, что мейоз у них происходит только в клетках зародышевого пути, непосредственно перед образованием мужских и женских гамет. В жизненном цикле Metazoa бесполое размножение (почкование, деление, образование бесполых бродяжек, архитомия, паратомия) может чередоваться с половым. Способность к бесполому размножению более характерна для примитивных представителей Metazoa. Чередование одного или нескольких поколений, размножающихся бесполым путем, с половым поколением называется **метагенезом** (например, у Cnidaria).

Развитие потомства из неоплодотворённых яйцеклеток — **партеногенез** — широко распространено в животном мире, в том числе и среди позвоночных (костистые рыбы, рептилии). Известны различные механизмы модификации мейоза при партеногенезе, вплоть до полной его утраты; последний вариант обозначается как апомиксис. Смена двуполого и партеногенетического поколений называется **гетерогонией** (например, у «Rotatoria», Anomopoda, Aphidina).

Колониальная организация и бесполое размножение свойственны прежде всего примитивным формам. Напротив, для более высокоорганизованных Metazoa характерно половое размножение, приводящее к генетической индивидуальности особей в популяции. Партеногенез обеспечивает быстрое увеличение численности популяции в благоприятных условиях. Как и в случае бесполого размножения путём деления или почкования, при партеногенезе образуются особи с идентичным или очень сходным генотипом.

В жизненном цикле многих животных встречается особая ювенильная форма (**личинка**), которая морфологически и биологически отличается от взрослой особи. Превращение личинки во взрослую форму может сопровождаться кардинальной перестройкой (**метаморфозом**). Этот вариант обозначается как **непрямое развитие** и противопоставляется **прямому развитию**, при котором последовательные ювенильные формы постепенно приобретают признаки взрослой особи. Почти 70% морских беспозвоночных имеют жизненный цикл, в котором микроскопическая планктонная личинка даёт начало макроскопической, часто бентосной взрослой форме (двухфазный пелаго-бентосный цикл, см. илл. 134). Прямое развитие обычно считают примитивным состоянием для Metazoa, хотя некоторые авторы придерживаются другого мнения.

У некоторых животных постэмбриональное развитие сопровождается **линькой**, т.е., периодическим сбрасыванием кутикулы. Это особенно характерно для членистоногих (например, науплиус или зоэа ракообразных, личинки насекомых). Последовательные стадии развития в этом случае часто обозначаются как личинки разного возраста. Число сегментов тела у последовательных личиночных стадий



Илл. 134. Схема двухфазного жизненного цикла.
А — пелаго-бентосный. Б — пелагический. По Jägersten (1972).

http://Jurassic.ru/

может постепенно увеличиваться (**анаморфоз**, например, у Lithobiomorpha). У других форм выходящая из яйца личинка уже имеет такое же число сегментов, что и взрослое животное (**эпиморфоз**, например, у Scolopendromorpha).

С точки зрения эволюционной биологии, большой интерес представляет возникновение новых видов путем **прогенеза**, то есть перехода личинок или ювенильных стадий к половому размножению. Это явление, по-видимому, особенно характерно для эволюции мелких форм, в частности представителей интерстициальной фауны. Прогенез представляет собой частный случай **гетерохронии**, под которой понимают как ускорение, так и задержку развития одних органов по сравнению с другими. Гетерохрония очень часто наблюдается в развитии Metazoa и имеет большое значение для их эволюции. Сохранение личиночных или ювенильных признаков у более поздних стадий, вплоть до половозрелых особей, обозначается как **неотения**.

Принято считать, что примитивные Metazoa были **раздельнополыми** животными с наружным оплодотворением. Эти признаки обычно сочетаются с производством большого числа гамет и наличием разного рода механизмов синхронизации вымета гамет особями обоих полов (см. Annelida). Однако уже у Porifera, за немногими исключениями, вымет яйцеклеток происходит только после внутреннего оплодотворения.

Напротив, **гермафродитизм** обычно рассматривают как вторичное явление, связанное с малыми размерами тела, сидячим образом жизни и низкой численностью. Различают **одновременный** и **последовательный гермафродитизм**. В первом случае в теле животного одновременно функционируют мужские и женские половые органы (например, у Plathelminthes, многих Gastropoda, Hirudinea, Tunicata); во втором случае происходит **смена пола**, т.е. в каждый момент времени в теле животного имеются гоноциты и половые органы только одного пола (например, у некоторых брюхоногих моллюсков, полихеты *Ophryotrocha puerilis*, многих рыб). У большинства гермафродитов вначале развиваются мужские половые клетки, а затем женские (**протерандрия**). Реже, например у некоторых оболочников, наблюдается обратная последовательность (**протерогиния**).

Оплодотворение у Eumetazoa чаще всего происходит перед первым делением созревания ооцита. Полярные тельца часто маркируют положение анимального полюса зиготы. Оплодотворение обычно сопровождается радикальным перераспределением ооплазмы. Этот процесс крайне важен для дальнейшего развития, так как распределение морфогенетических «факторов детерминации» в цитоплазме зиготы определяет попадание их в тот или иной бластомер при дроблении.

Оплодотворённая яйцеклетка (**зигота**) Metazoa проявляет отчётливую анимально-вегетативную полярность, что выражается в распределении различных органелл. Деления дробления начинаются обычно в области анимального полюса и распространяются на более богатый желтком вегетативный полюс.

Первые три **деления дробления** обычно следуют единой схеме: первых два деления (приводящие, соответственно, к стадии 2 и 4 бластомеров) проходят меридионально от анимального к вегетативному полюсу, а третье — экваториально, перпендикулярно к оси яйца. Отклонения от этой схемы известны в разных группах животных.

Дробление может быть **полным** или **неполным**; в последнем случае из-за большого количества желтка в зиготе бластомеры не полностью отделяются друг от друга. Полное дробление, в свою очередь, может быть **равномерным** (на бластомеры равного размера) или **неравномерным** (на макро- и микромеры). Вариантами неполного дробления являются дискоидальное (например, Cephalopoda, Sauropsida, некоторые Teleostei) и поверхностное дробление (Arthropoda).

В начале дробления митозы протекают одновременно во всех бластомерах (синхронная фаза), а затем синхронность нарушается (асинхронная фаза). Число синхронных делений неодинаково в разных таксонах животных.

Яйцеклетка в ходе дробления обычно не растёт, и, соответственно, размеры отдельных бластомеров уменьшаются. Завершение дробления означает переход к **стадии бластулы**. При наличии **бластоцеля** (первичной полости тела) последнюю называют целобластула, а при его отсутствии — стеробластула. Особые случаи — это амфибластулы известковых губок, несущие реснички только на анимальном полюсе, дискобластулы и перибластулы, возникающие соответственно в результате дискоидального и поверхностного дробления, а также бластоцисты Eutheria.

В зависимости от положения веретён деления бластомеров различают **радиальное дробление** (веретёна деления расположены параллельно и перпендикулярно к оси яйца) и **спиральное дробление** (веретёна наклонены попеременно влево или вправо к оси яйца). По симметрии развивающегося эмбриона можно различить двулучевое (Ctenophora) и билатеральное (примитивные Chordata) дробление. Особые формы дробления встречаются у Nemathelminthes. Во многих группах (например, Mollusca, Arthropoda и др.) наблюдаются отклонения от исходных вариан-

http://jurassic.ru/

тов дробления, часто связанные с повышенным содержанием желтка в яйце.

В зависимости от того, на каком этапе развития можно установить соответствие между отдельными бластомерами и клетками дефинитивных органов, многие авторы различают два варианта развития — детерминированное (мозаичное) и регуляторное. Первый вариант чаще наблюдают у форм с двулучевым, спиральным или билатеральным дроблением. Для зародышей со спиральным (Plathelminthes, Mollusca, Annelida, илл. 288), билатеральным (Tunicata) или модифицированным билатеральным дроблением (Nematoda) удалось проследить «родословную» потомков каждого отдельного бластомера. Регуляторный тип развития обычно встречается у форм с радиальным дроблением — Cnidaria, Tentaculata и Echinodermata.

Необходимо заметить, однако, что ранняя «детерминированность» судьбы того или иного бластомера может быть обнаружена только экспериментально. Название «мозаичный зародыш», разумеется, не означает, что в цитоплазме неоплодотворенного ооцита имеются участки, прямо соответствующие органам взрослого животного.

Интересно, что уже у примитивных Metazoa (некоторые известковые губки, различные Hydrozoa) известны модифицированные процессы развития. У губок вначале возникает стомобластула со жгутиками, обращёнными внутрь, из которой путем выворачивания (экскурвации) образуется амфибластула. Интересно, что точно такой же процесс имеется у колониальной зелёной водоросли *Volvox* (см. ниже), но не у других Metazoa. Нерегулярное расположение бластомеров в раннем зародыше Hydrozoa (так наз. «анархия бластомеров») обычно рассматривают как аномалию, вызванную неблагоприятными внешними условиями. Однако можно предположить, что это явление отражает общую лабильность расположения бластомеров. Другие представители Cnidaria имеют «ложное спиральное» дробление.

Решающим этапом в развитии Eumetazoa является **гаструляция**, приводящая к формированию двух первичных зародышевых листков — эктодермы и энтодермы (илл. 135). Этот морфогенетический процесс осуществляется благодаря движению отдельных клеток или целых клеточных пластов. Различают **инвагинационную гаструлу**, которая может формироваться путем эпиболии (обрастания) или эмболии (впячивания), и **иммиграционную гаструлу**, в которой эпителий первичной кишки вторично «собирается» из отдельных клеток. Иммиграция клеток в последнем случае может происходить на одном или нескольких «полюсах» бластулы.

Перемещения отдельных клеток или клеточных слоев у губок (илл. 138, 158), которые начинаются после оседания личинки и приводят к так называемому извращению зародышевых листков (наружные жгутиковые клетки оказываются внутри, а внутренние — снаружи), сравнивают с процессом гаструляции Eumetazoa (илл. 135). Однако при метаморфозе амфибластулы выворачивание жгутикового пласта происходит на полюсе, противоположном тому, где начинается гаструляция Cnidaria. Проблема гомологизации гаструляции Eumetazoa и морфогенетических событий в развитии Porifera пока остаётся нерешённой.

С собственно гаструляцией тесно связано образование третьего зародышевого листка — настоящей **мезодермы** (энтомезодермы), а также выселение клеток эктодермального происхождения (эктомезенхимы) в пространство между двумя первичными зародышевыми листками или во внеклеточный матрикс бластоцеля. Клетки, заселяющие мезоглею у различных представителей Cnidaria, также имеют эктодермальную природу. У Ctenophora микромеры вегетативного полюса дают начало, помимо других структур, в том числе и мышечным клеткам, погружённым в мезоглею.

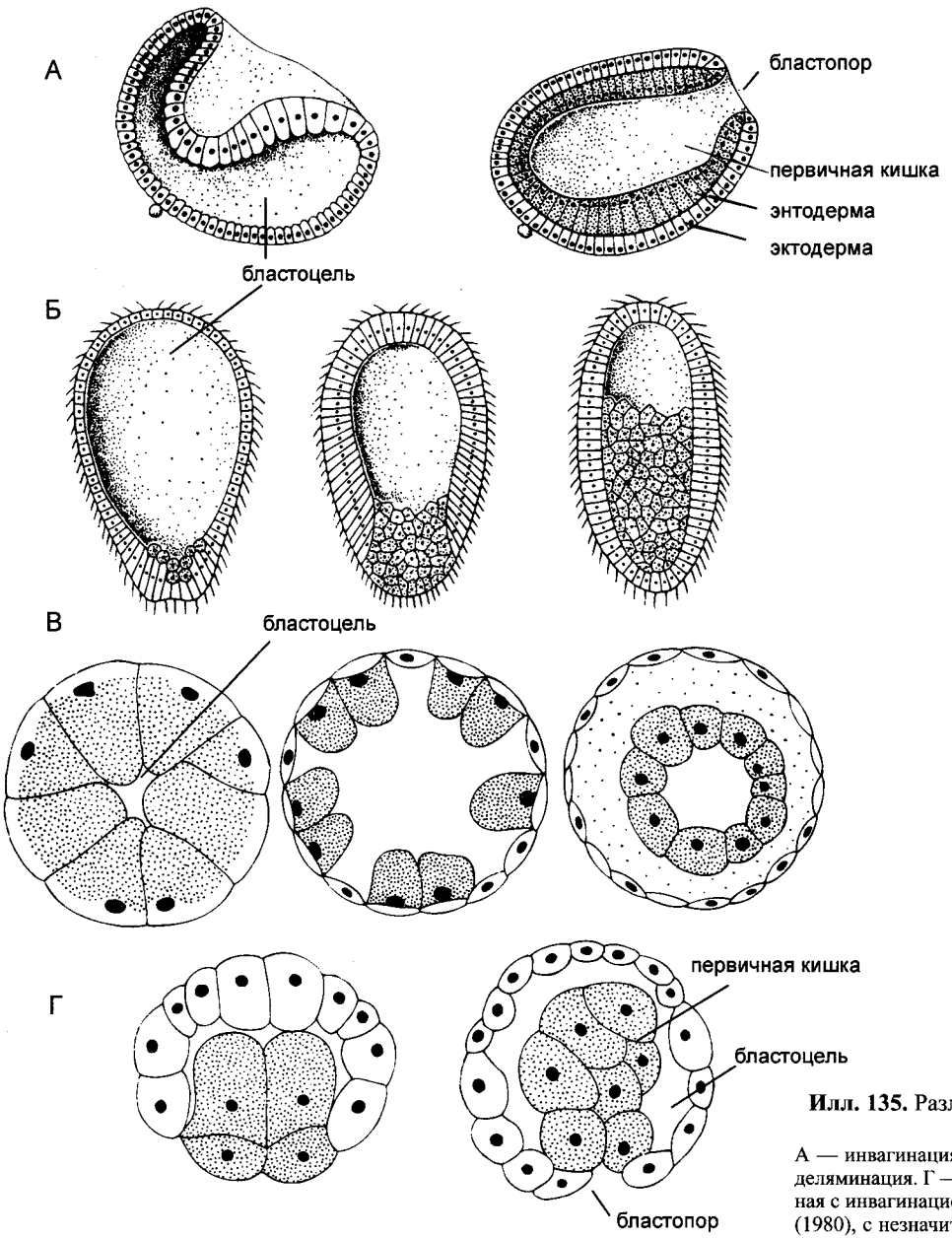
Таким образом, гаструляция является начальным этапом формирования крайне стабильных, консервативных стадий развития, обозначаемых как филотипические стадии, или зоотипы. Филотипические стадии обнаруживают в развитии всех представителей крупной таксономической группы (например, стадия фарингулы для позвоночных животных).

Симбиоз с прокариотами и одноклеточными эукариотами

В эволюции Metazoa широко распространено явление симбиоза с прокариотами, а также одноклеточными (или нитчатыми многоклеточными) эукариотными организмами. Примерами могут служить симбиозы губок с бактериями и сине-зелёными водорослями, симбиозы актиний и коралловых полипов — с динофлагеллятами, симбиозы нематод и олигохет, обитающих в микроаэробных и анаэробных песчаных грунтах, — с хемоавтотрофными бактериями. Особые бактерии находятся и в светящихся органах головоногих моллюсков и огнетелок, и в организме погонофор и других глубоководных морских организмах (хемоавтотрофы), и в пищеварительном тракте более высокоорганизованных животных, включая человека. В случае облигатных симбиотических отношений, симбионты либо переносятся вместе с яйцеклеткой, либо каким-то образом (с пищей и т.п.) попадают в организм молодого животного.

Хорошо известна роль симбиотических связей в возникновении эукариотической клетки (появление митохондрий и пластид). Разнообразие вариантов симбиоза между Metazoa, прокариотами и эукариот-

http://jurassic.ru/



Илл. 135. Различные типы гаструляции (вид на срезе).
А — инвагинация (эмболия). Б — иммиграция. В — деляминация. Г — эпиболия (обрастание), совмещённая с инвагинацией (эмболией). По Siewing из Gruner (1980), с незначительными изменениями.

ными одноклеточными еще раз подчеркивает значение этого явления в эволюции организмов.

Систематика

Результаты анализа последовательностей 18S рРНК, ультраструктурные признаки моноцилиарных клеток, а также структура и характер развития гамет и двухфазный жизненный цикл (илл. 188) свидетельствуют о монофилетическом происхождении Metazoa в целом. Однако главным аргументом в пользу монофилии Metazoa, по-видимому, может служить высокая степень сходства молекулярного состава внеклеточного матрикса у Porifera и Eumetazoa.

Распространённое мнение о том, что сестринской группой Metazoa являются одноклеточные Choanoflagellata, не очень хорошо согласуется с имеющимися данными. Хоаноциты Porifera (рис. 137Б) действительно обнаруживают ультраструктурное сходство с клетками Choanoflagellata, но частные гомологии между их отдельными структурами нельзя считать доказанными.

Parazoa и Placozoa в настоящее время рассматривают как самые примитивные группы среди ныне живущих Metazoa (рис. 188) в силу таких признаков, как отсутствие нервной и мышечной тканей, а также настоящих эпителиев.

Porifera отчётливо отделяются от других Metazoa как по анатомическим признакам взрослых губок, так и по характеру развития. Их особое положение подтверждается также и на ультраструктурном уровне: жгутики губок в большинстве случаев фик-

http://jurassic.ru/

сируются характерно расположенными микротрубочками, в то время как исчерченные ресничные корешки найдены только у личинок известковых губок. Дополнительная центриоль в большинстве случаев либо отсутствует, либо расположена не так, как у других Metazoa.

В «эпителии» **Placozoa** имеются апикальные клеточные контакты, напоминающие ленточные десмосомы; на основании этого признака *Trichoplax adhaerens* можно считать сестринской группой по отношению ко всем остальным Eumetazoa. Однако включение Placozoa в Eumetazoa невозможно, поскольку у них пока не найдены ни типичный внеклеточный матрикс, ни мышечные или нервные клетки. В пользу примитивности Placozoa говорит также то, что их ядра имеют самое низкое содержание ДНК среди всех Metazoa.

«Mesozoa», по-видимому, не представляют собой монофилетическую группу. Единственный признак, объединяющий явно различные группы Orthonectida и Dicyemida, это наличие мультицилиарных покровных клеток, окружающих внутреннее скопление клеток, в котором формируются гаметы. Положение «Mesozoa» в пределах Metazoa по-прежнему составляет предмет дискуссии. Часто их рассматривают как группу Plathelminthes, упрощённых вследствие паразитического образа жизни. Эту точку зрения подтверждает наличие миоцитоподобных клеток у Orthonectida, но она плохо согласуется с молекулярно-биологическими и ультраструктурными данными по Dicyemida. Следует заметить, однако, что имеются и другие примеры крайнего упрощения организации у паразитических групп (Myxozoa).

Монофилия Eumetazoa может быть обоснована на гистологическом уровне наличием истинных эпителиев, а также нервных и мышечных клеток. Её подтверждает наличие гомологичной пищеварительной полости, а также процесс гаструляции и образование первичных зародышевых листков — экто- и энтодермы. В связи с этим вызывает удивление тот факт, что анализ последовательностей 28S рРНК не подтверждает монофилию Eumetazoa, а указывает скорее на отделение Bilateria ещё до разделения остальных Metazoa на Placozoa, Porifera и «Coelenterata».

http://jurassic.ru/

I. Parazoa

Губки, единственная группа этой ступени организации, могут обозначаться как «почти Metazoa». На основании резко различного гистологического строения несколько авторов разделяет губки на два субтаксона, преимущественно клеточных **Cellularia** и синцитиальных **Symplasma** (илл. 144). Обсуждают даже полифилию губок, то есть независимое происхождение обоих таксонов от одноклеточных предков.

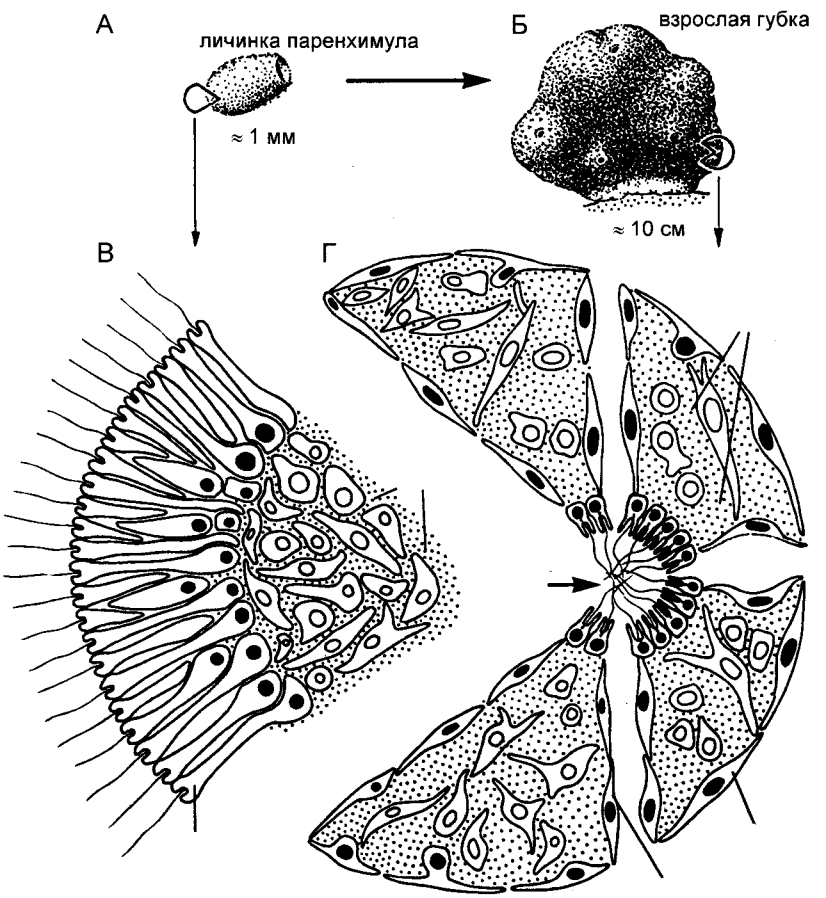
Хотя предполагают, что многоядерная тканевая организация Symplasma возникает посредством неполных клеточных делений и таким образом должна обозначаться «плазмодиальной», в литературе укоренился термин «синцитий», который предполагает слияние уже образовавшихся отдельных клеток.

У Porifera внутренняя среда тела не так сильно отделена от окружающей воды, поскольку у них, в отличие от Eumetazoa, нет настоящих плотных эпителиев с апикальными опоясывающими межклеточными контактами.

Правда, у некоторых губок из Cellularia выявлены предшественники настоящих мышечных клеток — сократимые клетки с толстыми и тонкими филаментами, образующие оскулярные сфинктеры. Однако скорость распространения сокращения этих клеток ограничена (максимально 1 мм/мин на дистанции в несколько сантиметров). Эти «миоциты» можно рассматривать как «независимые эффекторные клетки» (восприятие раздражения, проведение возбуждения и эффекторная реакция в одной и той же клетке). Проведение возбуждения от одной клетки к соседней может осуществляться через десмосомоподобные контакты между клетками; при этом на мембранах последовательно открываются ионные каналы, в результате чего осуществляется движение ионов в клетке. Так или иначе, этот процесс может быть не вполне идентичен аналогичным процессам у примитивных Eumetazoa (Cnidaria, Ctenophora).

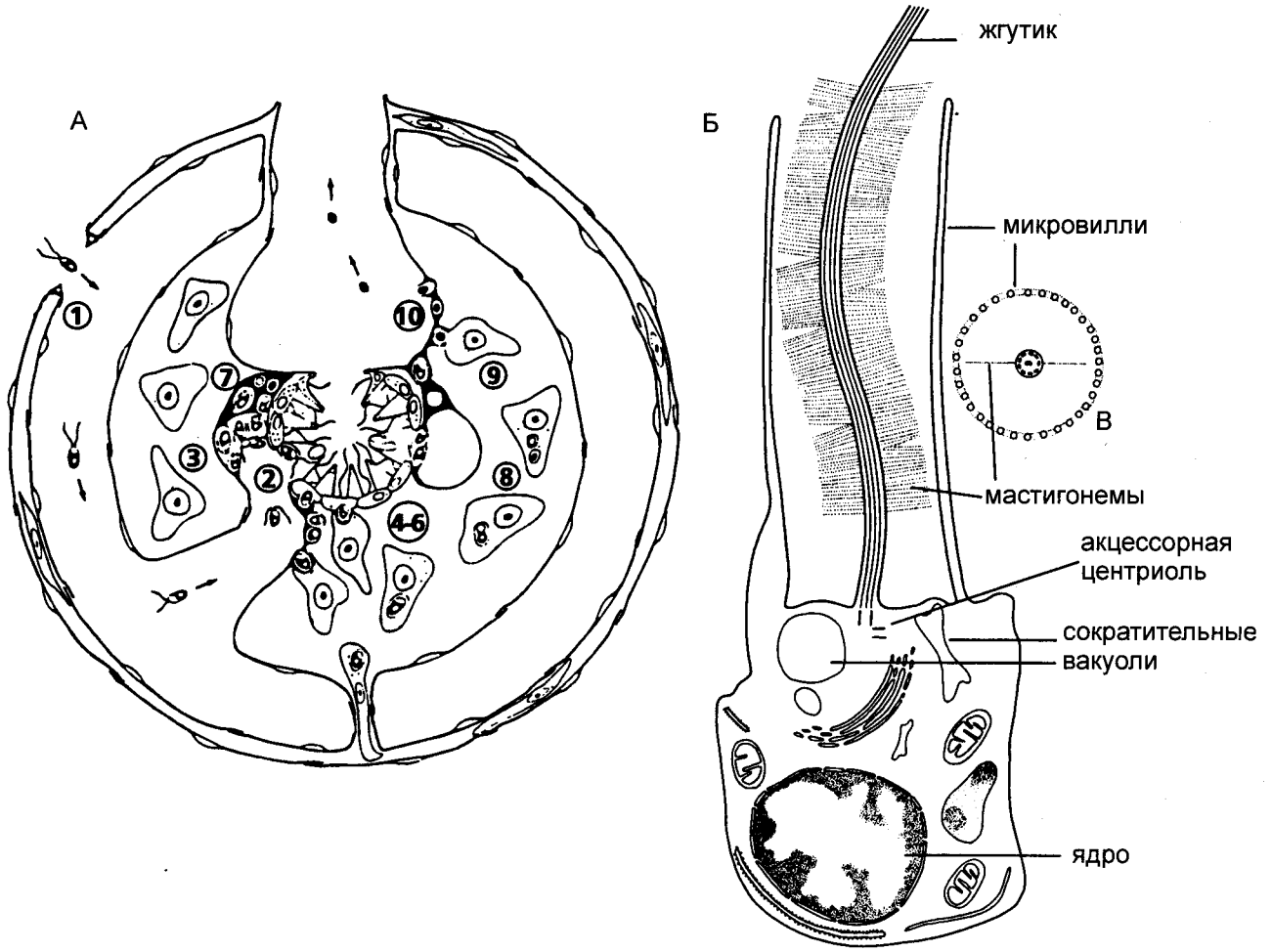
Регистрация в некоторых клетках ацетилхолинэстеразы, катехоламина или серотонина также ещё не свидетельствует о существовании у губок настоящей нервной системы, поскольку нет указаний на участие этих агентов в проведении нейрональных сигналов.

Reinhard Rieger, Инсбрук



Илл. 136. Модель организации губки Demospongiae.
Облик личинки губки (А), взрослой губки (Б) и схемы их поперечных срезов (В — личинка; Г — взрослая губка, изображена только одна жгутиковая камера). Клеточные ядра в покровных слоях клеток показаны чёрным. А, Б — из Riedl (1970); В — оригинал S. Weyrer, Инсбрук; Г — из Bergquist (1978).

http://jurassic.ru/



Илл. 137. Питание и пищеварение у Porifera.
А — путь одной клетки водоросли в губке (сильно схематизированный поперечный срез с изображением только одной жгутиковой камеры, оскулюм проецируется на плоскость среза). (1) Вход водорослевой клетки с потоком воды через пору в пинакодерме в субдермальную камеру и далее по приводящему каналу (просодус) в жгутиковую камеру. (2) Клетка вовлекается потоком воды через прозопиль в жгутиковую камеру, где фагоцитируется хоаноцитом или (3) фагоцитируется просэндопинакоцитом. (4–6) Клетка передаётся археоциту. (7) Пищеварение в просэндопинакоците или (8) пищеварение и транспорт в археоците. (9) Дальнейшая передача пищевого остатка апендопинакоциту. (10) Пищевой непереваренный остаток выбрасывается в выводной канал, из которого потоком воды через оскулюм выводится наружу. Б — строение хоаноцита. В — поперечный срез через воротничок и жгутик хоаноцита. А — из Imsiecke (1993); Б, В — из Brill (1973) и других авторов.

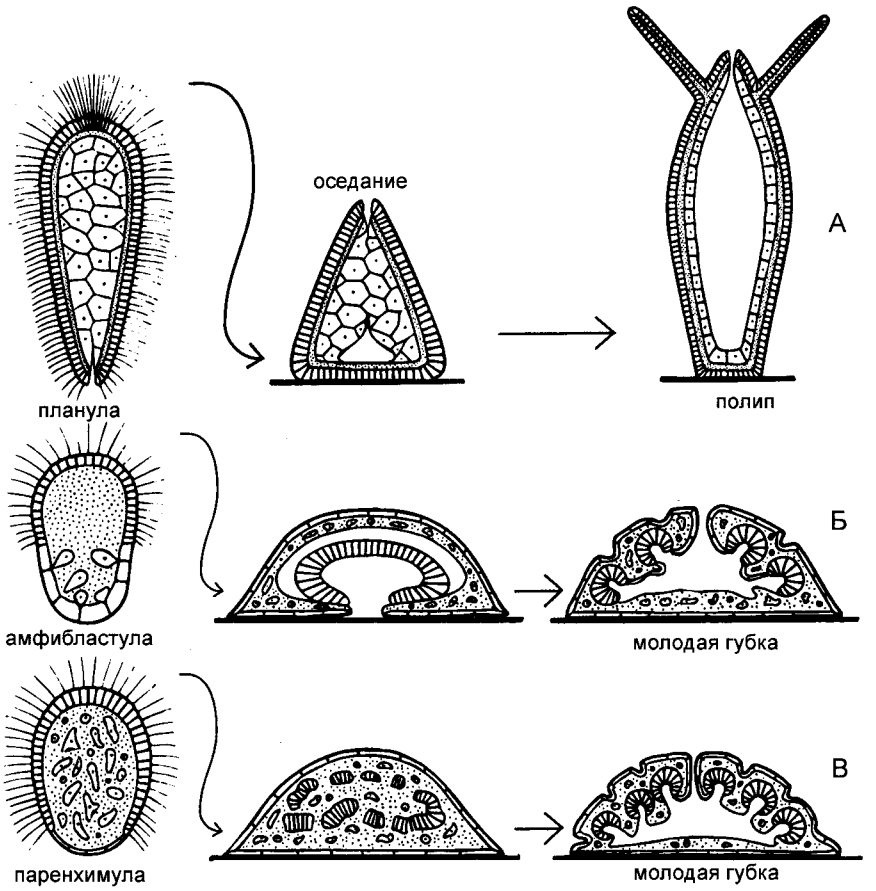
Для Parazoa характерны моноцилиарные хоаноциты (илл. 137), которые создают направленный поток воды через тело губки. Жгутики хоаноцитов несут боковые гребни или крылья мастигонемы, которые легко разрушаются при фиксации. Функция гребней неизвестна; также пока неясна их гомология с похожими придатками жгутиков у Choanoflagellata.

Особенно существенно Parazoa отличаются от Eumetazoa (за исключением Placozoa, относимых к настоящим многоклеточным) в способе принятия пищи. Организация Parazoa как «проточной колонии» (илл. 136, 137) резко отлична от организации исходных Metazoa (Cnidaria, Ctenophora, Plathelminthes) с их эпителиальной гастроваскулярной системой со ртом=анусом или со сквозной однонаправленной кишкой у остальных Eumetazoa. У губок пища воспринимается посредством клеточных механизмов, как у одноклеточных эукариот, за счёт мембранного транспорта, пиноцитоза и фагоцитоза. Распределение пищи осуществляется перемещающимися клетками, которые принимают частицы пищи и передают их другим клеткам.

Типичный для Parazoa фильтрующий аппарат может при соответствующем давлении отбора преобразоваться в структуры макрофагического питания. Недавно в подповерхностных неглубоких пещерах Средиземного моря, где вода очень бедна пищевыми веществами, открыт новый вид Demospongiae, способный ловить крючковидными спикулами мелких ракообразных. У этого вида нет водопроводной системы и хоаноцитов.

Наконец, в раннем развитии губок есть важные особенности, которые не имеют аналогий в типич-

http://Jurassic.ru/



Илл. 138. Прикрепление и метаморфоз примитивных личинок Metazoa. А — планула (Cnidaria). Б — амфибластула (Porifera). В — паренхимула (Porifera). По Gruner (1980).

ном развитии настоящих многоклеточных. Поэтому неясно, насколько движения клеток у губок соответствуют событиям гаструляции у Eumetazoa. Отдельно известковым губкам свойственны специальные стадии раннего развития, например, стомобластула, чьё сходство со стадиями формирования дочерних шаровых колоний *Volvox* (Volvocida, илл. 94) до сих пор не имеет удовлетворительного объяснения.

Оседание первичных личинок Porifera (паренхимула, амфибластула) на субстрат происходит иначе, чем у примитивных личинок настоящих многоклеточных (например, планул) (илл. 138).

http://jurassic.ru/

Porifera, Губки

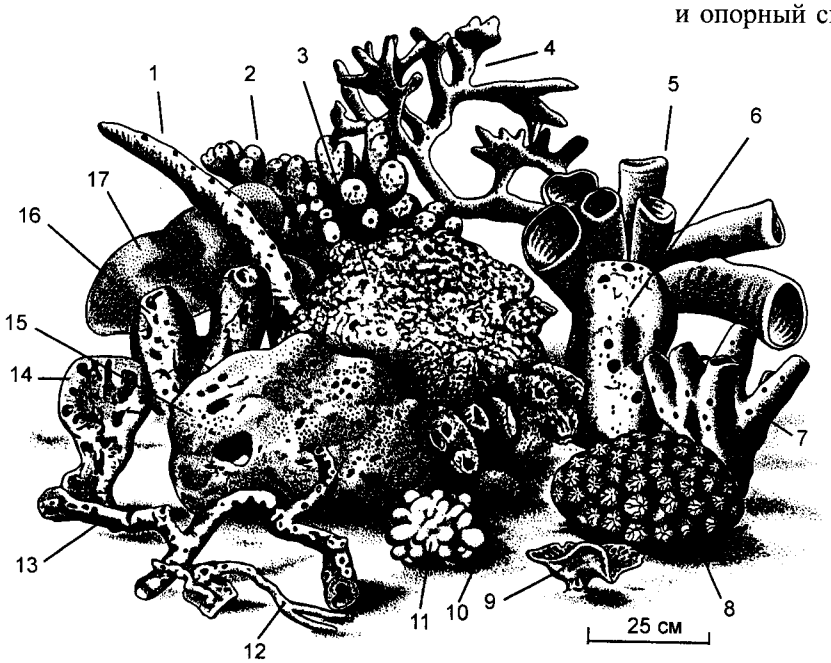
Губки — одни из самых древних многоклеточных организмов. Известны остатки спикул губок, возраст которых достигает примерно 600 млн. лет. В настоящее время губок можно встретить в водных биотопах всех возможных типов: от морских мелководных водоёмов до глубочайших океанских впадин, а также в пресноводных водоёмах всех континентов, за исключением Антарктиды. Точную цифру количества видов губок назвать сложно: описаны около 8 000 современных видов. Губки делятся на три хорошо различимые группы: **Hexactinellida**, или стеклянные губки с трёх- или шестиосными спикулами, **Calcarea**, или известковые губки с известковыми спикулами, и **Demospongiae,** или обыкновенные губки с одно- или четырёхосными кремнезёмными спикулами. Исследования последних лет говорят о том, что Hexactinellida чётко отличаются от двух остальных групп губок. Представители таксона Sclerospongia, который до сих пор в некоторых учебниках выделяют в отдельную группу, оказались имеющими известковый скелет формами, возникавшими внутри демоспонгий на разных этапах эволюции.

Губки (илл. 139) — сидячие, исключительно водные Metazoa, которые поглощают воду с помощью системы многочисленных микроскопически мелких поровых отверстий (**остий**), а затем фильтруют её сквозь систему **каналов** и **жгутиковых камер**. Подобная организация присуща взрослому животному, которое чередуется в жизненном цикле со жгутиковой личинкой микроскопического размера. Конструкцию тела взрослой губки определяет его фильтрационная деятельность. Тело устроено таким образом, что вода может эффективно подгоняться к клеткам губки. Вода выходит из губки через одно или несколько довольно крупных отверстий (**оскулюм,** или устье) (илл. 141). Тело взрослого животного снабжено двумя эпителиеоподобными слоями клеток. Один из них состоит из **воротничковых жгутиковых клеток** (**хоаноцитов**) и выстилает жгутиковые камеры, второй располагается снаружи и состоит из **пинакоцитов**, заходящих и в каналы. У губок отсутствуют настоящий эпителий, нервная и кровеносная системы, а также такие многоклеточные органы, как гастральная полость и гонады. Хотя внутренний (**хоанодерма**) и внешний (**пинакодерма**) «эпителии» губок выполняют функции, подобные функциям гастродермиса и эпидермиса у Eumetazoa, нет указаний на то, что они являются и гомологами. Скорее, речь идёт о функциональных предшественниках настоящей эпителиальной ткани. Важным отличием эпителиоподобных слоёв губок от эпителиальной ткани Eumetazoa является свойственный им тип контактов между клетками, а также намного меньшее количество базального матрикса у губок.

Во время фильтрации губка получает как кислород, так и пищу в виде мельчайших организмов (пико- и нанопланктон) и коллоидных органических макромолекул.

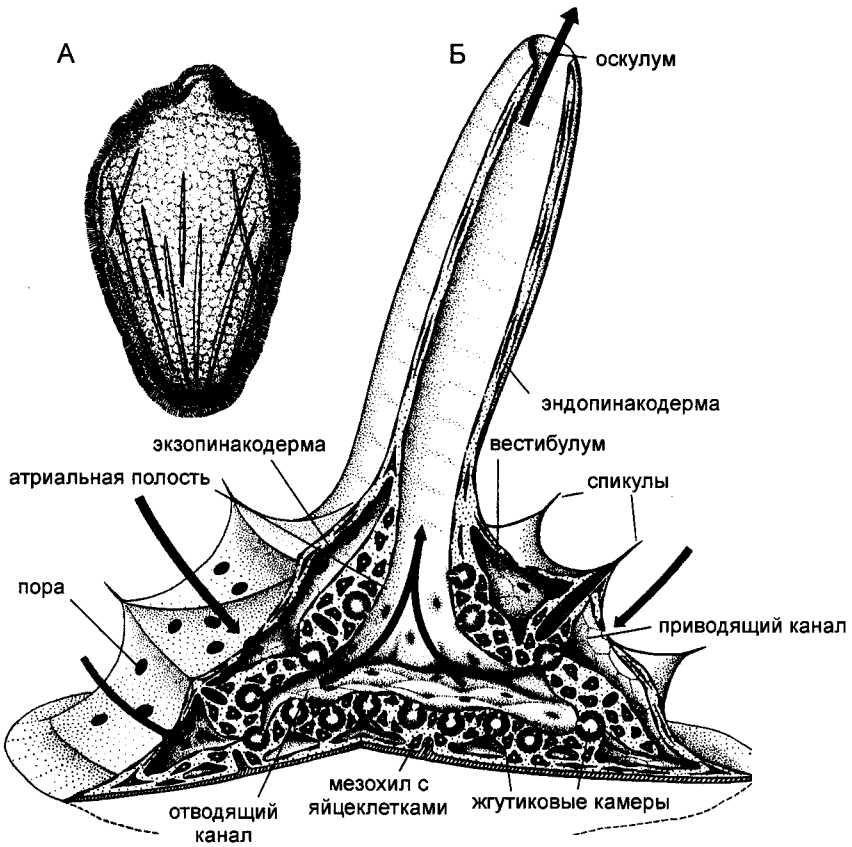
Между пинакодермой и хоанодермой находится более или менее хорошо развитый слой межклеточного матрикса, в котором можно встретить множество клеток, совершенно различных по своей морфологии и функциям, а также коллагеновые волокна и опорный скелет (илл. 147). Этот так называемый

Rob van Soest, Амстердам



Илл. 139. Внешний вид и различные формы роста тропических коралловых губок Demospongiae.
1 — *Agelas sceptrum*; 2 — *A. conifera*; 3 — *A. clathrodes*; 4 — *A. cervicornis*; 5 — *A.* sp. (трубковидная); 6 — *A. dispar*; 7 — *A. schmidti*; 8 — *Ceratoporella nicholsoni*; 9 — *Goreauiella auriculata;* 10 — *Agelas nakamurai*; 11 — *Stromatospongia noorae*; 12 — *Agelas ceylonica*; 13 — *A. mauritiana*, стелющаяся форма; 14 — *A. axifera*; 15 — *A. mauritiana*, массивная форма; 16 — *A. oroides*; 17 — *A. flabelliformis.* Оригиналы: нарисовано и скомпоновано F. Hiemstra, Амстердам.

http://Jurassic.ru/



Илл. 140. А. Паренхимула — личинка *Corvospongilla thysi*. Диаметр: 300 мкм. Б. Срез молодой губки. Схема строения лейкона Demospongiae и его водопроводной системы. По Weissenfels (1989), с изменениями F. Hiemstra, Амстердам.

мезохил функционально соответствует мезоглее кишечнополостных, а также соединительной ткани Bilateria. Отдельные клетки отвечают за функции организма, такие как транспорт пищи ко всем частям тела, образование коллагена или скелетных элементов, выделение гормонов. Наличие коллагенового или минерального **опорного скелета** позволяет губке направлять рост в толщу воды и подниматься над субстратом. Минеральный скелет чаще всего состоит из отдельных кремнезёмных или известковых элементов (**спикул**, также называемых **склерами**, или иглами), но может быть представлен и массивными известковыми образованиями.

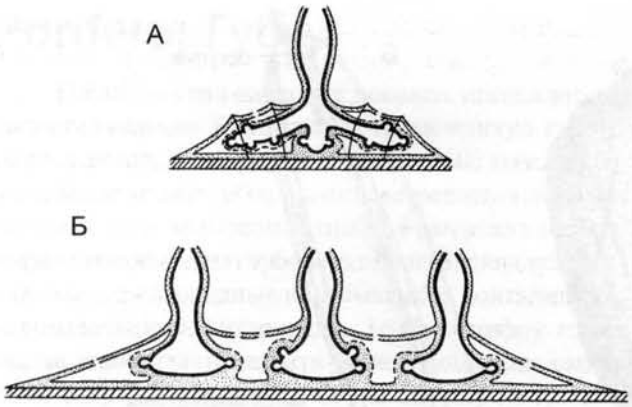
Единичная особь губки, снаружи представленная лишь непрерывной пинакодермой, в своем строении необычайно пластична. В течение своей жизни губка растёт за счёт увеличения числа её основных **функциональных единиц**, состоящих из поровых (остий) — приводящих каналов — жгутиковых камер — отводящих каналов — оскулюма и называемых **модулями**. Конечная форма губки в большой степени зависит от условий окружающей её среды. Хотя губки и не образуют настоящих колоний, в их организации существует множество функциональных параллелей с такими колониальными животными, как кораллы и мшанки. Например, губка может разделиться на несколько отдельных особей или, наоборот, несколько особей губок могут слиться вместе в одну.

У большинства губок **половое размножение** начинается с перестройки некоторых клеток тела в гаметы (яйцеклетки и сперматозоиды). Затем либо оба вида гамет выходят в окружающую среду, где происходит оплодотворение и образование личинки, либо выходят только сперматозоиды. В этом случае оплодотворение совершается внутри тела губки, где остаются на некоторое время и личинки. Период расселения полностью покрытых ресничками лецитотрофных личинок губок (илл. 140, 157, 158) ограничен всего 1–3 днями.

Бесполое размножение распространено в регулярной форме, в частности, среди пресноводных губок; оно осуществляется с помощью засухоустойчивых **геммул**. Многие губки образуют почки, жизнеспособные молодые губки, которые либо попадают в окружающую воду, где они свободно перемещаются, либо укрепляются с помощью столонообразных выростов на близлежащем субстрате.

В некотором смысле губки способны к перемещению в пространстве. «**Движение**» возникает в результате координированного и направленного переползания множества отдельных клеток. От хищников губки защищены механически (спикулы), а зачастую и химически. Химические средства защиты

http://jurassic.ru/



Илл. 141. Функциональные единицы отводящей канальной системы у лейкона.
А — молодая особь с простыми каналами. Б — особь с тремя отдельными системами каналов в одной плоской губке. С изменениями по Ankel, Wintermann-Kilian и Kilian (1954).

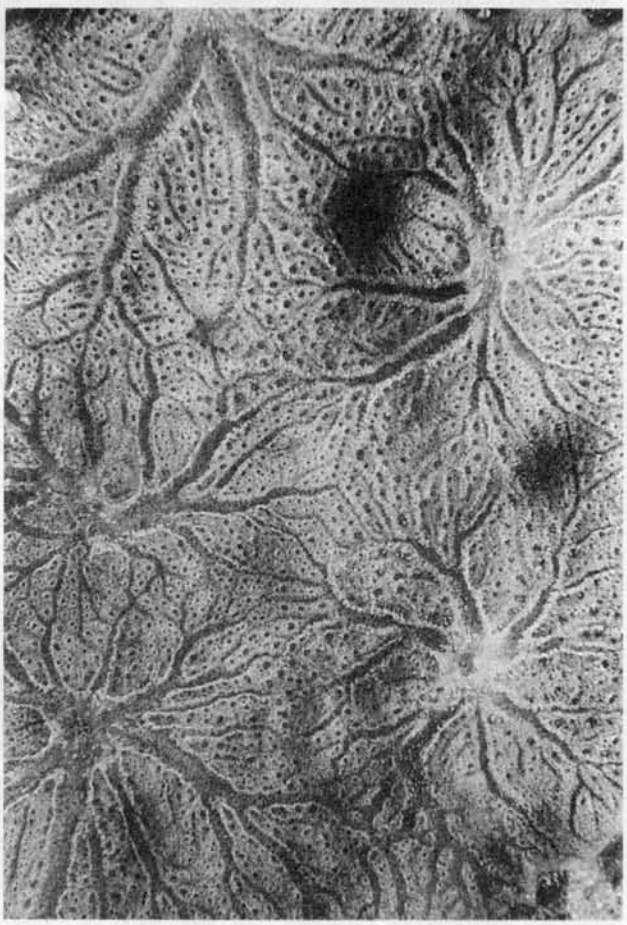
представляют собой различные органические молекулы сложного строения, как правило, обладающие токсическим действием. В целом, губки **фотонегативные** (с отрицательным фототропизмом), **реофильные**, **эвригалинные**, **эвритермные**, **эврибатные** организмы. Их любимые места обитания — более или менее эвтрофные, затемнённые, зачастую мутные, участки водоёмов с умеренным или сильным течением.

Строение

Наружная стенка тела, а также стенки крупных каналов Calcarea и Demospongiae, выстланы очень тонким (около 1 мкм) слоем **пинакоцитов — пинакодермой** (илл. 147). В зависимости от места расположения в теле губки пинакоциты делят на три группы: **экзопинакоциты** на наружной поверхности тела, **базипинакоциты**, обращённые к грунту (они прикрепляют губку к субстрату), **эндопинакоциты,** выстилающие каналы. Последние делят в свою очередь на **просэндопинакоциты** (выстилают приводящие каналы) и **апэндопинакоциты** (выстилают отводящие каналы). Экзопинакоциты некоторых, вероятно, не состоящих в близком родстве демоспонгий, снабжены одним жгутиком. Остии известковых, пресноводных и молодых губок, а также некоторых демоспонгий, проходят через специальные перфорированные клетки (**пороциты**), лежащие между экзопинакоцитами. У большинства же демоспонгий остии располагаются непосредственно между самими экзопинакоцитами, то есть отверстия находятся между клетками. Часто остии не просто беспорядочно разбросаны по поверхности губки, а собраны в кругообразные группы (поровые сита) или сконцентрированы на выступающих над поверхностью губки папиллах. Диаметр остий в среднем составляет 20 мкм.

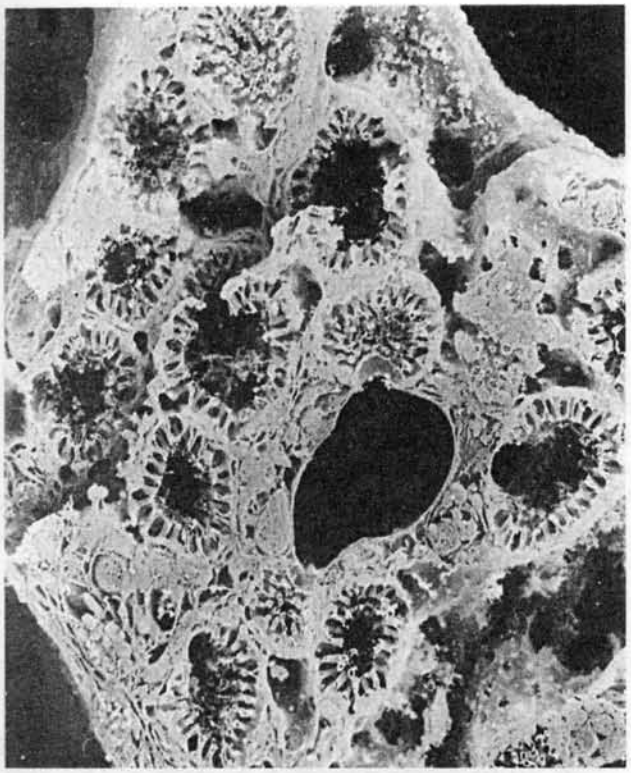
Наружный эпителий стеклянных губок (Hexactinellida) представляет собой **синцитий**. Его особенностью являются открытые соединения с перфорированными септами. Из-за этого отличия синцитий стеклянных губок не принято называть пинакодермой, несмотря на то, что функционально он ей идентичен. Иногда на внутренней стороне пинакодермы находится **субдермальная полость** (**вестибулюм, vestibulum**), где накапливается вода для приводящих каналов (просодусы, **prosodi**). Вода проходит по просодусу от вестибулюма и через округлое отверстие (**прозопиль, prosopyle**) попадает в жгутиковую камеру.

Жгутиковые камеры выстланы 20–1 400 (обычно 50–100) **воротничковыми жгутиковыми клетками** (**хоаноцитами**) округлой, овальной или вытянутой формы, каждая из которых снабжена одним-единственным длинным жгутиком (илл. 143). Каждый жгутик несёт два ряда тонких мастигонем (илл. 137Б) и окружён воротничком из микровиллей



Илл. 142. Поверхность плоской губки Карибского моря *Clathria venosa* (Poecilosclerida).
Функциональные единицы. Крупные каналы радиально сходятся к устьям (оскулюмам), отчего возникает звездообразный орнамент. Между устьями видны сотни остий. Диаметр устья примерно 2 мм. Оригинал G. van Moorsel, Амстердам.

http://jurassic.ru/



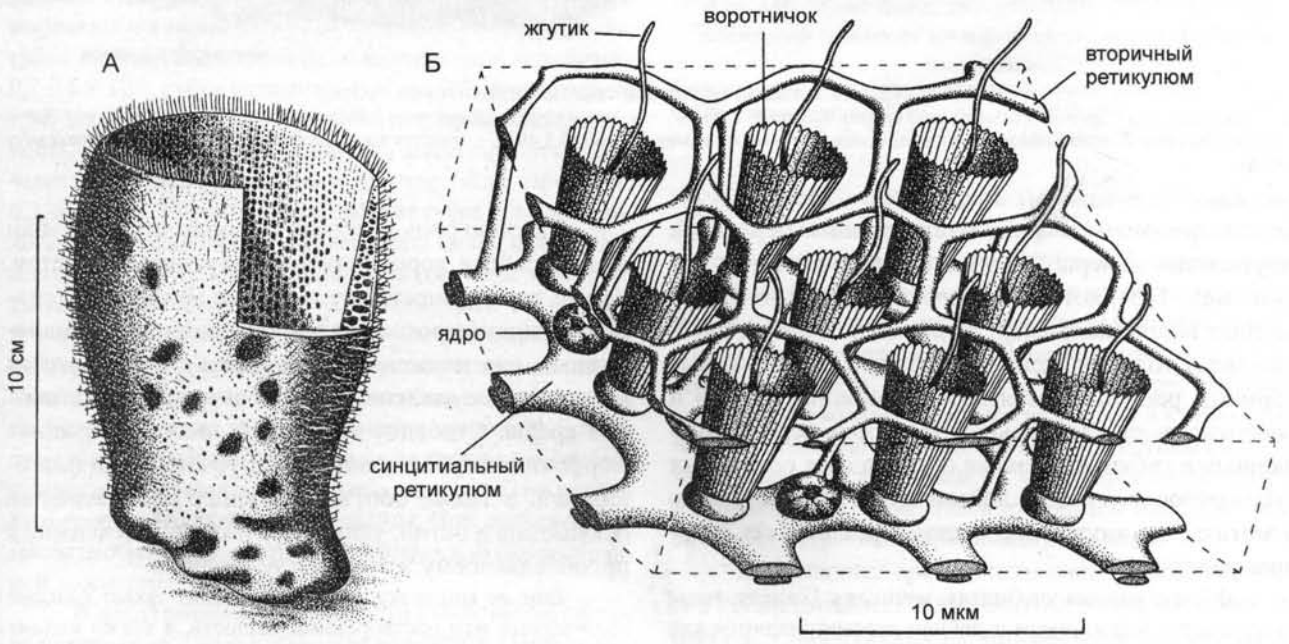
Илл. 143. Мезохил и жгутиковые камеры губки с типом строения лейкон.
РЭМ. Оригинал K. Rutzler, Вашингтон, из De Vos et al. (1991).

(обычно 30–40). Скоординированные удары жгутиков обеспечивают направленное движение воды от **прозопиля** к выводящему отверстию (**апопиль apopyle**). Одновременно с этим происходит захват хоаноцитом питательных частиц, а также газообмен. Ко всему прочему, клеточная популяция жгутиковой камеры может содержать отдельные, лишённые жгутика, клетки, например, так называемые центральные клетки, которые, по всей вероятности, выполняют функцию регуляции направления тока воды в жгутиковой камере.

Профильтрованная вода отводится через **афодус (aphodus)**, длина которого различна у разных видов губок (изредка отсутствует). Афодусы открываются в одну центральную полость (**атриум,** или атриальная полость, **atrium**), которая сообщается с внешней средой с помощью (часто) более крупного отверстия (**оскулюма**) (илл. 141).

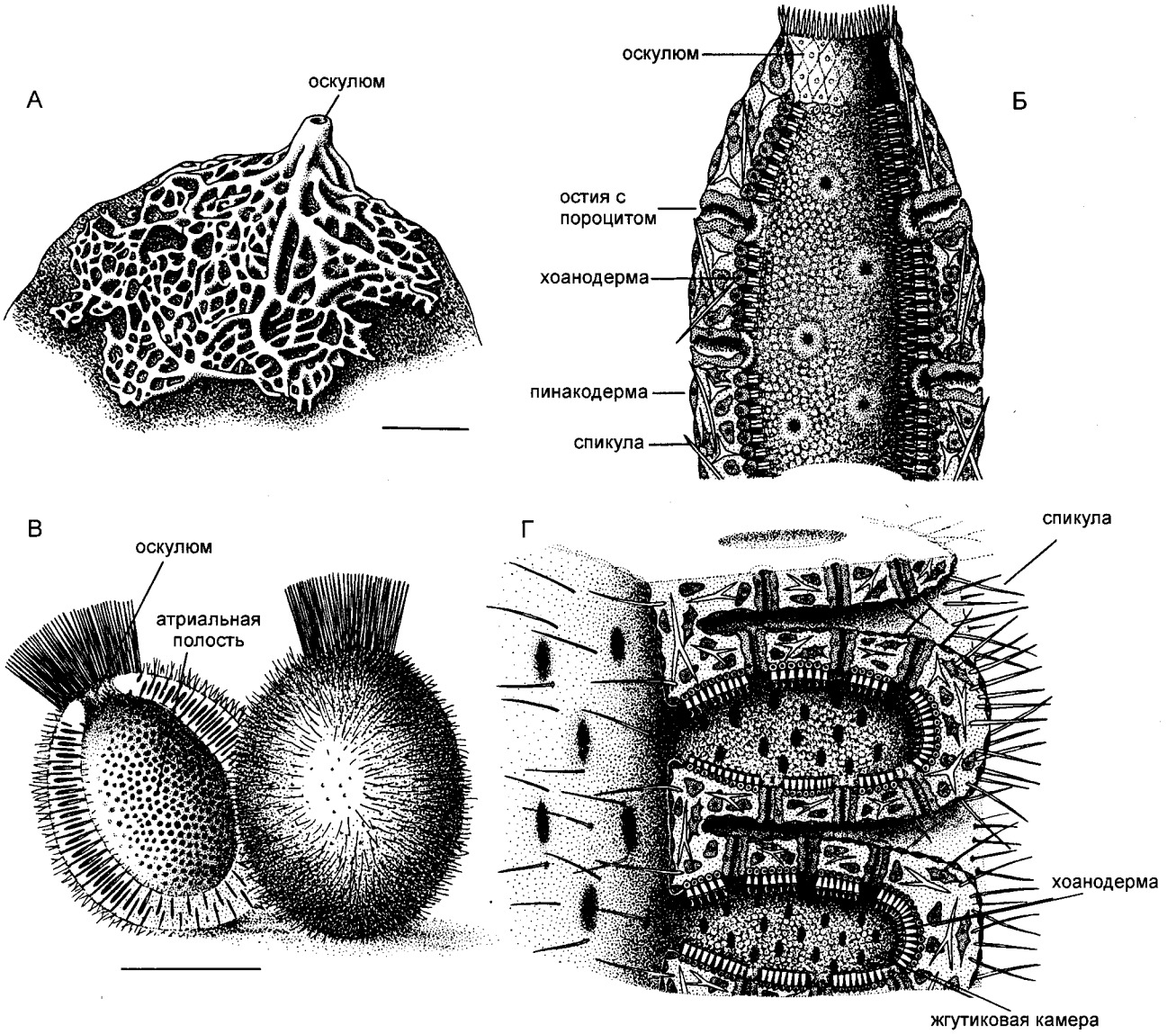
Хоанодерма стеклянных губок Hexactinellida (илл. 144) представлена сложным сетеобразным **синцитием**, состоящим из безъядерных жгутиковых единиц (collar bodies), отходящих от одного наделённого ядром хоанобласта. Второй, правда, безжгутиковый синцитий находится внутри **жгутиковых камер** на уровне микровиллей. Жгутиковые камеры стеклянных губок, по-видимому, не гомологичны жгутиковым камерам демоспонгий и известковых губок, однако, выполняют те же функции.

У ряда известковых губок в связи с увеличением размера жгутиковых камер редуцировались системы приводящих и отводящих каналов. Губки с типом строения **аскон** (илл. 145), который известен только у двух родов (*Leucosolenia* и *Clathrina*), состоят из одной трубки или разветвлённой системы трубок, выстланной изнутри только хоаноцитами;



Илл. 144. Организация канальной системы Hexactinellida.
А — внешний вид *Rhabdocalyptus dawsoni*; срез показывает устройство хоанодермы. Б — участок синцитиальной хоанодермы. А — с изменениями с по Schulze (1887); Б — по Reiswig и Mackie (1983).

http://jurassic.ru/



Илл. 145. Организация канальной системы известковых губок.
А — внешний вид *Clathrina coriacea* (тип сикон). Масштаб 5 см. Б — участок трубчатой системы каналов аскона. В — внешний вид *Sycon raphanus* со срезом, показывающим расположение жгутиковых камер. Масштаб 1 см. Г— участок канальной системы сикона. По Зенкевичу (1968).

остии при этом открываются прямо в огромные жгутиковые камеры. У губок с типом строения **сикон** (илл. 145), который встречается только у единичных видов (например, *Scypha* или *Grantia*), трубки имеют толстые стенки, а вытянутые жгутиковые карманы располагаются между внешней средой и водоотводящей центральной полостью, перпендикулярно оси губки. Канальная система всех остальных губок относится к типу **лейкон** (илл. 140), хотя надо отметить, что внутри этого типа строения есть большие различия.

В более ранних учебниках, начиная с Геккеля, типы организации аскон, сикон и лейкон рассматриваются как ступени эволюции от «предковой» до туалетной губки. На сегодняшний день соответствующих оснований для такого заключения нет.

Важную роль в транспорте воды по телу губки играет работа воротничковых жгутиковых клеток. Кроме того, существуют и другие механизмы, способствующие протоку воды. Так, например, немаловажным для движения воды сквозь губку является механическое давление течения окружающей животное среды. Строение канальной системы у разных морфотипов губок, таких как трубчатый или флаговидный, а также соответствующее расположение оскулюмов и остий, указывают на приспособление к преобладающему в этом месте течению.

Еще не конца ясно, как происходит захват губками коллоидных или растворённых веществ, а также мелких частиц. Существует множество указаний на то, что эту функцию несут клетки нескольких типов, и расположены они в различных частях тела губки. Известно, что у пре-

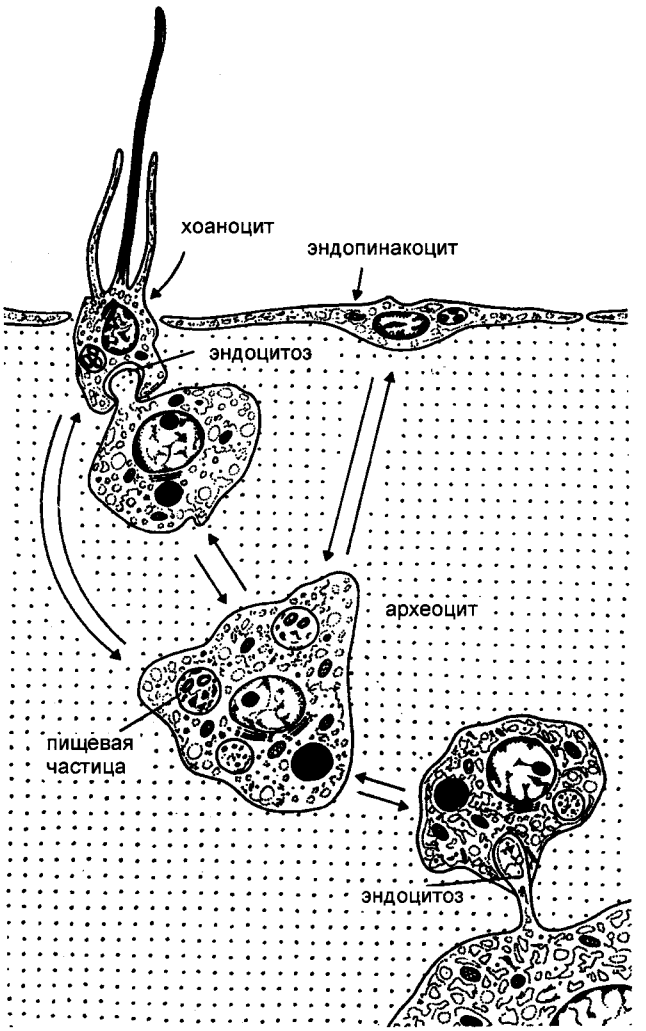
http://jurassic.ru/

сноводных губок экзопинакоциты, помимо хоаноцитов, способны усваивать пищу прямо из наружной воды. Возможно, что и **археоциты** могут усваивать питательные вещества непосредственно из находящейся в мезохиле воды. В любом случае, **захват пищи** происходит с помощью **эндоцитоза** (илл. 146). Питательные вещества хранятся в пищеварительных вакуолях и часто передаются посредством экзоцитоза расположенным поблизости подвижным клеткам. Пищеварение у губок исключительно внутриклеточное. Вопрос о том, какие именно клетки вовлечены в пищеварение, остается спорным. Бесспорно, что важную роль в переваривании пищи играют археоциты, однако и другие клетки, например хоаноциты, а возможно, и все типы клеток губки способны к пищеварению. Непереваренные остатки пищи выделяются посредством экзоцитоза клетками стенок канальной системы.

Являясь **фильтраторами** и сборщиками мелких частиц, губки занимают важное место во многих водных экосистемах. Как никакая другая группа животных, они способны поглощать макромолекулы и коллоидные частицы. Состав потребляемой пищи определяет диаметр остий, хотя теоретически экзопинакоциты могут фагоцитировать и более крупные частицы.

В эксперименте пресноводных губок можно долгое время содержать на монокультурах дрожжей, бактерий или одноклеточных зелёных водорослей. Эффективность фильтрации частиц (выраженная в процентах разница в их содержании во входящей через остии и выходящей через оскулюм воде) может быть совершенно различной: 30–98% в зависимости от времени года, а также количества содержащихся в окружающей воде питательных веществ и частиц осадка. Понятно, что количество потребляемого отдельной губкой кислорода определяет её размер, однако, выраженное в миллилитрах на миллилитр сырого объема губки, оно оказывается довольно вариабельной величиной: $0{,}7–12 \times 10^{-3}$. Губка поглощает от 1 до 50% кислорода из проходящей сквозь неё воды. Фильтрационная способность, выраженная в миллилитрах воды, пропускаемых через миллилитр ткани губки в секунду, также варьирует: $0{,}2–80 \times 10^{-2}$. Таким образом, средняя губка объемом около 1 000 $см^3$ способна профильтровать целое ведро воды всего за 10 секунд! При этом скорость тока воды через тело губки должна составлять 0,5–22 см/сек (0,018–0,8 км/час). В целом, губки более эффективны, чем такие признанные фильтраторы, как туникаты или двустворчатые моллюски. Там, где популяции губок достигают большой плотности, их фильтрационная активность может приводить к тому, что губки потребляют из толщи воды почти всех свободноживущих первичных продуцентов экосистемы и в результате продолжительного удерживания этой органической массы необратимо влияют на энергетический баланс в данной экосистеме.

В фильтрационной активности губок наблюдаются периодические и апериодические колебания. Поглощение воды может быть остановлено сокращением остий и/или оскулюмов (за исключением стеклянных губок Hexactinellida). Жгутиковые камеры, вводящие и выводящие каналы

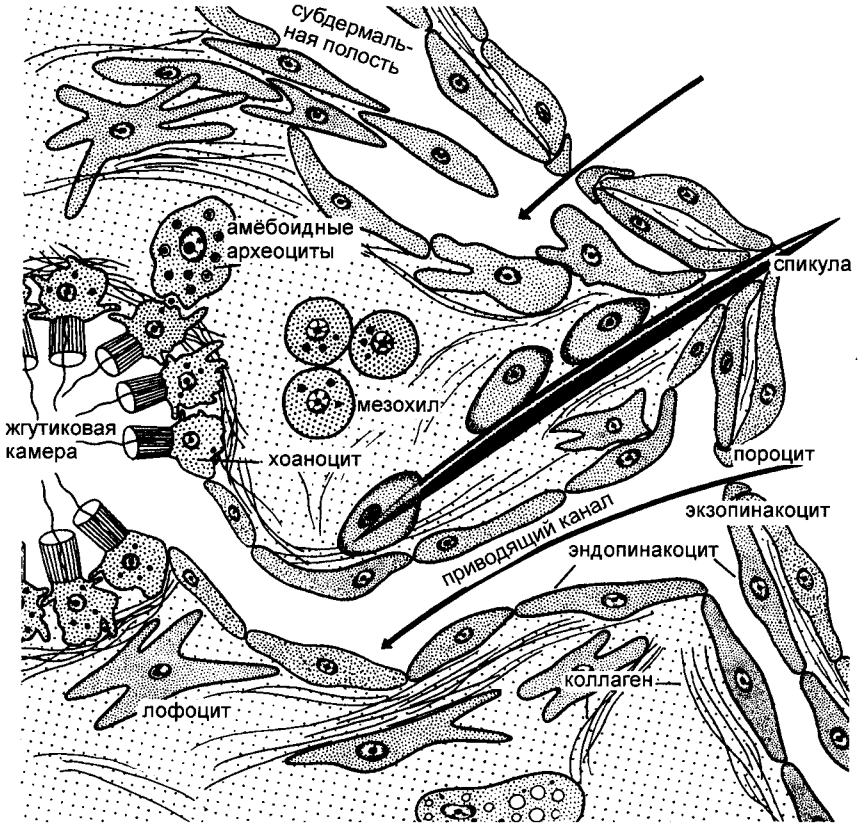


Илл. 146. Захват пищи, внутриклеточное пищеварение, клеточный транспорт пищевых частиц через мезохил и эндоцитоз.
Стрелки показывают пути растворённой и частичковой пищи. По Diaz (1979), с изменениями F. Hiemstra, Амстердам.

также способны сокращаться. Периодическое снижение фильтрационной активности происходит во время процесса роста губки, который требует постоянной реорганизации канальной системы, а также во время процесса размножения, в котором также задействованы жгутиковые камеры (см. ниже). Причинами апериодических колебаний служат внешние факторы, такие, например, как бури, вызывающие большое количество взвеси во входящей в губку воде. Чтобы предотвратить попадание внутрь крупных или нежелательных частиц, в каналах может происходить смена направления биения жгутиков хоаноцитов, вследствие чего возникает встречный нормальному ток воды.

В последнее время стало очевидным, что многие губки питаются не только путём фильтрации, но и за счёт населяющих их **микросимбионтов** (бактерий, цианобактерий некоторых одноклеточных водорослей) (илл. 148). Биомасса некоторых губок более чем на 50% состоит из микросимбионтов (так назы-

http://jurassic.ru/



Илл. 147. Типы клеток губки. Стрелки показывают направление воды. По Koecke (1964), с изменениями F. Hiemstra, Амстердам.

ваемые «бактериоспонгии»). Микросимбионты связаны с питанием губок двояким образом. Во-первых, бактерии усваивают из среды в основном растворённые вещества, тогда как губки способны фагоцитировать частичковый материал. Во-вторых, среди микросимбионтов есть фотоавтотрофные цианобактерии и одноклеточные зелёные водоросли, которые, подобно зооксантеллам кораллов, поставляют своему хозяину органические вещества.

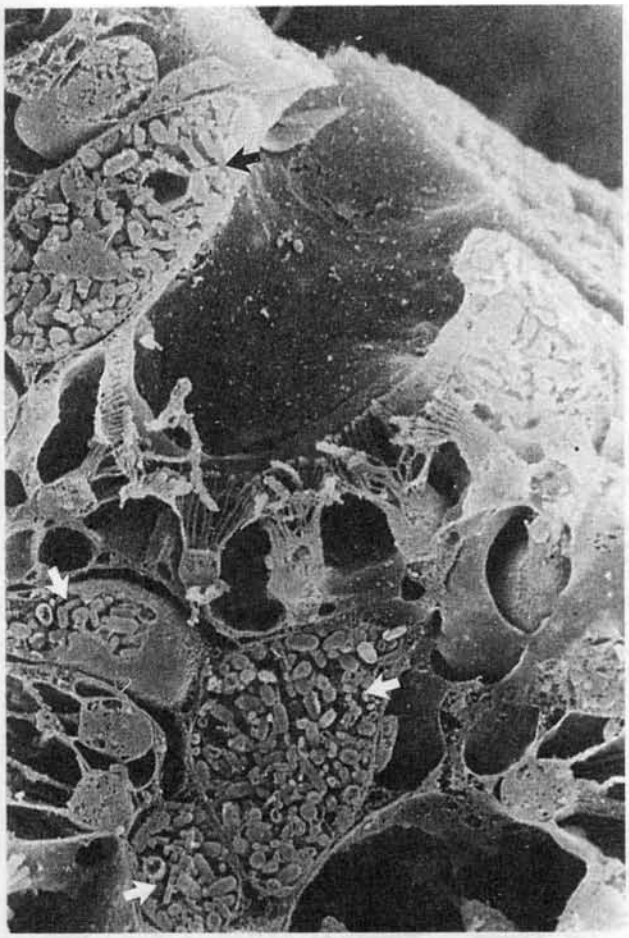
Симбионты ряда губок Большого Барьерного Рифа вносят настолько большой вклад в их углеродный бюджет, что таких губок действительно можно назвать «автотрофными». В связи с зависимостью от света их распространение ограничено мелководными участками с пониженным осадкообразованием. Как правило, морфология подобных губок обусловлена стремлением усваивать как можно больше света.

Ткани многих глубоководных губок содержат значительное количество бактерий, участвующих, по всей вероятности, в аккумуляции органических веществ и образовании вторичных метаболитов.

Между обоими эпителиеподобными слоями находится более или менее хорошо развитый **мезохил**, который состоит из отдельных клеток, внеклеточного матрикса, а также опорного скелета, часто неорганической природы (илл. 147). **Отдельные клетки**, разбросанные по мезохилу, имеют разнообразную форму и функции (табл. 3). Многие детали в этом вопросе остаются неясными. Следующее, несколько упрощённое, общее представление основано на результатах исследований, проведённых с пресноводными губками. Личинка несет в себе множество недифференцированных, довольно крупных клеток — **археоцитов**. Для них характерны крупное ядро с ядрышком, а также хорошо развитые эндоплазматическая сеть и аппарат Гольджи. Только у известковых губок археоциты могут иметь другую морфологию. Эти клетки способны к движению (только у Hexactinellida они почти неподвижны) и фагоцитозу. Предполагают, что археоциты тотипотентны и могут выполнять различные функции. Взрослые губки всегда несут в себе довольно большую популяцию археоцитов. Последние обладают способностью превращаться в клетки различной специализации, в том числе в упомянутые выше пинакоциты и хоаноциты. Помимо археоцитов и напрямую отходящих от них типов клеток, например «амёбоцитов», выделяют три группы клеток мезохила: (1) клетки, участвующие в образовании **опорного скелета**, (2) **сократимые** клетки (нет у Hexactinellida) и (3) клетки с **включениями**.

Скелет включает в себя органические и неорганические компоненты. К первым относится фибриллярный коллаген, образуемый **спонгиобластами** (микрофибриллы) или **лофоцитами** (толстые фибриллы). Неорганические скелетные элементы состоят из минеральных веществ — окиси кремния (SiO_2) или

http://jurassic.ru/



Илл. 148. Бактериальные симбионты (стрелка) в мезохиле туалетной губки *Xestospongia muta*.
Высота фотографии соответствует 30 мкм. Оригинал K. Rutzler, Вашингтон, из De Vos et al. (1991).

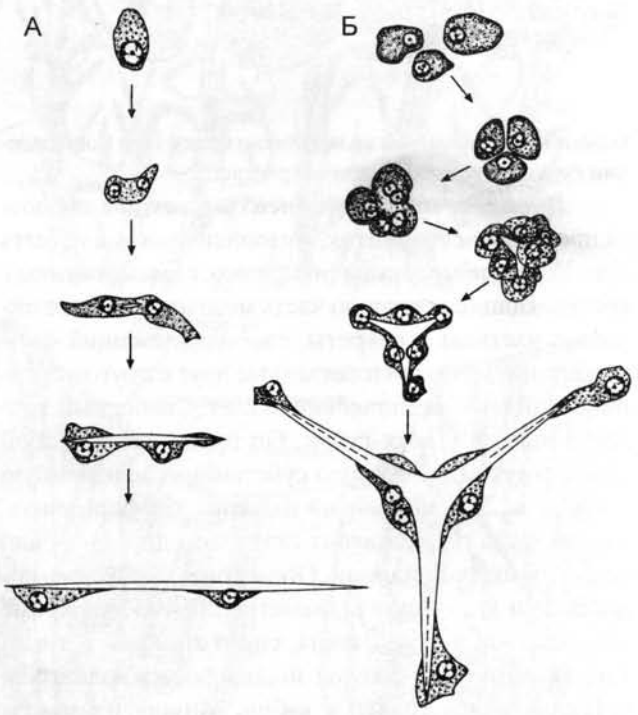
Таблица 3. Клетки губок и их функции.

I. Пинакодерма:
Экзопинакоциты (наружная поверхность губки)
базипинакоциты (у субстрата)
пороциты (перфорированные экзопинакоциты)
Эндопинакоциты (выстилка стенок каналов)
просэндопинакоциты (в приводящих каналах)
апэндопинакоциты (в отводящих каналах)
II. Хоанодерма:
Хоаноциты (выстилка жгутиковых камер)
центральные клетки (регуляция тока воды внутри жгутиковых камер)
апопильные клетки (у входа в жгутиковые камеры, только у некоторых групп)
III. Мезохил:
Археоциты (исходная форма для всех остальных клеток, многофункциональны, подвижны)
Трофоциты (запас питательных веществ для размножения)
Тезоциты (наполненные желтком клетки геммул)
Клетки опорного скелета
спонгиобласты (тонкие коллагеновые фибриллы)
лофоциты (толстые коллагеновые фибриллы)
склеробласты (образование спикул)
Сократимые клетки
колленциты или «миоциты» (способствуют сокращению мезохила)
нейроидные клетки (возбудимые клетки)
Клетки с включениями (около восьми различных типов, функция часто неясна, вероятно, задействованы в запасании питательных веществ, пищеварении и секреции гормонов)
IV. Половые клетки:
Оогонии
Сперматогонии

карбоната кальция ($CaCO_3$), выделяемых **склеробластами**, причём кремнезёмный скелет имеет внутриклеточное, а известковый — внеклеточное происхождение.

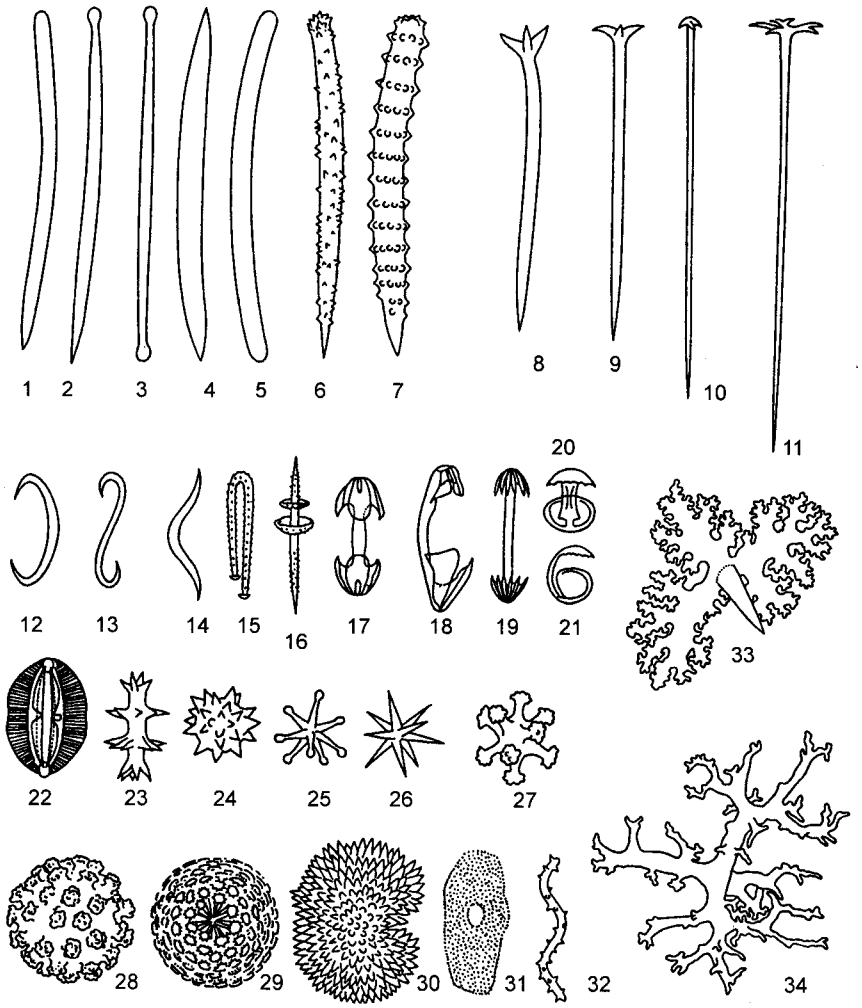
Сократимые клетки, как и другие возбудимые (нейроидные) клетки, часто сложно опознаваемы. Нередко они выполняют и другие функции. У стеклянных губок Hexactinellida подобные клетки не найдены. Клетки с включениями различаются по своему строению и функциям. Однако и здесь многое остается неисследованным. Возможно, эти клетки синтезируют сложные органические, зачастую токсичные, вещества (терпены, стеролы, каротины, производные пиррола и т.д.), называемые вторичными метаболитами. Среди прочего, они служат для защиты от хищников, а также для опознавания вида губок.

По всей видимости, каждая губка образует свой собственный метаболит, который сходен по строению с метаболитами родственных видов. Эти вещества постоянно



Илл . 149. Внеклеточное формирование спикул известковых губок.
А — одноосная спикула, образуемая двумя склеробластами. Б — трёхосная спикула, образующаяся шестью склеробластами. Разные масштабы; длина спикул 0,01–2 мм. По Woodland (1906), с изменениями F. Hiemstra, Амстердам.

http://jurassic.ru/



Илл. 150. Типы спикул Demospongiae (кремнезёмные спикулы).
1–11, 33–34: мегасклеры. 1 — стиль; 2 — тилостиль; 3 — тилота; 4 — окс; 5 — стронгила; 6 — акантостиль; 7 — вертициллятный (дисковый) акантостиль; 8 — плагиотриена; 9 — ортотриена; 10 — анатриена; 11 — дихотриена; 12–32: микросклеры; 12 — c-сигма; 13 — s-сигма; 14 — токсона (дужка); 15 — форцепс (шпилька); 16 — оксидискорабда; 17 — равноконечная изохела, вид сбоку; 18 — разноконечная анизохела, вид сбоку; 19 — биротуль; 20 — бипоцилла, вид спереди; 21 — бипоцилла, вид сбоку; 22 — сферанкора; 23 — вертициллятная дискорабда; 24 — оксисферастра; 25 — тиластра; 26 — оксиастра; 27 — антастра; 28 — антосферастра; 29 — стеррастра; 30 — селенастра; 31 — аспидастра; 32 — спиластра с шипами; 33–34: литистидные спикулы; 33 — филлотриена; 34 — десма. Высота спикул в 1–7: 0,1–0,3 мм; 8–11: 0,5–1 мм; 12–32: 0,01–0,05 мм; 33–34: 0,15–0,3 мм. По Wiedenmayer (1977), с изменениями F. Hiemstra, Амстердам.

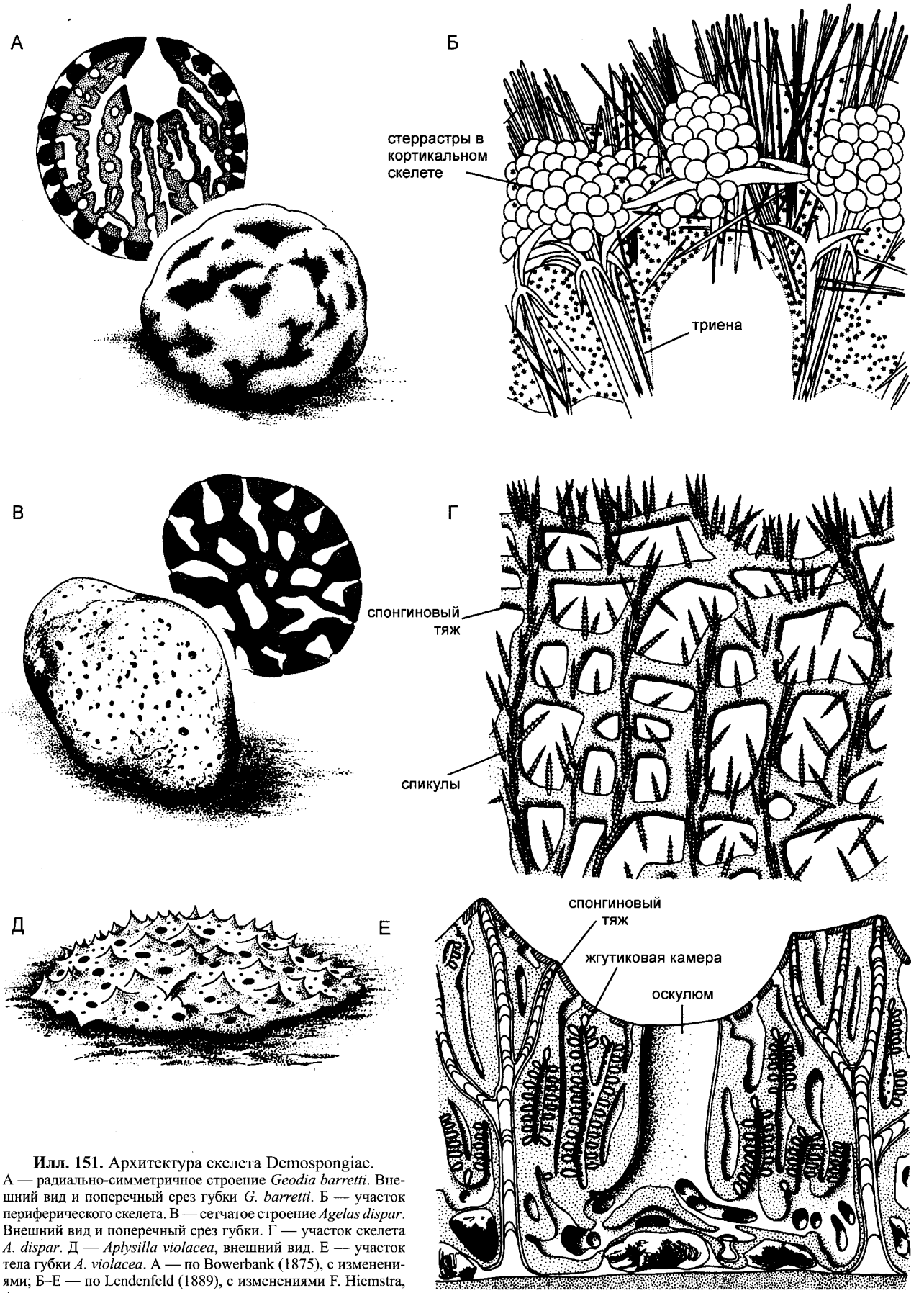
выделяются животным во внешнюю среду. При повреждении губки их концентрация возрастает.

Внеклеточные компоненты мезохила являются продуктами его клеток, компонентами могут быть органические молекулы (например, гликопротеины), составляющие основную часть мезохила, а также пищевые частицы и секреты, свободнолежащий фибриллярный коллаген и связанные друг с другом органический и неорганический скелет. Свободный коллаген найден у всех губок. Он представляет собой слабо структурированную субстанцию, придающую прочность. У демоспонгий найдены две формы коллагена: одна представлена гладкими, другая — шероховатыми фибриллами. Обе формы поперечно-полосатые и достигают в диаметре 20–400 нм. Кроме того, особый вид коллагена, **спонгин,** является частью скелета. Это богатая йодом форма коллагена, встречающаяся только у губок. Микрофиламенты спонгина выделяются **спонгиобластами** и достигают около 8 нм в толщину (табл. 3). У некоторых групп демоспонгий они сплетаются в толстые спонгиновые волокна, либо образующие чисто органический сетчатый скелет, либо соединяющие между собой элементы минерального скелета. Спонгин также входит в состав оболочки геммулы пресноводных губок (илл. 159). У известковых и стеклянных губок спонгин отсутствует.

Помимо в разной степени развитого коллагенового скелета, большинство губок обладает ещё и **минеральным опорным скелетом**: **кремнезёмными** (Hexactinellida и Demospongiae) (илл. 150, 152) или **известковыми** (Calcarea) (илл. 153) **спикулами** и/или **массивным известковым базальным скелетом** (Calcarea и Demospongiae) (илл. 154А,Б). Кремнезёмные спикулы формируются **внутриклеточно** — внутри отдельных **склеробластов**, известковые же (илл. 149) образуются внеклеточно группой из двух–семи склеробластов, причём число склеробластов определяет число лучей формирующейся спикулы. Известковый базальный скелет является, по-видимому, продуктом внеклеточного отложения, однако это еще не до конца исследовано. Кремнезёмные спикулы могут строиться вокруг внутриклеточной органической (осевой или **аксиальной**) нити.

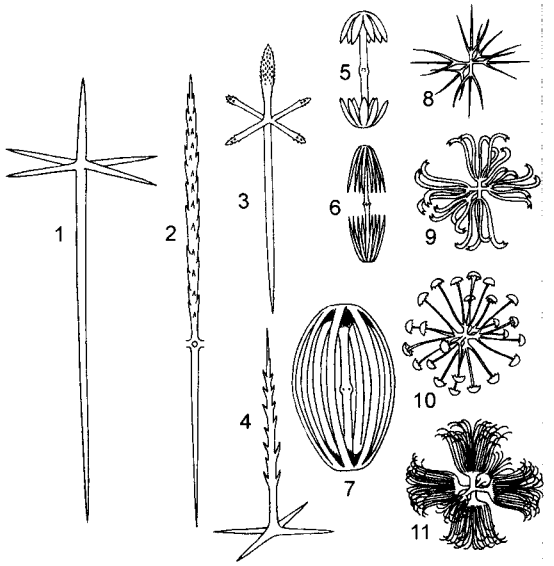
Аксиальные нити демоспонгий, в поперечном сечении трёх- или шестиугольные, аксиальные эле-

http://Jurassic.ru/



Илл. 151. Архитектура скелета Demospongiae.
А — радиально-симметричное строение *Geodia barretti*. Внешний вид и поперечный срез губки *G. barretti*. Б — участок периферического скелета. В — сетчатое строение *Agelas dispar*. Внешний вид и поперечный срез губки. Г — участок скелета *A. dispar*. Д — *Aplysilla violacea*, внешний вид. Е — участок тела губки *A. violacea*. А — по Bowerbank (1875), с изменениями; Б–Е — по Lendenfeld (1889), с изменениями F. Hiemstra, Амстердам.

http://jurassic.ru/



Илл. 152. Типы спикул Hexactinellida (кремнезёмные спикулы).
1–4 — мегасклеры: 1 — гексактина; 2 — унцината; 3 — пиннула; 4 — пентактина; 5–11 — микросклеры: 5–6 — амфидиски; 7 — сильно модифицированный амфидиск; 8 — оксигексастра; 9 — флорикома; 10 — дискогексастра; 11 — аспидоплюмокома. По Schulze (1887), с изменениями F. Hiemstra, Амстердам.

менты стеклянных губок — четырехугольные. В обоих случаях они одеты мембраной (силиколеммой), внутри которой и происходит процесс роста спикулы (силицификации). Спикула состоит на 90% из SiO_2, а на остальные 10% из других веществ. Прирост спикулы пресноводной губки составляет 5 мкм в час, для образования целой спикулы требуется около 40 часов. Спикулы разных групп губок значительно различаются по своей форме, толщине и длине. Готовая спикула доставляется сопровождающими клетками к определённому месту каркаса опорного скелета. Спикулы стеклянных губок образуются многоядерными склеробластами.

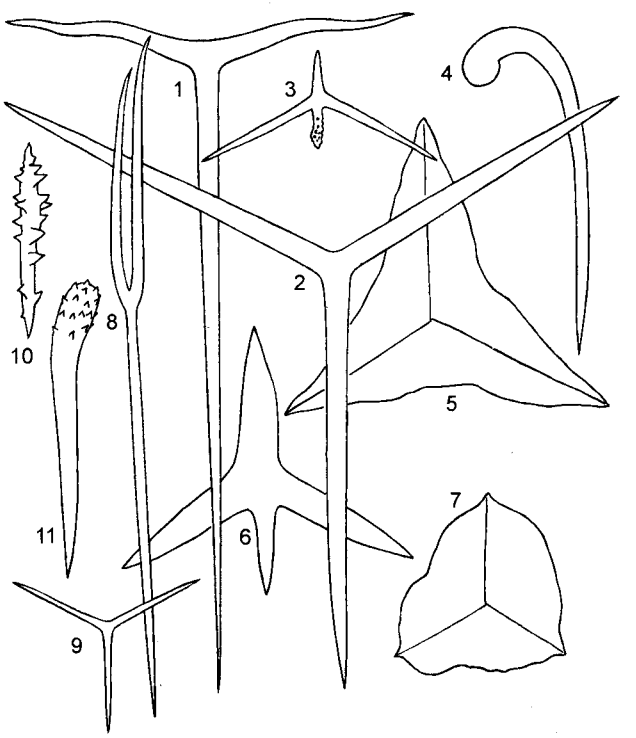
По размеру, функциям и месту расположения в теле губки спикулы делят на **мегасклеры** и **микросклеры**. Надо заметить, что это деление относительно: микросклеры одной группы губок могут быть такого же размера, как мегасклеры другой. Часто микросклеры образуются специальными мелкими склеробластами (микросклеробластами).

По форме спикулы делят на множество **типов** (илл. 150, 152, 153). При этом определяющими признаками являются: число осей (моно-, ди-, три-, тетра- или полиаксонные), число лучей (моно-, ди-, три-, тетра- или полиактиновые), форма окончаний лучей (острая, тупая, кнопкообразная), форма самой спикулы (прямая, изогнутая, С-образная, звездообразная, спиралевидная и т.д.) и её орнамент (гладкий, зернистый, шипастый и т.д.). Эти типы спикул встречаются у разных групп губок в разном соотношении, и поэтому они имеют большое таксономическое значение.

Соединяясь между собой, отдельные **кремнезёмные спикулы** демоспонгий создают скелет определённой формы. Скрепляющим спикулы материалом в большинстве случаев служит спонгин. Почти все лишённые кремнезёмных спикул демоспонгии (например, Dictyoceratida) снабжены хорошо развитым спонгиновым скелетом. Существует огромное множество форм и типов организации скелета, придающих каждой губке характерный только ей внешний вид. Тем не менее, можно выделить три основных типа строения губок: радиально-симметричный, ретикулятный (сетчатый) и дендритный (древовидный) (илл. 151).

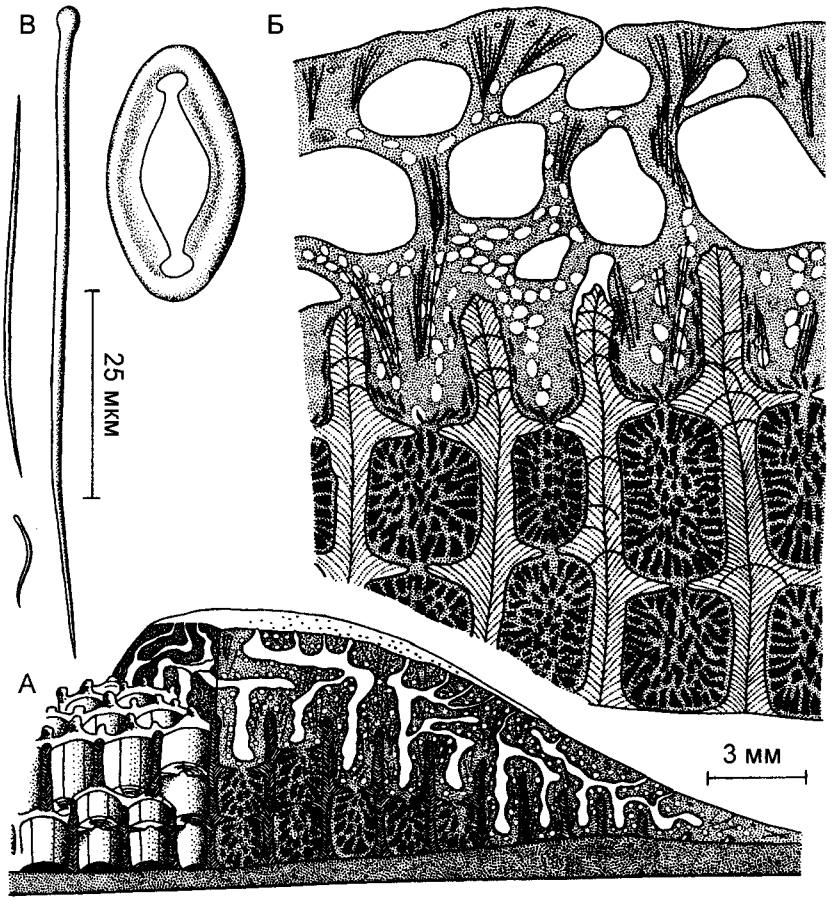
Разнообразие типов конструкций губок соответствует разнообразию их форм роста: от тонких корочек до бокалов, диаметр которых может достигать 1 метра и более, от маленьких кустиков до организмов, напоминающих по форме музыкальную трубу. Однако последние компьютерные исследования показали, что все это разнообразие форм имеет в своей основе одну простую форму и один простой процесс роста. Огромное количество форм тела губок создаётся относительно небольшими отклонениями от основной формы, а также изменениями условий окружающей среды.

Помимо внутреннего **основного скелета** (**хоаносомного скелета**), многие губки имеют ещё и **кож-**



Илл. 153. Типы спикул Calcarea (известковые спикулы).
1 — триактиновая, с неравными углами между лучами; 2 — триактиновая, с равными углами; 3 — микротетрактиновая; 4 — микродиактиновая; 5 — триактиновая щитковая; 6 — тетрактиновая; 7 — щитковая; 8 — камертон; 9 — микротриактиновая; 10 — микродиактиновая с шипами; 11 — микродиактиновая с апикальными шипами. По Haeckel (1872) и Vacelet (1961), с изменениями F. Hiemstra, Амстердам.

http://jurassic.ru/



Илл. 154. *Merlia normani* (Demospongiae, Poecilosclerida), с базальным известковым скелетом из камер.
А — поперечный срез; слева — мртвый известковый скелет, справа — живая губка. Б — участок губки с живой тканью в верхней половине и известковыми камерами в нижней. В — кремнезёмные спикулы: тилостиль, клавидиск, рафида и комма. По Kirkpatrick (1908) и Van Soest (1984), с изменениями F. Hiemstra, Амстердам.

ный (эктосомальный) скелет, защищающий губку снаружи от конкурентов и хищников. Строение кожного скелета также разнообразно. В нём встречаются как горизонтально расположенные спикулы, которые лежат поодиночке или стопками параллельно поверхности губки, так и вертикальное расположение, при котором спикулы образуют частокол или пучки. Кроме того, у многих губок на поверхности имеется слой плотно упакованных микросклер. С кожным скелетом связано и присутствие у многих губок в разной степени развитой периферической зоны (**кортекс**), которая лишена жгутиковых камер; эта зона частично укреплена специальными спикулами, а также фибриллами коллагена. Кортекс хорошо различим на срезе губки и невооружённым глазом.

Скелет стеклянных губок Hexactinellida не несёт скрепляющего спикулы спонгина. Однако в некоторых группах соседние спикулы сливаются своими концами, образуя прочный каркас. Благодаря шестилучевому строению спикул стеклянных губок, их скелет является упорядоченным и довольно цельным (илл. 152).

Кремнезёмные спикулы отмерших стеклянных и кремнероговых губок местами образуют на морском дне плотные войлокоподобные отложения, иногда достигающие двухметровой толщины.

Известковые спикулы характерны только для известковых губок Calcarea. Известковые и кремнезёмные спикулы не гомологичны друг другу, поскольку они различаются способом образования и, кроме того, у известковых спикул отсутствует органическая аксиальная нить. Число склеробластов, участвующих в постройке одной спикулы, зависит от числа лучей этой спикулы: два склеробласта образуют одноосную спикулу, шесть — трёхосную, а семь — четырёхосную. Прирост $CaCO_3$ (всегда в виде кальцита) идёт внеклеточно, примерно со скоростью 2 мкм в час. Известковые спикулы (илл. 153) менее разнообразны по своей форме, чем кремнезёмные.

Чаще всего основной формой известковых спикул является триактиновая. Кроме того, встречаются тетрактиновые и диактиновые спикулы. Несмотря на то, что в размере спикул известкового происхождения существует некоторый разброс, деления на микро- и мегасклеры нет. Примерами особых форм служат, например, камертонообразные или чашевидные спикулы. В общем, разнообразие форм у известковых спикул ограничено, и связано это, видимо, с тем, что у Calcarea нет скрепляющего спикулы спонгина. Лишь немногие виды известковых губок превышают по размеру 10 см. Наиболее типичная форма — трубкообразная, но встречаются и корковые.

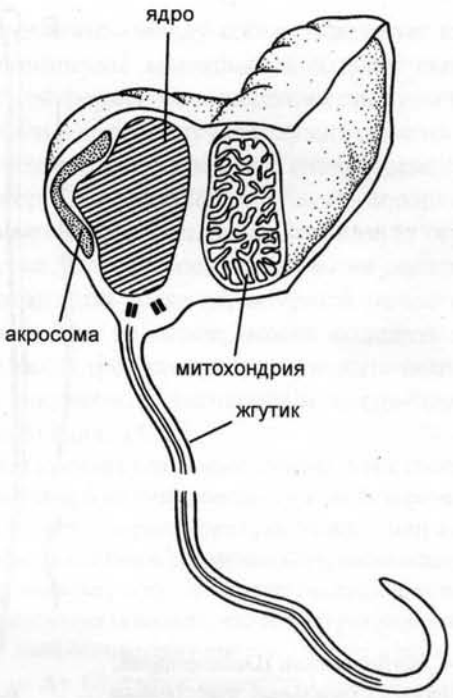
http://Jurassic.ru/

У современных губок **известковый базальный скелет** образуется редко, однако он довольно широко распространён в геологической истории губок. Важным отличием базального скелета от описанных выше известковых спикул служит радиально-симметричное, а не параллельное расположение слагающих его игловидных кристаллов. Известковая масса организована в этажи из маленьких, более или менее равномерно расставленных камер. При этом ткани, находящиеся вокруг камер и внутри них, имеют складчатую форму. Отдельные мягкие части губки полностью окружены известковой массой.

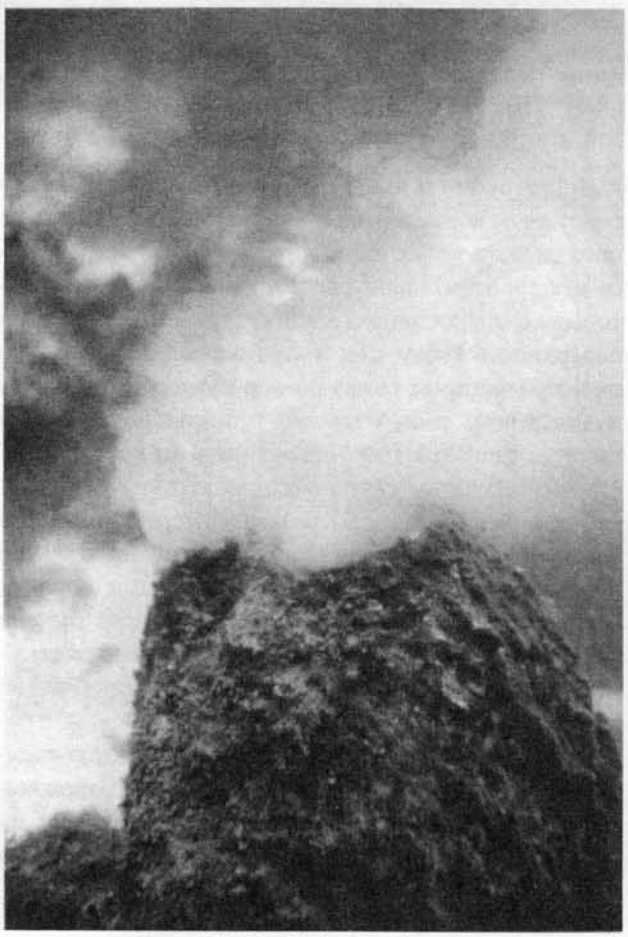
Сочетание базальных скелетов (илл. 154) с неплотно расположенными известковыми спикулами было найдено у меловых ископаемых уже давно (так называемые фаретронные губки, Pharetronida). Некоторое время назад такой скелет обнаружен и у живых губок из морских пещер. Как базальный скелет, так и неплотно расположенные отдельные спикулы, имеют известковое происхождение, поэтому не было никаких причин, препятствующих объединению известковых и фаретронных губок в одну группу. Ситуация изменилась, когда были обнаружены живые губки, обладающие наряду с известковым базальным скелетом ещё и отдельными кремниевыми спикулами. Ещё несколько лет назад таких губок рассматривали как отдельный таксон Sclerospongiae — так как известь некоторых из них была определена как арагонит (у других губок карбонат кальция представлен другой модификацией — кальцитом). Однако с тех пор было неоднократно показано: некоторые виды склероспонгий родственны демоспонгиям в связи со сходством кремнезёмных спикул и мягких частей тела, помимо арагонитовых скелетов у них встречаются и кальцитовые и, наконец, ископаемые «Sclerospongiae» найдены почти во всех отрядах демоспонгий. В настоящее время общепризнано, что базальный известковый скелет возникал в эволюции губок несколько раз, возможно, под влиянием определённых экологических условий.

Размножение и развитие

Для губок характерно **половое** размножение, сходное с половым размножением Metazoa. Гонады, как таковые отсутствуют, дифференцированные половые клетки лежат поодиночке или группами в мезохиле. Многие виды **гермафродиты** (протерандрические или протерогинические). **Раздельнополость** свойственна пресноводным губкам. Известен случай смены губкой её пола в течение года. **Сперматозоиды** (илл. 155) образуются из хоаноцитов видоизмененных жгутиковых камер — сперматоцист. Сперматозоиды известковых губок Calcarea неподвижны и доставляются к ооциту клетками-носительницами.



Илл. 155. Строение сперматозоида *Oscarella lobularis*. По Baccetti et al.(1986).

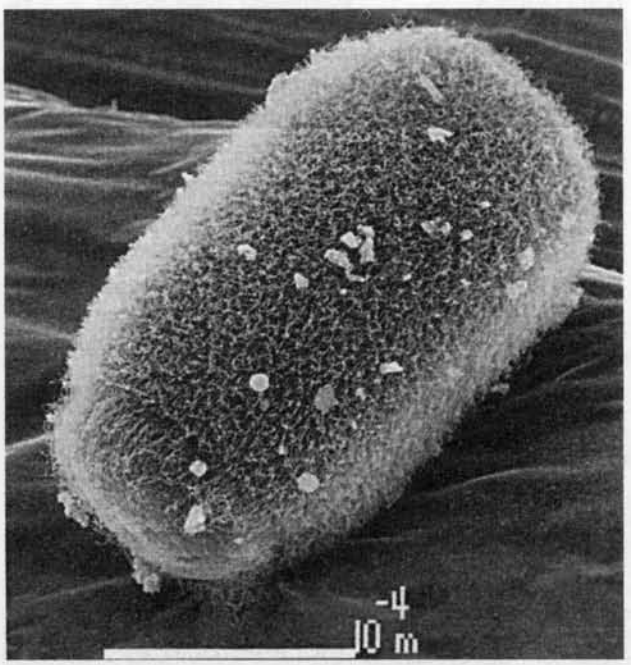


Илл. 156. *Neofibularia nolitangere*. «Курящаяся губка» (ширина: около 50 см). Массированный выброс сперматозоидов на рифе Карибского моря. Оригинал M. Reichert, Амстердам.

http://jurassic.ru/

Происхождение **женских половых клеток** неясно. Нет сомнений в том, что яйцеклетки пресноводных губок происходят от археоцитов. Напротив, результаты исследований, проведенных с морской губкой *Suberites massa*, говорят в пользу образования её яйцеклеток из хоаноцитов. Окружающий яйцеклетку **фолликулярный эпителий** во всех случаях представляет собой видоизменённые археоциты. Яйцеклетка растёт за счёт поглощения пищи, в частности, фагоцитируя соседние клетки различного происхождения, **трофоциты**. У многих морских губок яйцеклетка окружена группой нефагоцитирующих трофоцитов, формирующих подобие желточной оболочки. Связки из зрелых яйцеклеток и трофоцитов либо выходят в воду, либо остаются на периферии тела губки, где и происходит оплодотворение. В первом случае нередко наблюдается впечатляющий синхронизированный выход гамет в воду, так называемое «**курение**» или «кипение» губок: вся популяция губок одновременно выпускает в воду и сперматозоиды («бледный дым»), и «связки» яйцеклеток с трофоцитами («густой дым», представляющий собой слизистую жидкость). Таким образом достигается максимальная эффективность оплодотворения.

У губки тропических рифов *Neofibularia nolitangere* синхронизация заходит так далеко, что наступление происходящего раз в год и длящегося три дня «курения» (илл. 156) можно предсказать заранее. У губок с внутренним оплодотворением, как правило, нет чётко ограниченного периода размножения, а в тропиках размножение может происходить круглогодично.



Илл. 157. Паренхимула — личинка роговой губки *Haliclona oculata* (Demospongiae).
Оригинал M. Wapstra, Амстердам.

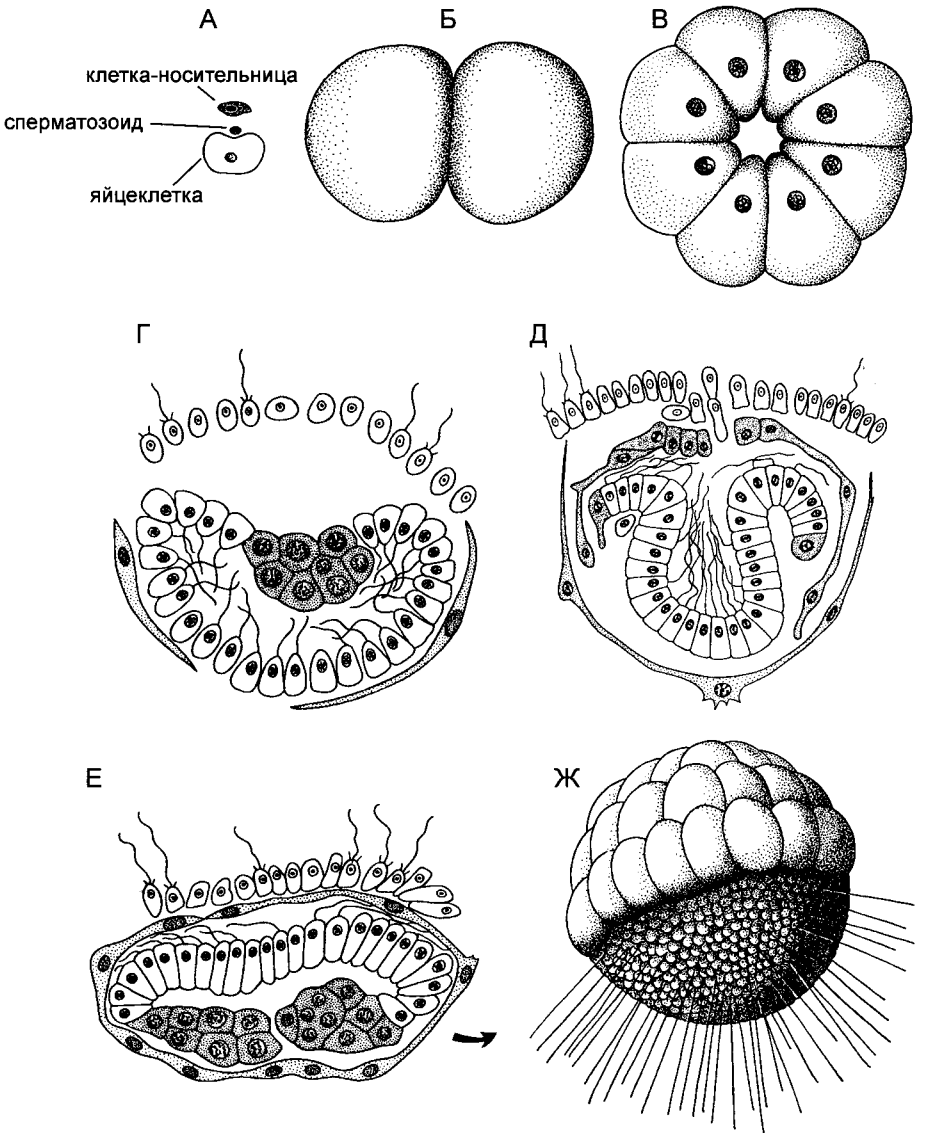
В случае внутреннего оплодотворения эмбрионы остаются в теле губки до стадии зрелой личинки, поэтому размножение таких живородящих губок хорошо изучено. Для зиготы характерно **полное дробление** с образованием равных бластомеров (илл. 158Б,В). В результате дробления формируется либо плотная, без внутренней полости **стерробластула** (у большинства Demospongiae и Hexactinellida), либо полая **целобластула** (у Calcarea и некоторых Demospongiae) (илл. 158Г). Стерробластула пресноводных губок включает в себя около 2 000 богатых желтком клеток. Последние дифференцируются в течение развития личинки в снабжённые ресничками клетки наружного слоя или в склеробласты внутренних тканей. Многие из богатых желтком клеток остаются недифференцированными. Созревающие **личинки** часто уже несут в себе спикулы и фибриллы коллагена. Плотные **паренхимулы** без внутренней полости (илл. 140, 157) достигают 300–700 мкм, способны к передвижению, иногда к ползанию, но чаще к плаванию, и обладают отрицательным геотропизмом.

Один из характерных для многих личинок способов движения — штопорообразный. Особенности движения связаны, по всей вероятности, с расположением ресничек. Среди различных групп губок существует большое разнообразие в узоре ресничек личинок, кроме того, длина ресничек может быть различной. У личинок некоторых губок, например пресноводных, вторично формируется внутренняя полость, что, несомненно, влияет на их поведение.

Личинки известковых губок и некоторых демоспонгий сохраняют свою полость. У группы Calcaronea целобластула превращается в **амфибластулу** (илл. 158) — личинку, состоящую из неодинаковых по величине клеток. Задний конец этой личинки лишен ресничек, а в экваториальной части находятся четыре специализированные клетки, расположенные крестом* . Формирование этой личинки — сложный процесс. Она развивается из стомобластулы, где жгутики клеток изначально обращены во внутреннюю полость. Стомобластула выворачивается через своё отверстие (фиалопор) наизнанку, после чего жгутики оказываются снаружи. Такой способ развития личинки уникален, он не встречается ни у каких других животных. Через несколько часов (до трёх дней) личинка оседает на твёрдый субстрат и прикрепляется к нему с помощью выделяемого коллагена. Сразу после этого начинается образование пинакодермы, и лишь потом появляются жгутиковые камеры (прикрепление и метаморфоз; илл. 138).

* Эти клетки содержат пигмент и светопреломляющие тела; у них предполагают наличие светочувствительной функции (*прим. ред.*).

http://jurassic.ru/



Илл. 158. Формирование амфибластулы — личинки известковой губки *Sycon raphanus*.
А — оплодотворение. Б — стадия двух бластомеров. В — стадия восьми бластомеров, вид с полюса. Г — стомобластула с дифференцированными макромерами и микромерами, жгутики последних направлены внутрь. Д, Е — выворачивание стомобластулы. Ж — амфибластула. По Dusbosq и Tuzet (1935), с изменениями F. Hiemstra, Амстердам.

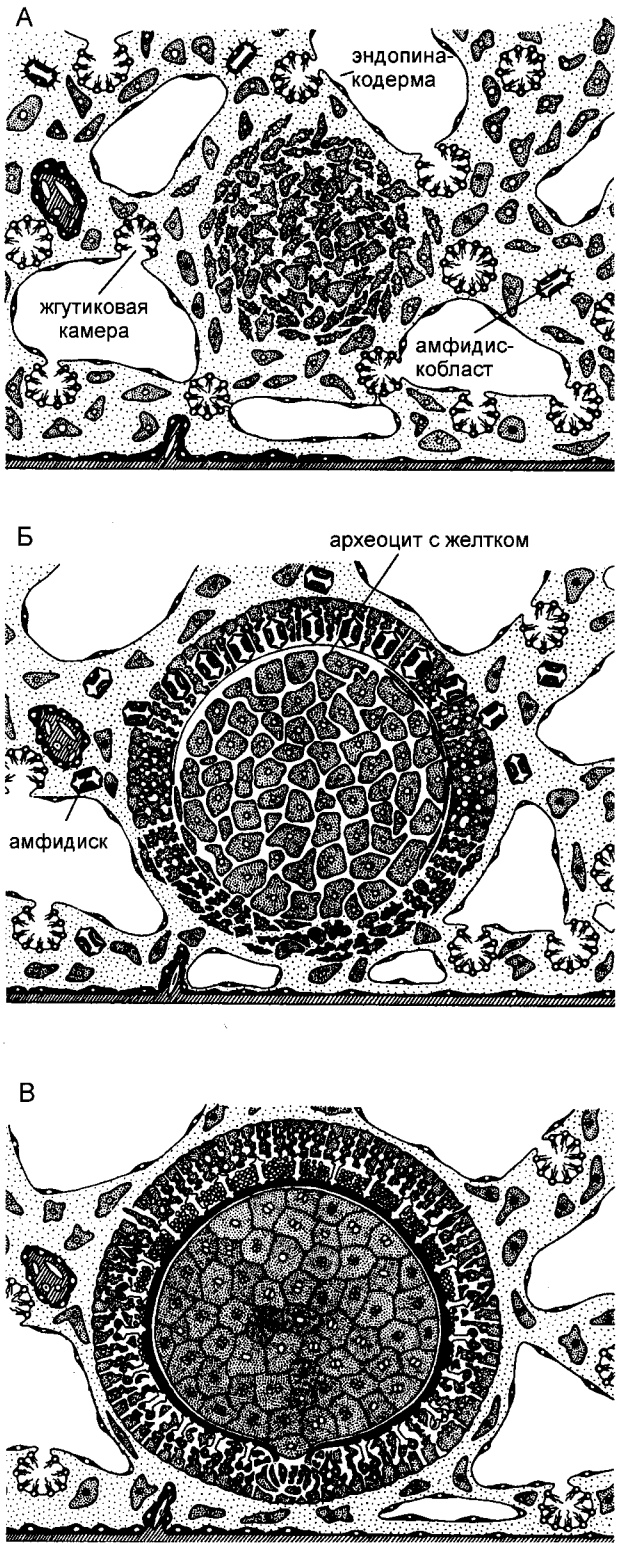
Бесполое размножение может осуществляться путём **фрагментации** или образования специальных внутренних **покоящихся почек**. Некоторые губки отпочковывают наружу почти готовые молодые губки, которые потом могут обнаруживаться даже в планктоне. Они несут в себе все типы клеток, часто даже целые скелеты, но не имеют жгутиковых камер. Последние формируются из археоцитов после прикрепления губки к субстрату.

Наиболее распространенная форма бесполого размножения — образование капсуловидных **геммул**, достигающих 0,3–1 мм в диаметре (илл. 159). Геммулы известны у большинства пресноводных, а также у ряда морских губок. Характерным для них является наличие толстого внешнего слоя спонгина, укреплённого особыми спикулами (**геммосклерами**). Геммула состоит из одного типа клеток — богатых желтком **тезоцитов**. В отличие от почек, образующихся в результате упомянутого почкования и служащих для распространения губок, геммулы, в первую очередь, являются стадией переживания неблагоприятных условий. Тело губки периодически отмирает и полностью распадается (илл. 160), остаются только геммулы. С наступлением благоприятных условий из геммул развиваются новые губки. Формирующиеся из личинок и геммул молодые губки могут сливаться с другими молодыми губками того же вида, в результате чего возникает одна жизнеспособная губка.

По **способности к регенерации** губки превосходят почти все остальные группы Metazoa.

Эта особенность нашла своё применение в аквакультуре туалетной губки уже давно. Губку режут на маленькие кусочки, прикрепляют их к канату и опускают в воду на срок от нескольких месяцев до полутора лет. За это время образуется большое количество полноценных особей. Высокую регенерационную способность губок используют и для изучения их физиологии. Для этого кусочек губки

http://jurassic.ru/



кладут на покровное стекло, к которому губка в скором времени прирастает. Затем накрывают часть губки вторым покровным стеклом. Так образуется очень тонкий слой живой ткани (сэндвич-культура), которая далее изучается в проходящем свете. Для того чтобы исследовать поведение различных клеток, ткани губки расчленяют на отдельные клетки химическим или механическим способом (пропуская губку через металлическое сито). Если одну из таких отдельных клеток поместить в один сосуд жидкости, из неё на дне снова формируется одна молодая губка. Высокой способностью к регенерации губки обязаны не только модульной организации их тела, но, как показывает следующий пример, и широким морфогенетическим возможностям (омнипотентности) археоцитов. При повреждении тела губки большинство археоцитов превращается в пинакоциты и хоаноциты, в результате чего происходит восстановление пинакодермы и хоанодермы. Весь процесс длится не дольше нескольких дней.

Рост и возраст губок сильно варьируют. Они зависят как от внутренних, так и от внешних факторов (экологические стратегии, перепады температуры в течение года, наличие засушливого периода). Некоторые губки живут всего 1 год (например, многие обитающие в холодных водах известковые губки), возраст других может достигать 500 лет (например, тропические рифовые губки или глубоководные губки).

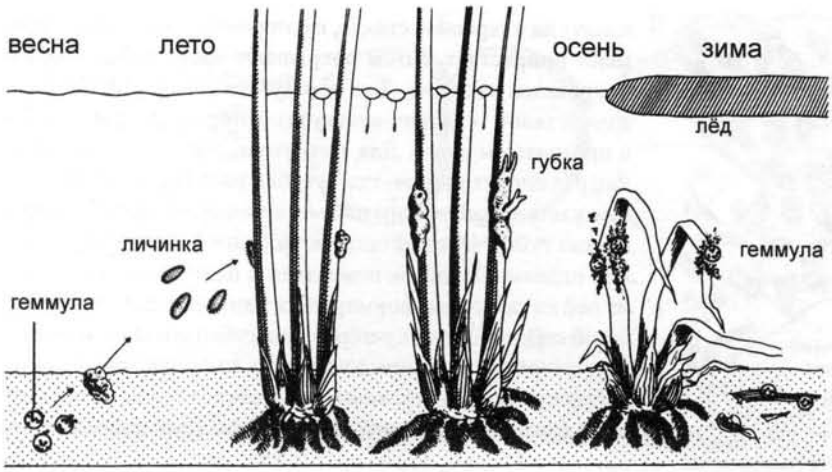
Скорость роста колеблется в пределах от нескольких миллиметров до нескольких дециметров в год. Сравнительно быстро идёт рост молодой губки, с увеличением объёма тела рост асимптотически замедляется. В связи с тем, что губки обладают модульной организацией, у них может происходить и уменьшение размеров. Предполагается, что фрагментация, свойственная некоторым рифовым губкам, является их экологической стратегией.

Систематика

Новые палеонтологические, цитологические и молекулярно-биологические данные, а также углублённый филогенетический анализ классических признаков, привели к значительным изменениям в традиционной системе Porifera. Так, стало понятно, что во всех более ранних системах выделяемый таксон Sclerospongia представляет собой группу конвергентно возникших, обладающих базальным известко-

Илл. 159. Развитие геммулы пресноводной губки *Ephydatia fluviatilis*.
Продолжительность развития около 12 дней. А — скопление археоцитов, трофоцитов и спонгиобластов, происходящих из экзопинакоцитов. Археоциты питаются, фагоцитируя трофоциты, в результате чего образуется масса богатых питательными веществами двуядерных тезоцитов (В). Амфидискобласт — клетка, секретирующая амфидиск. Б — четырёхдневная геммула. Начало формирования эпителия из спонгиобластов, образующих спонгиновую оболочку, а также происходящих от археоцитов специальных склеробластов, которые секретируют спикулы геммулы и транспортируют их в спонгиновую оболочку. В — семидневная геммула с закрытым микропилем и вакуолярным слоем; археоциты двуядерные. Образующаяся, как правило, в неблагоприятное время года геммула не может начать развитие внутри тканей материнской губки. Она должна дождаться наступления благоприятных условий внешней среды; к этому времени материнский организм отмирает. Примерно через 40 часов после наступления благоприятных условий (например, температура выше 10°С) из геммулы выходят одноядерные, подобные пинакоцитам клетки (гистобласты), они формируют пинакодерму. Затем в пространство между оболочкой геммулы и пинакодермой проникают одноядерные, с малым содержанием желтка, археоциты. Начинается развитие молодой губки. По Langenbruch (1981).

http://jurassic.ru/

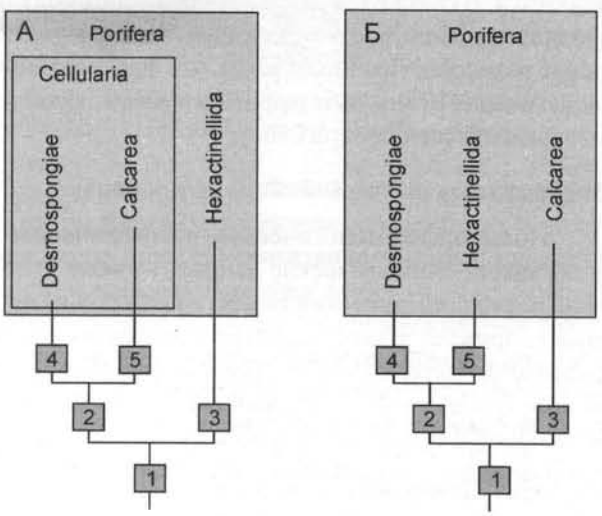


Илл. 160. Жизненный цикл пресноводной губки в водоёме зоны умеренного климата.
По Koecke (1984), с изменениями F. Hiemstra, Амстердам.

вым скелетом видов Demospongiae. В настоящее время в системе губок принято выделять три монофилетических таксона: **демоспонгии Demospongiae, известковые губки Calcarea** и **стеклянные губки Hexactinellida**. Филогенетические отношения этих таксонов между собой спорны. Некоторые авторы считают демоспонгий и стеклянных губок сестринскими группами (илл. 161Б). Общий предок обоих таксонов должен был обладать кремнезёмными спикулами, характерными как для Hexactinellida, так и для Demospongiae. В качестве следующей синапоморфии рассматривают сходство морфологии личинок (паренхимулы) обоих групп. Степень гомологии личинок этих групп между собой остаётся, однако, по сей день невыясненной.

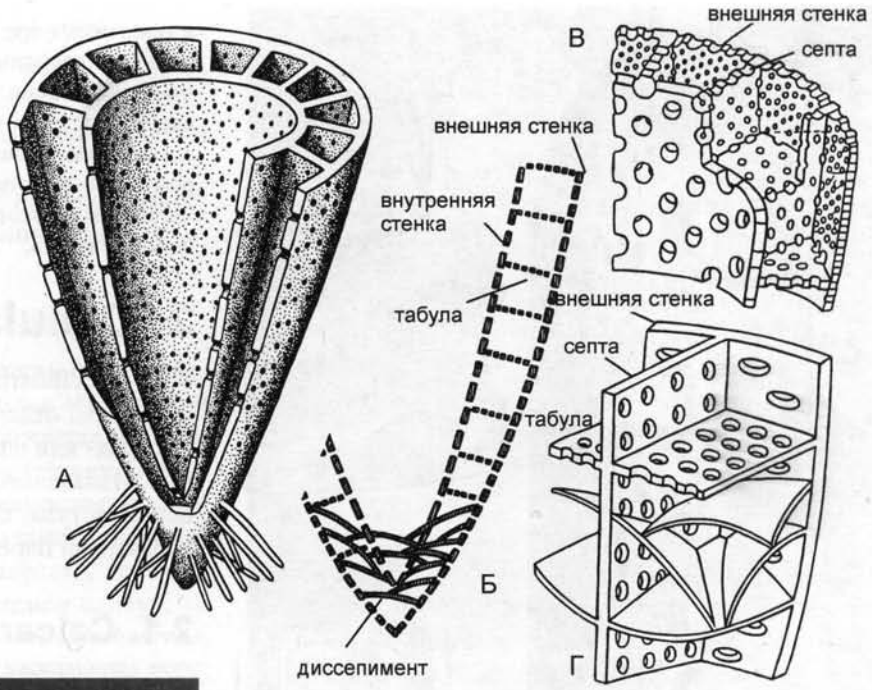
Вторая гипотеза родства (илл. 161А) считает сестринскими группами Demospongiae и Calcarea и противопоставляет им Hexactinellida. В пользу этой гипотезы говорят значительные цитологические и гистологические различия, играющие важную роль и в обсуждении вопроса о единстве Porifera: (1) демоспонгии и известковые губки обладают отдельными клетками, поэтому они объединяются в один таксон **Cellularia,** тогда как стеклянные губки имеют синцитиальную организацию (**Symplasma**); (2) организация системы каналов по типу лейкон свойственна только Demospongiae и Calcarea — жгутиковые камеры Hexactinellida устроены совершенно по другому; у Hexactinellida отсутствуют хорошо развитый мезохил (3) и пороциты (4), которые найдены у всех видов известковых и некоторых демоспонгий. Согласно этому представлению предок известковых губок утратил кремнезёмные спикулы. Представленная здесь система базируется на второй гипотезе и опирается на классификацию Хартманна (1982), в которой определяющими признаками являются организация скелета и строение спикул. Проблемные, а также некоторые небольшие группы, опущены.

Некоторые авторы относят к Porifera и группу исключительно ископаемых представителей †**Archaeocyatha**, известных из кембрия. Однако в пользу этого говорит только наличие пор в их известковых

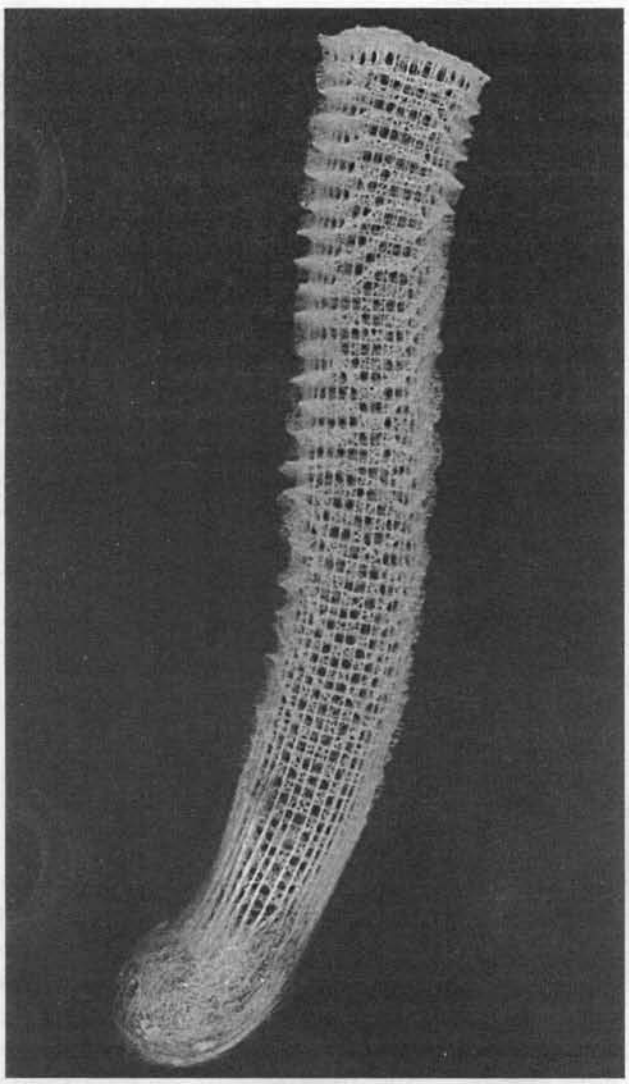


Илл. 161. Две альтернативные филогенетические системы Porifera.
А — система Mehl и Reiswig (1991). Апоморфии: [1] хоаноциты; фильтрационный способ питания с помощью жгутиков; археоциты. [2] Пинакодерма с пороцитами; округлые жгутиковые камеры. [3] Синцитиальная организация; вторичный ретикулюм; трёхосные кремнезёмные спикулы внутриклеточного происхождения; личинка — паренхимула Hexactinellida со ставрактиновыми спикулами. [4] Личинка Demospongiae — паренхимула; четырёхосные кремнезёмные спикулы внутриклеточного происхождения. [5] Известковые спикулы; утрата кремнезёмных спикул; утрата паренхимулы.
Б — система Boger (1988). Апоморфии: [1] хоаноциты; фильтрационный способ питания с помощью жгутиков; археоциты; округлые жгутиковые камеры. [2] Личинка — паренхимула; кремнезёмные спикулы внутриклеточного происхождения. [3] Известковые спикулы внеклеточного происхождения. [4] Личинка Demospongiae — паренхимула; четырёхосные кремнезёмные спикулы. [5] Синцитиальная организация; вторичный ретикулюм; трёхосные кремнезёмные спикулы; личинка — паренхимула Hexactinellida со ставрактиновыми спикулами; утрата пороцитов; утрата шарообразных жгутиковых камер.

http://jurassic.ru/



Илл. 162. †Archaeocyatha.
А — внешний вид †*Ajacicyathus* sp. Б–Г — детали известкового скелета. Оригинал F. Hiemstra, Амстердам.



Илл. 163. *Euptectella aspergillum* (Hexactinellida).
Высота около 40 см. Оригинал W. Mangerich, Оснабрюк.

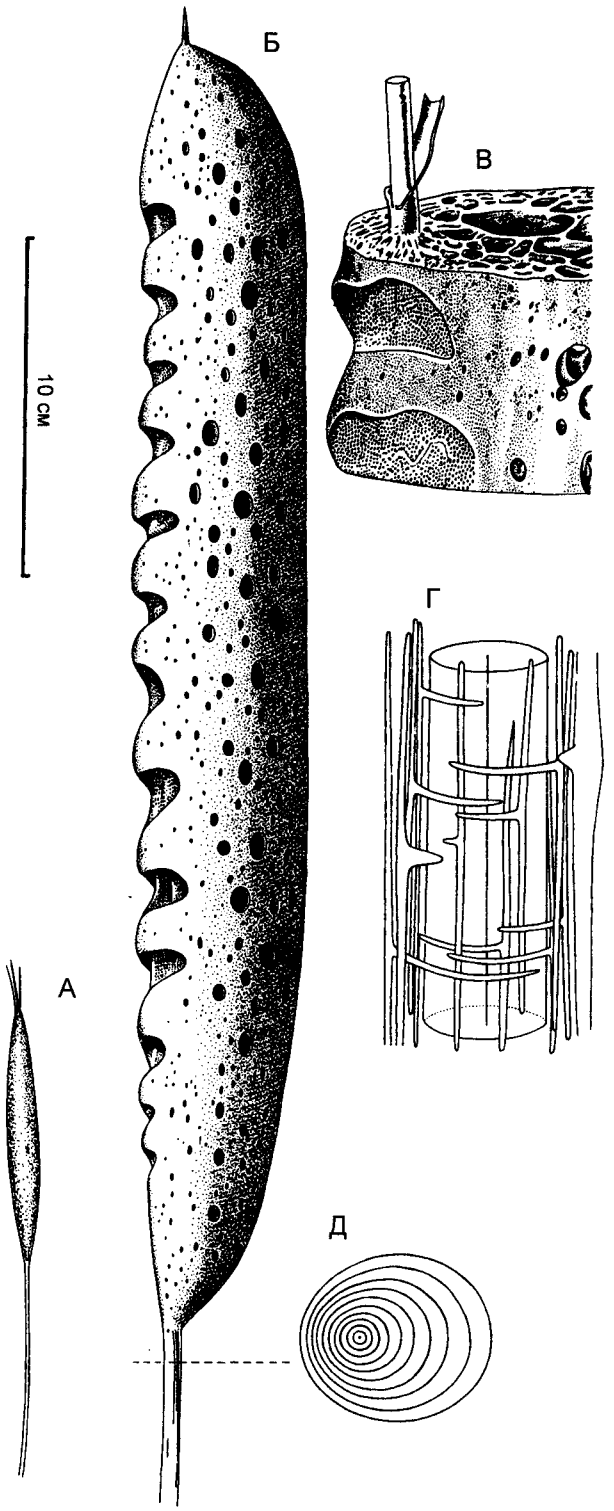
стенках. В большинстве своем бокаловидные Archaeocyatha имеют двойную стенку (илл. 162), пространство между которыми разделено регулярными перегородками.

1. Hexactinellida (= Symplasma), Стеклянные губки

Губки с трёхосными, чаще всего гексактиновыми (шестилучевыми), кремнезёмными спикулами внутриклеточного происхождения. Ткани имеют синцитиальную организацию. В хоаносоме находится вторичный органический скелет, служащий для укрепления жгутиковых камер. Личинки — лишенные полости паренхимулы, эмбриональный скелет состоит из ставрактиновых (четырёхлучевых) спикул. Исключительно морские организмы. Около 400 современных видов. Преимущественно глубоководные, но встречаются и в некоторых мелководных прибрежных районах, например, Антарктики и Британской Колумбии. Ископаемые стеклянные губки имели более широкое распространение по сравнению с современными. По всей вероятности, имело место вытеснение этой группы современными демоспонгиями. Многие виды обладают длинным стволом из крупных одноосных спикул, которым губка заякорена в илистом дне.

Monorhaphis chuni, Индийский океан, глубина 1 600 м (илл. 164). Губка имеет только одну базальную спикулу, достигающую 3 м в длину и 1 см в толщину. Насколь-

http://jurassic.ru/



Илл. 164. *Monorhaphis chuni* (Hexactinellida).
А — молодая губка. Б — взрослая губка. В — участок поперечного среза губки. Г — участок иглы, находящийся внутри губки. Д — поперечный срез иглы с концентрическими кольцами роста. Оригиналы F. Hiemstra, Амстердам.

ко известно, этот огромный кремнезёмный монолит образуется синцитием мегасклероцитов. — *Euptectella aspergillum* («корзинка Венеры»), высота около 30 см (илл. 163), раньше часто служила в Японии свадебным подарком. Дело в том, что внутри этой трубковидной губки часто поселяется пара креветок-симбионтов. Попав в губку еще на личиночной стадии, они не могут больше её покинуть из-за своего быстрого межлиночного роста. Это являет собой символ «заточения в браке». — *Scolymastra joubini* — огромная антарктическая губка бокаловидной формы, достигает 2 м в высоту и 1,5 м в диаметре. — *Hyalonema* spp., более 75 видов.

2. Cellularia

К Cellularia относят все губки, ткани которых состоят из отдельных клеток. Основной тип спикул четырёх- или одноосные, в любом случае не трёхосные. Изначальной личинкой, по-видимому, является целобластула. Однако для многих представителей характерна паренхимула без внутренней полости.

2.1. Calcarea, Известковые губки

Скелет представлен свободнолежащими либо, у отдельных видов, слившимися в массивные структуры известковыми спикулами различной формы. Спикула образуется внеклеточно несколькими склеробластами. Основная форма спикул, по-видимому, триактиновая (или трирадиальная), однако тетрактиновые и диактиновые также найдены почти у всех представителей. Кроме того, встречаются известковые базальные скелеты, прежде всего у ископаемых форм, и, реже, у современных представителей. Личинка имеет полость (целобластула или амфибластула), развивается внутри материнской губки. Насчитывается около 500 морских видов. Распространены на мелководье в умеренных и более тёплых районах.

Clathrina spp., образует сеть из тонких трубочек, космополит. Сходна с часто встречающейся в зарослях водорослей Средиземного моря *Leucosolenia variabilis*. — **Sycon ciliatum* (= *Scypha ciliatum*), 15–50 мм. Трубковидная губка с характерным воротничком вокруг устья (тип — сикон). В морях северного полушария.

2.2. Demospongiae, Обыкновенные губки

Cellularia с кремнезёмными спикулами, образующимися внутриклеточно, четырёх- или одноосными мегасклерами (могут отсутствовать) и большим разнообразием всевозможных микросклер (могут отсутствовать). Спикулы часто сочетаются со спонгином, в той или иной степени выполняющим роль опорного элемента. В разных группах обнаружено известковое основание, это реликтовая форма скелета. Личинки чаще паренхимулы, но встречаются также целобластулы и амфибластулы. Таксон демос-

http://jurassic.ru/

понгий объединяет 80–90% всех видов губок и большое морфологическое разнообразие форм, это самая крупная и самая важная группа Porifera. Демоспонгий можно найти во всех типах водоемов, включая пресноводные и глубоководные.

Поскольку классификация субтаксонов демоспонгий не совсем ясна, здесь описание только некоторых групп.

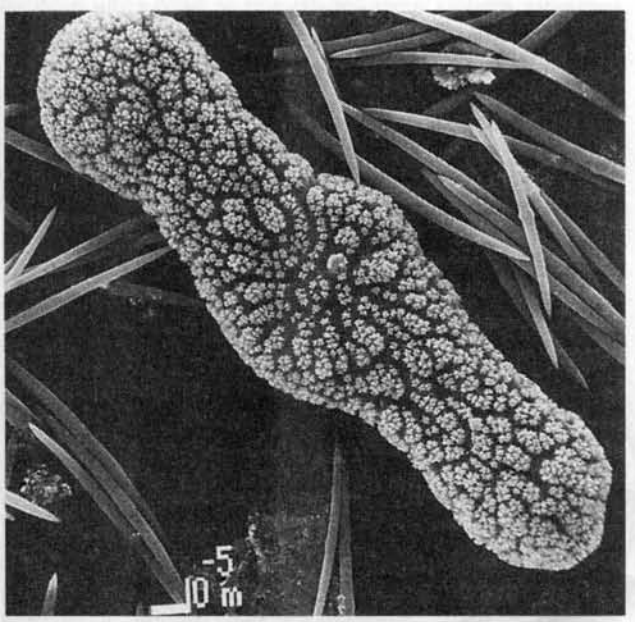
2.2.1. Astrophorida (Choristida)

Губки с одноосными (в основном, оксы) и четырёхосными (в основном, триены) мегасклерами и звёздчатыми микросклерами. Мегасклеры периферии упорядочены в радиально-симметричном порядке, микросклеры часто образуют самостоятельный внешний слой. Под этим эктосомальным скелетом чаще всего лежит органический кортекс, который поддерживается особым расположением спикул.

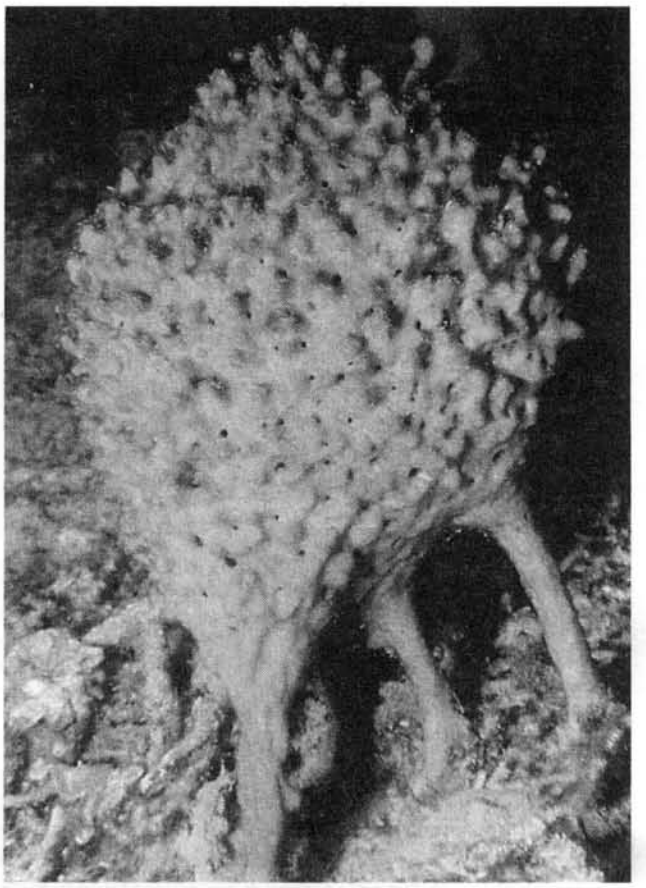
Важные роды: *Geodia*, *Erylus*, *Stelletta* и *Pachastrella*, представлены большим числом видов, населяющих морские водоёмы (илл. 165, 166).

2.2.2. Hadromerida

Только с однолучевыми мегасклерами (обычно тилостили, но встречаются также стили или оксы). Периферические мегасклеры лежат радиально-симметрично, а внутренние либо ориентированы беспорядочно, либо образуют сетчатую структуру. Микросклеры представлены астерами (иногда отсутствуют). Личинка — целобластула.



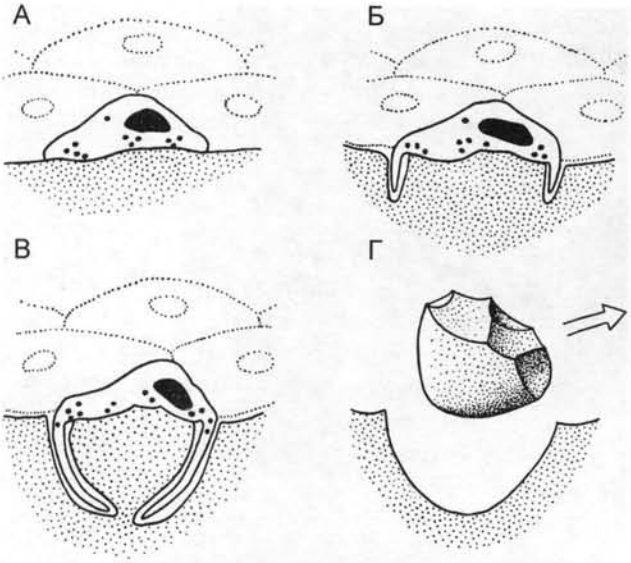
Илл. 165. Спикулы (аспидастра и микроксы) губки *Erylus trisphaerus* (Demospongiae, Astrophorida), Карибское море. Оригинал R. van Soest, Амстердам.



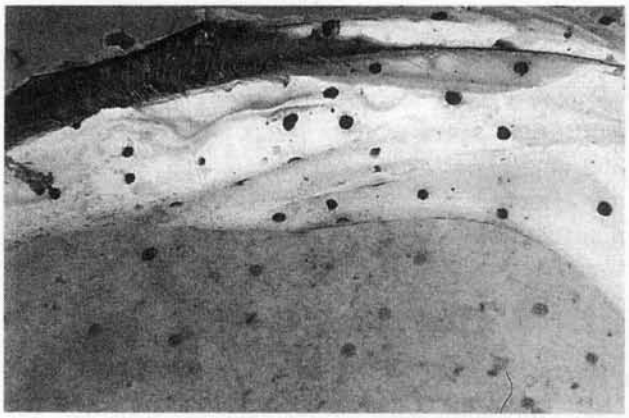
Илл. 166. *Melophlus sarassinorum* (Demospongiae, Astrophorida).
Оригинал R. Roosendaal, Амстердам.

Cliona spp., сверлящие эндолитические губки, сверлят отверстия и ходы в известковых субстратах (раковины мёртвых и живых моллюсков, кораллы, известковые и песчаниковые скалы), формируя вводящие и выводящие папиллы на внешней стороне субстрата, как, например, **Cliona celata* (илл. 168). За сверление отвечают специальные разъедающие клетки. Они выделяют кислоту, в результате чего от субстрата отделяется множество плоских, округлых кусочков извести («чипов»), диаметром около 50 мкм. Затем эти кусочки транспортируются по отводящим каналам в окружающую среду. Таким образом, во время сверления собственно растворению подвергается только малая часть субстрата (2–3%), основная часть просто выводится наружу (илл. 167, 168). Сверлящая деятельность этих губок имеет важное экологическое значение в таких известковых экосистемах, как коралловый риф, где они вносят значительный вклад в «разборку» рифового известняка. Для двух видов *Cliona* было установлено, что в среднем губкой перерабатывается в год 700 мг $CaCO_3$ в расчете на 1 $см^2$ ткани губки. При известной плотности этих губок это значит, что в год с 1 $м^2$ субстрата губками удаляется около 250 г $CaCO_3$. Надо отметить, что в результате сверления губок на разветвлённых кораллах значительно падает способность целых рифовых зон противостоять прибоям и штормам. Некоторые виды *Cliona* полностью съедают свой субстрат, а затем развиваются в совершенно обыч-

http://jurassic.ru/



Илл. 167. Сверлящая деятельность *Cliona* sp. (Demospongiae, Hadromerida).
А — клетки, растворяющие известковый субстрат. Б — растворяющая клетка образует выросты. В — отделение известкового кусочка от субстрата. Г — выведение кусочка через канальную систему сверлящей губки. По Pomponi (1987), с изменениями F. Hiemstra, Амстердам.



Илл. 168. *Cliona celata*, сверлящая губка в раковине моллюска.
Оригинал W. Westheide, Оснабрюк.

ную крупную губку, похожую на *Cliona* лишь своими характерными для рода папиллами. — **Suberites ficus*, пробковая губка, часто на раковинах моллюсков или на ракахотшельниках. — *Polymastia mammillaris*, папиллярная губка (илл. 169А). — *Tethya aurantium*, морской апельсин.

2.2.3. Agelasida

Демоспонгии, характеризующиеся мегасклерами в форме стилей и увенчанные венчиками из шипов. Основываясь на этих синапоморфиях, в таксон объединяют две совершенно непохожие друг на друга группы: Agelasidae со спонгиновым скелетом и Ceratoporellidae с известковым базальным скелетом. В ранних системах Ceratoporellidae выделяли как отдельный подкласс среди Sclerospongia, и помещались рядом с Demospongiae.

Agelas spp. (Agelasidae), особенно часто в коралловых рифах Карибского моря, разветвлённые или массивные виды, например *Agelas clathrodes*. — *Ceratoporella nicholsoni* (Ceratoporellidae), в глубоководных пещерах, похожа на коралл.

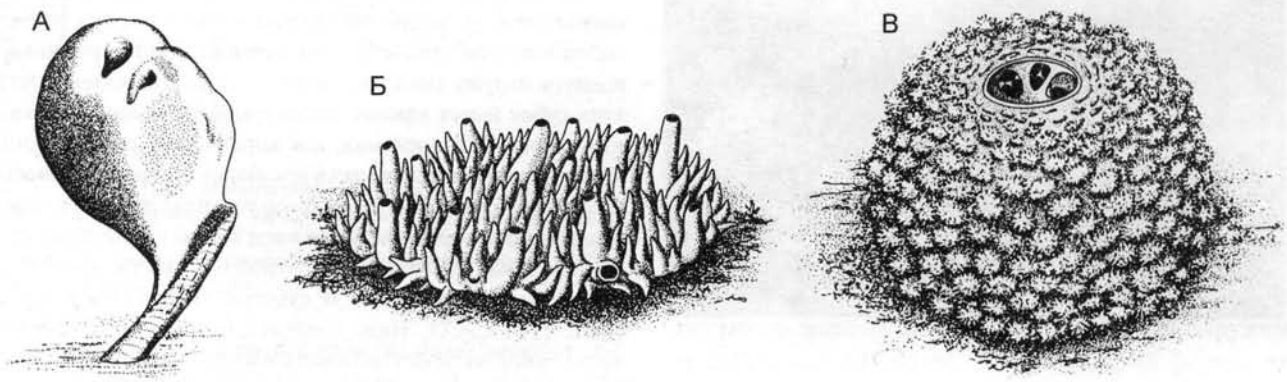
2.2.4. Halichondrida

Губки, лишё нные микросклер. Мегасклеры оксы и стили, часто неупорядочены.

**Halichondria panicea*, «морской каравай» (илл. 171), до 15 см, множество форм роста. В большинстве случаев поселяются на камнях, скалах, раковинах моллюсков или (в случае маленьких губок) на таких объектах, как водные растения, стволы деревьев, отмершие листья или торф. — *Ciocalypta* spp., специализируется на мягких грунтах (эндопсаммальный образ жизни).

2.2.5 Poecilosclerida

Самый обширный таксон внутри Demospongiae. Одноосные мегасклеры (обычно стили, часто замыс-



Илл. 169. Обычные виды демоспонгий (Demospongiae, Hadromerida). А — *Suberites ficus* на лопатоногом моллюске *Dentalium*. Б — *Polymastia mammillaris*. В — *Tethya aurantium*. Оригиналы F. Hiemstra, Амстердам.

http://jurassic.ru/



Илл. 170. *Xestospongia testudinaria*, туалетная губка (Demospongiae, Haplosclerida).
Коралловый риф, Индонезия. Оригинал R. Roozendaal, Амстердам.

ловатой формы) и сигмовидные микросклеры. Микросклеры отличаются большим разнообразием форм и орнамента: гладкие и покрытые иглами сигмы, гладкие и покрытые иглами токсы, изо- и анизохелы.

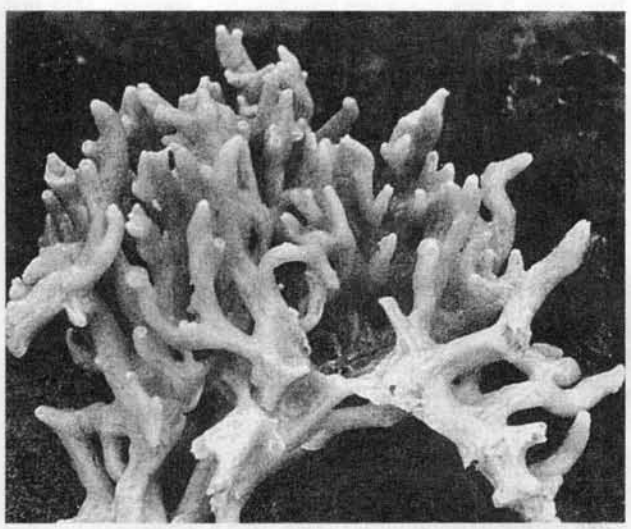
Myxilla incrustans, *Esperiopsis fucorum*, *Mycale* с более чем 150 видами. — *Clathria* с более чем 200 видами. — *Neofibularia nolitangere* (губка «не-трожь-меня»), Карибское море (илл. 156). — *Tedania ignis*, огненная губка. Раздражение кожи вызывают вещества, зачастую имеющие сложное строение и постоянно выпускаемые губкой в воду для защиты от хищников или же отпугивания территориальных конкурентов (кораллов, водорослей).

2.2.6. Haplosclerida

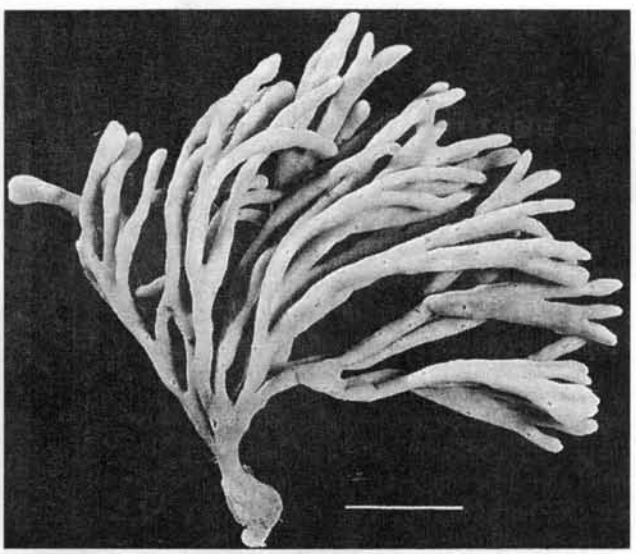
Скелет сетчатой организации, состоит из коротких окс. Часто имеется эктосомальная сетка из единичных спикул. Мегасклеры, если присутствуют, сигмовидной формы (сигмы или токсы, но не хелы). Личинки — паренхимулы, небольшого размера, как и у личинок Poecilosclerida, задний полюс без жгутиков; в то же время здесь имеется «юбочка» из длинных жгутиков.

**Haliclona oculata* (илл. 173), «оленьи рога», до 30 см высоты. — *Callyspongia*, тропический род, включающий большое количество видов. — *Xestospongia muta*, бокаловидная губка (диаметром более 1 м). — Пресноводные губки, Spongillidae, относят к Haplosclerida, несмотря на отсутствие у них сигмовидных микросклер и эктосомального скелета. **Spongilla lacustris*, бодяга озёрная, космополит, обитает во внутренних пресных и солоноватых водах с солёностью до 1,6%. **Ephydatia fluviatilis*, бодяга речная, образует наросты диаметром до 50 см; на мелководье стоячих или медленно текучих внутренних водоёмов (илл. 160).

Особая форма симбиоза с макроводорослями и кишечнополостными. В крайних случаях, например у обитающих в Индийском и Тихом океанах губки *Haliclona cymaeformis* и водоросли *Ceratodictyon spongiosum*, взаимосвязь настолько тесная, что результатом её является возникновение нового организма, не похожего ни на губку, ни на водоросль. Онтогенетическое развитие этого организма пока непонятно. Оба партнера симбиоза получают от



Илл. 171. *Halichondria panicea*, «морской каравай» (Demospongiae, Halichondrida).
Размер: около 15 см. Оригинал R. van Soest, Амстердам.



Илл. 173. *Haliclona oculata*, «оленьи рога».
Масштаб 3 см. Оригинал W. H. de Weerdt, Амстердам.

http://jurassic.ru/

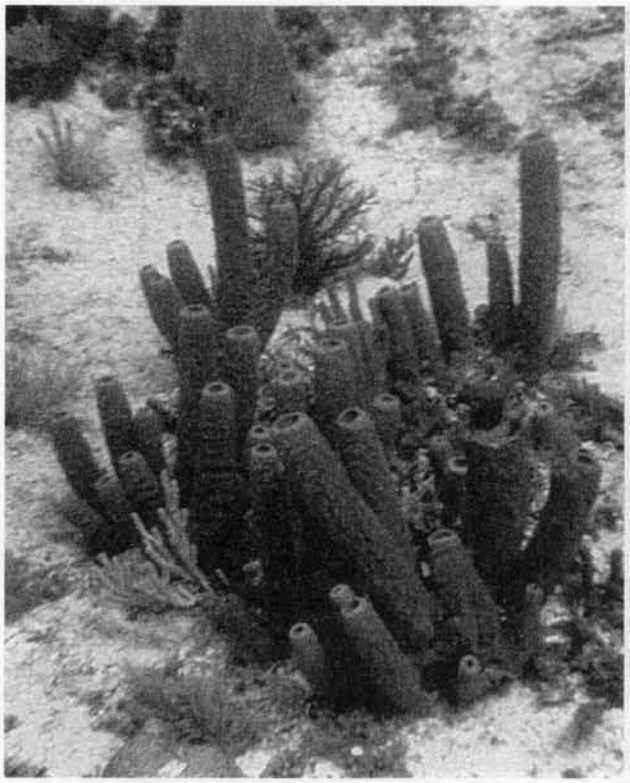
другого выгоду: губка — прочность, а водоросль — биохимическую защиту.

2.2.7. Keratosa

Губки, лишённые спикул. Среди Keratosa выделяют несколько, по всей видимости, не всегда близкородственных таксонов (Dictyoceratida, Dendroceratida, Halisarcida и Verongida). У Dictyoceratida вместо спикул анизотропный сетчатый скелет из волокон спонгина. По ориентации, толщине, а также часто по содержанию чужеродных частиц, например песчинок или кусочков спикул, различают первичные основные и вторичные поперечные спонгиновые волокна.

Spongia officinalis и *Hippospongia equina*, туалетные губки, снабжены мягким, эластичным скелетом, благодаря которому они нашли применение в ванной комнате. Хорошие туалетные губки могут вобрать в себя количество воды, равное 25-кратному весу их тела. Используют с давних времён в качестве туалетной бумаги, моющего или медицинского средства. В средние века они играли роль важного литургического предмета. Разведение и промысел туалетных губок сегодня ограничен небольшим числом мест в Средиземном море (Греция, Турция, Тунис) и на Дальнем Востоке (Филиппины). Повторяющиеся вспышки болезней губок (последняя в 1988–89 гг. в Средиземном море) превращают этот бизнес в ненадёжный.

Скелет Verongida состоит из анастомозирующих полых волокон спонгина и образующих сердцевину губки коллагеновых волокон, которые кажутся тёмными в проходящем свете. Губки почти всех видов меняют свою окраску при контакте с воздухом — так называемая аэрофобная реакция. — *Aplysina aerophoba* (= *Verognia aerophoba*), Средиземное море. Другие виды в Карибском море, где их желтые и фиолетовые трубы, достигающие в высоту 1 м, доминируют в сообществах мелководных рифов (илл. 172).



Илл. 172. *Aplysina fistularis*, «губка Нептуна» (Demospongiae, Verongida).
Оригинал E. Westinga, Амстердам.

http://jurassic.ru/

II. Placozoa

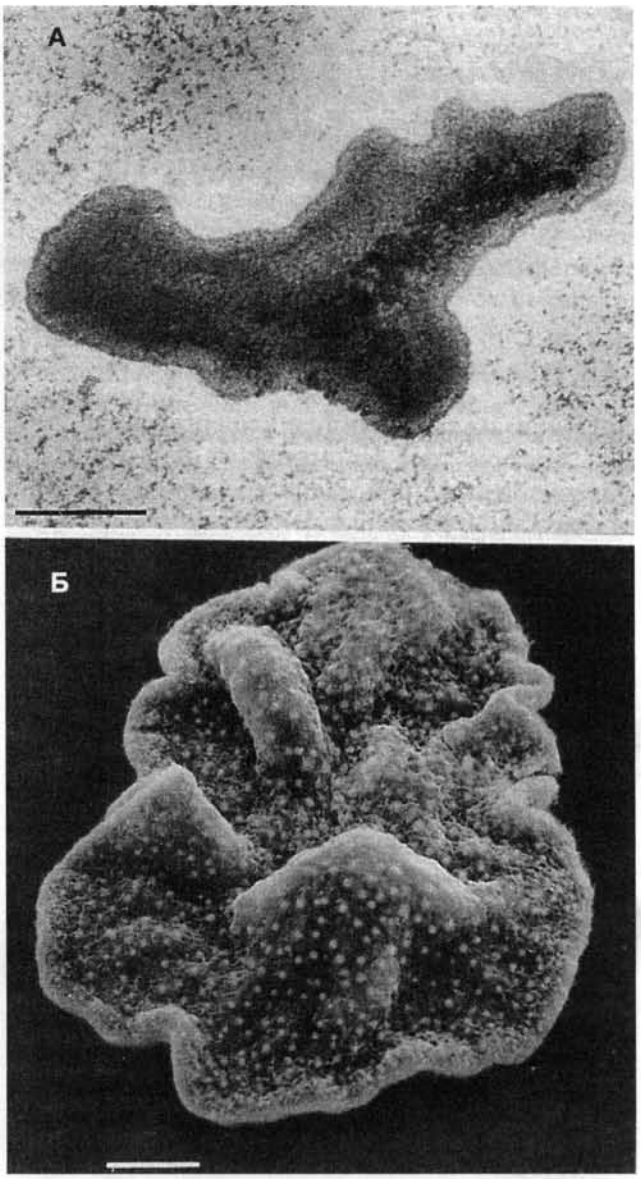
Группа Placozoa включает в себя всего один твёрдо установленный вид *Trichoplax adhaerens*, который был найден в морских аквариумах ещё в конце XIX века. Второй вид *Treptoplax reptans* был также описан из морского аквариума, но со времени первого описания его ни разу не находили. Хотя эти плоские организмы величиной 2–3 мм, покрытые со всех сторон жгутиками, неоднократно обнаруживали в литоральной зоне тёплых морей, практически все данные о трихоплаксе были получены на основании культур, содержащихся в морских аквариумах в Европе, России и США. Тело трихоплакса не имеет оформленных органов и осей симметрии, однако обнаруживает ясную дифференцировку верхней и нижней сторон. Прилегая нижней стороной к субстрату, животное проявляет две формы подвижности: медленное скольжение с помощью жгутиков и быстрое изменения контура тела (илл. 174), напоминающие движения амёб.

Строение

Наряду с Parazoa, трихоплакс находится на самой низкой ступени соматической дифференцировки, не достигающей уровня Metazoa. Его тело состоит всего из четырёх типов соматических клеток, организованных в три слоя: верхний и нижний «эпителии», а также промежуточная соединительная ткань (илл. 175). Высокопризматический **«эпителий» нижней стороны** и плоский **«эпителий» верхней стороны** окружают наполненное жидкостью пространство, в котором лежат мезенхимные **волокнистые клетки**, а также клетки, обозначаемые как **половые**.

Клетки в составе «эпителиев» верхней и нижней сторон тела связаны ленточными десмосомами и образуют контакты, сходные с септированными десмосомами. Такая структура гистологически больше похожа на настоящий эпителий Eumetazoa, чем на пинакодерму губок (см. Eumetazoa), хотя и лишена базальной пластинки. Далее при описании трихоплакса мы будем условно использовать термины дорсальный и вентральный эпителий.

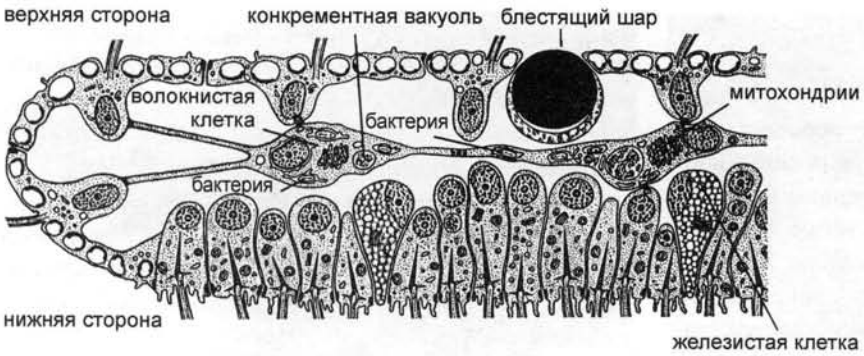
Вентральный эпителий состоит из тонких моноцилиарных (жгутиковых) клеток, между которыми располагаются отдельные безжгутиковые железистые клетки (илл. 175). Прочное прикрепление к субстрату (отсюда видовое название!) обеспечивается клеточными выростами, которые на поперечном срезе напоминают микроворсинки. Эпителий служит для питания и в функциональном отношении может быть сопоставлен с гастродермисом более высокоорганизованных животных. Пищеварительные ферменты, вероятно, выделяют железистые клетки. Всасывание продуктов пищеварения осуществляется жгутиковыми клетками, которые способны образовывать эндоцитозные пузырьки («coated vesicles» — см. илл. 176А). Вентральный эпителий может местами отставать от субстрата, его вогнутая поверхность образует своды, под которыми во временных полостях может происходить пищеварение (илл. 174Б). Этот процесс можно рассматривать как «временную гаструляцию», где вентральный эпителий трихоплакса функционально соответствует гастродермису кишечнополостных. К делению способны



Илл. 174. *Trichoplax adhaerens*.
А — живой экземпляр на субстрате, усеянном одноклеточными криптомонадами; эти же простейшие скапливаются в большом количестве в слое слизи на дорсальной поверхности трихоплакса. Масштаб 0,5 мм. Б — микрофотография, полученная с помощью сканирующего электронного микроскопа. На поверхности тела складки, образованные локальными поднятиями пластины над субстратом. Блестящие шары выглядят светлыми точками. Масштаб 50 мкм. А — A. Ruthmann, Бохум; Б — из Rassat и Ruthmann (1979).

August Ruthmann, Бохум

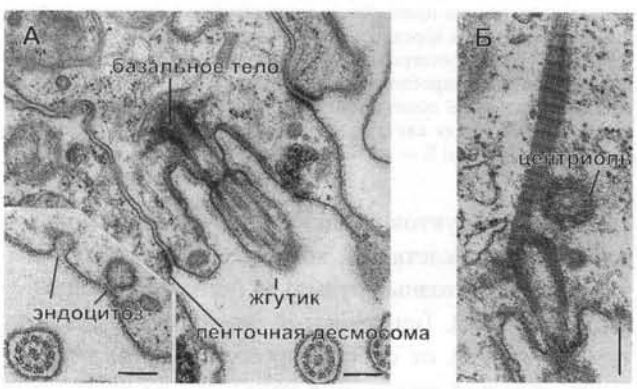
http://jurassic.ru/



Илл. 175. Схема гистологической организации *Trichoplax adhaerens*. Оригинал: A. Ruthmann и Бохум, по Grell, Benwitz (1971).

только жгутиковые эпителиальные клетки, а железистые клетки происходят от жгутиковых. Число хромосом в диплоидном наборе 2n = 12.

В противоположность высоким колбовидным клеткам вентрального эпителия, дорсальный эпителий образован уплощёнными клетками, ядросодержащие части которых вдаются в глубь тела. Из многочисленных пузырьков на спинную поверхность тела выделяется слизь (илл. 175). Сильно преломляющие свет липидосодержащие тельца, называемые «**блестящими шарами**» (илл. 174Б, 175), представляют собой остатки дегенерировавших клеток. Вероятно, они образуются из мезенхимных волокнистых клеток, мигрировавших в эпителий. Поскольку каждая клетка несет только один жгутик, плотность жгутиков на нижней стороне тела значительно выше, чем на верхней. Жгутик располагается на дне структурно оформленного углубления (илл. 176). От базального тела каждого жгутика в толщу цитоплазмы отходят микротрубочки и пучки поперечно-полосатых фибрилл (илл. 176), которые, вероятно, обеспечивают опору при работе жгутика.



Илл. 176. Вентральный эпителий *Trichoplax adhaerens*. А — апикальная часть клетки со жгутиком и ленточными десмосомами. На врезке показано формирование «coated vesicles» (эндоцитозных пузырьков). Б — базальное тело жгутика с корешковыми фибриллами. Масштаб 0,25 мкм. А — из Ruthmann et al. (1986); Б — оригинал A. Ruthmann, Бохум, из Mehlhorn (1989).

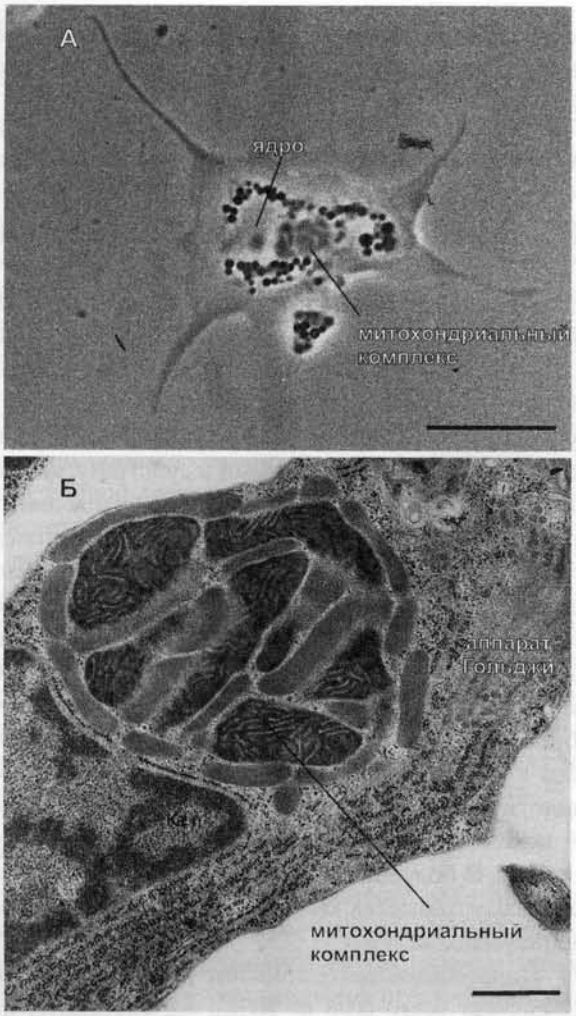
Оба эпителия лишены базальных пластинок. В апикальной области клеток (илл. 175, 176) имеются ленточные десмосомы (zonulae adhaerentes), связанные изнутри с плотным сплетением актиновых филаментов. Кроме того, есть контакты, напоминающие септированные десмосомы.

По-видимому, именно согласованное сокращение апикальных актиновых филаментов и вызывает образование пищеварительных складок-сводов на поверхности тела трихоплакса. Контакты между клетками в апикальной области развиты слабее, чем у других низших Eumetazoa, вследствие чего интерстициальная жидкость, омывающая волокнистые клетки, по составу сходна с морской водой. Наличие связей между эпителиальными клетками обеспечивает не только непрерывные изменения формы тела, но и, в частности, сужение и разрыв перетяжки при делении трихоплакса (илл. 178А).

Внутренние **волокнистые клетки** заметно крупнее эпителиальных и, в отличие от последних, являются тетраплоидными. Они имеют звёздчатую форму с разветвлёнными отростками (илл. 177А), образующими сложную трёхмерную сеть. Внутри отростков проходят опорные микротрубочки и длинные пучки актиновых филаментов. Наблюдения над изолированными волокнистыми клетками показали, что они способны быстро сокращаться, а затем медленно расправляться. Быстрое изменение формы тела при сокращении этих клеток означает, что имеется какой-то механизм, координирующий их активность. Вероятно, волокнистые клетки функционально соответствуют как мышечным, так и примитивным нервным клеткам. Все митохондрии связаны в единый комплекс, расположенный вблизи ядра и включающий также пузырьки неизвестной природы (илл. 177). Ещё одна особенность данного типа клеток — это наличие эндосимбиотических бактерий. В отличие от эпителиальных, волокнистые клетки способны к фагоцитозу.

В так называемых конкрементных (пищеварительных) вакуолях волокнистых клеток можно обнаружить пищевые частицы, иногда даже целые клетки водорослей на разных стадиях переваривания. Вероятно, отростки волокнистых клеток проникают сквозь эпителий верхней сторо-

http://jurassic.ru/



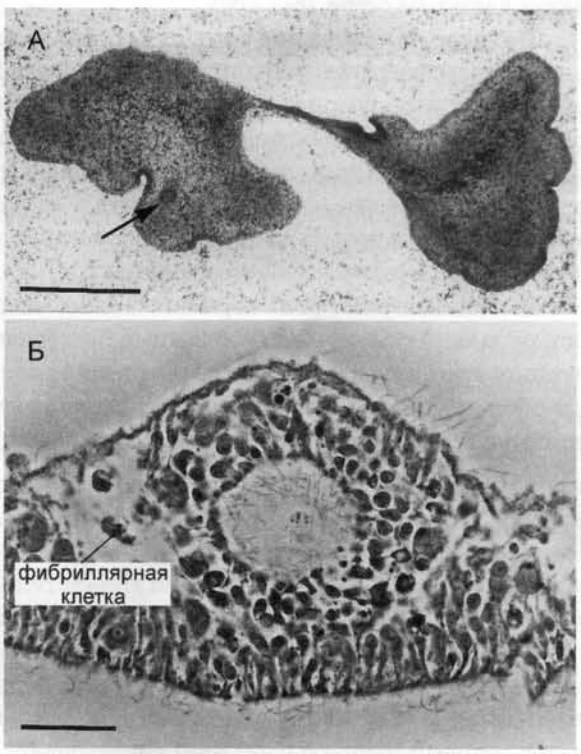
Илл. 177. *Trichoplax adhaerens*.
А — изолированная живая волокнистая клетка с четырьмя отростками. Масштаб 10 мкм. Б — фрагмент волокнистой клетки с митохондриальным комплексом, аппаратом Гольджи и ядром. Масштаб 0,5 мкм. Из Thiemann и Ruthmann (1989).

ны тела и там фагоцитируют пищевые частицы. Если предложить трихоплаксу необычный для него корм (убитые дрожжевые клетки), то фрагменты его вскоре также появляются в волокнистых клетках.

При росте животного митозы наблюдаются во всех трёх клеточных слоях; клетки каждого типа, за исключением железистых, образуются из себе подобных. Мультипотентные клетки, дающие начало разным клеточным типам (подобно интерстициальным клеткам Cnidaria), у трихоплакса отсутствуют. Эксперименты по регенерации и трансплантации показали наличие у трихоплакса определённой степени дифференцировки клеток. В частности, вырезанный из пластинчатого тела животного краевой валик шириной примерно 20 мкм, образованный несколько более мелкими клетками, оказался неспособным к самостоятельной регенерации. Изолированная центральная область пластинки также не восстанавливает недостающие части. При искусственном соединении краевого и центрального фрагментов происходит отторжение «лишнего» материала, что указывает на существование некоторого баланса между клетками краевого валика и центральной части пластинки. Нарушение этого баланса в ходе роста, возможно, запускает процесс деления трихоплакса (илл. 178). Несбалансированный рост обоих эпителиев приводит к характерным морфогенетическим нарушениям. При недостатке или полном отсутствии клеток дорсального эпителия формируются крупные полые шары из вентрального эпителия, проявляющего пиноцитозную активность и выстланного изнутри волокнистыми клетками. Напротив, при отсутствии вентрального эпителия образуются сплошные шары из дорсального эпителия, заполненные волокнистыми клетками.

Размножение и развитие

Главный способ **бесполого размножения** трихоплакса — **деление** пластинки на две части, две дочерние особи, которые ещё на несколько часов остаются связанными тонким многоклеточным мостиком (илл. 178А). Когда мостик между дочерними особями разрывается, его свободные концы быстро втягиваются. Вторым способом бесполого размно-



Илл. 178. *Trichoplax adhaerens*.
А — животное в момент деления с одновременным образованием бродяжки (указана стрелкой). Масштаб 1 мм. Б — поперечный срез формирующейся бродяжки, в полости которой уже видны жгутики будущего вентрального эпителия. Масштаб 20 мкм. Из Thiemann и Ruthmann (1991).

http://jurassic.ru/

жения является почкование полых шарообразных **бродяжек** размером 40–60 мкм.

Зачаток бродяжки формируется во внутреннем пространстве трихоплакса из клеток, которые выселяются из эпителиев обеих сторон тела (илл. 178Б), теряя при этом жгутики. Эти клетки в дальнейшем образуют вентральный эпителий дочерней особи. Ещё до отделения почки у них образуются новые жгутики, направленные внутрь полости бродяжки; таким образом, полярность клеток меняется на противоположную. По мере своего роста почка образует выпячивание на дорсальной стороне тела трихоплакса и в конце концов отшнуровывается от неё вместе с частью дорсального эпителия. При этом внутрь почки и, далее, бродяжки захватывается некоторое количество волокнистых клеток. Весь процесс почкования занимает около 24 часов. Бродяжки с неподвижно расправленными жгутиками плавают примерно неделю, после чего оседают на дно. На стороне, обращённой к субстрату, возникает отверстие, которое постепенно расширяется, так что бродяжка сначала становится чашеобразной, а затем распластывается по субстрату, прикрепляясь к нему вентральным эпителием. Полые бродяжки, очевидно, выполняют расселительную функцию. Кроме них, от краевой области трихоплакса могут отделяться более мелкие (18–50 мкм) округлые почки, ограниченные в равной мере дорсальным и вентральным эпителиями и заполненные волокнистыми клетками. Такие бродяжки не способны к плаванию в толще воды. Постепенно они приобретают уплощённую форму и превращаются в молодые особи *Trichoplax*.

Половое размножение в культурах трихоплакса наблюдается нерегулярно и только при определённой плотности популяции. В одной и той же особи могут формироваться и безжгутиковые «сперматозоиды», и «ооциты». Характер мейоза неизвестен. Клетки, обозначаемые как ооциты, развиваются из жгутиковых клеток вентрального эпителия, мигрирующих во внутреннее пространство животного. Волокнистые клетки играют роль кормящих: часть их отростков вместе с эндосимбиотическими бактериями фагоцитируют яйцеклетки. После накопления желтка и образования «оболочки оплодотворения» начинается полное равномерное дробление. Эмбриональное развитие не изучено, так как в лабораторных условиях яйцеклетки по неизвестным причинам распадаются.

Систематика

Название **Placozoa** отражает одну из гипотез о происхождении Metazoa, выдвинутую Бючли (Bütschli, 1884) как раз под влиянием первых сведений о трихоплаксе, опубликованных годом раньше. По мнению Бючли, многоклеточные животные произошли от однослойной пластинчатой колонии простейших, которая путём деляминации превратилась в двуслойную колонию — **плакулу**. Нижний клеточный слой плакулы, обращённый к субстрату, выполнял трофическую функцию (будущая энтодерма), а верхний — защитную функцию (будущая эктодерма). Затем центральная часть плакулы приподнялась над субстратом, а края сомкнулись, что соответствовало стадии гаструлы. С этой гипотезой хорошо согласуется трофическая функция вентрального эпителия *Trichoplax*. С другой стороны, необычная способность мезенхимных волокнистых клеток трихоплакса к трансэпителиальному фагоцитозу более соответствует строению **фагоцителлы** — гипотетической исходной формы Metazoa, предложенной Мечниковым. В более новой русской литературе *Trichoplax* рассматривается как единственный вид группы **Phagocytellozoa**.

Диплоидные эпителиальные клетки трихоплакса содержат всего 0,08 пг ДНК, что составляет самое малое значение, известное для Metazoa. Сравнимое количество ДНК обнаруживают в клетках губок (минимум 0,11 пг). Однако по числу различных типов клеток, особенно в составе мезохила (см. табл. 3), губки всё же явно находятся на более высокой ступени гистологической дифференцировки. Не исключено, что *Trichoplax* представляет собой прогенетическую личинку какого-то полностью исчезнувшего таксона.

http://jurassic.ru/

III. «Mesozoa»

Долгое время группа Mesozoa служила своего рода «свалкой» для многих просто устроенных животных, а также многоклеточных представителей Protista, большинство из которых (например, *Haplozoon*, *Amoebophrya*, *Neresheimeria*) сегодня относят к Dinoflagellata. В более современной трактовке Mesozoa объединяют две «загадочные» группы: Rhombozoa (Dicyemidae и Heterocyemidae) и Orthonectida. Особое положение занимает вид *Salinella salve* (см. ниже).

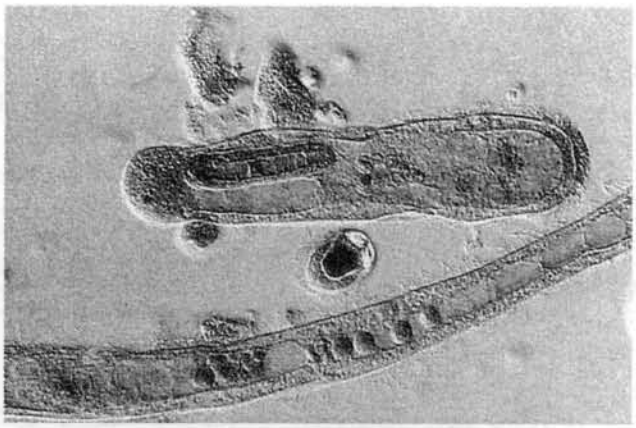
Сходными чертами Rhombozoa и Orthonectida являются мелкие размеры (не более 1–2 мм) и чрезвычайно простая организация тела, состоящего из однослойной соматической оболочки и внутренней генеративной области с одной или несколькими клетками. Оболочка в обеих группах образована клетками, между которыми имеются настоящие ленточные десмосомы. Жизненные циклы этих животных, напротив, крайне сложны и разнообразны. В основе их лежит метагенез, т.е. чередование полового и бесполого поколений. Известно почти 100 видов, таксономический статус которых во многих случаях неясен.

Систематика

Филогенетическое положение «Mesozoa» до настоящего времени служит предметом дискуссии. Одни авторы рассматривают их как формы, находящиеся на промежуточном уровне организации между одноклеточными организмами и Metazoa (отсюда название), в то время как другие выводят этих животных от паразитических плоских червей, крайне упрощённых вследствие эндосимбиотического образа жизни.

Наличие спермиев с акросомой*, исчерченных ресничных корешков, ленточных десмосом между эпителиальными клетками, а также внеклеточного матрикса доказывают принадлежность «Mesozoa» к Eumetazoa. Иными словами, они находятся на более высоком организационном уровне, чем Porifera. Сильное развитие ресничных корешков и дробление, сходное со спиральным, возможно, указывают на родственные связи «Mesozoa» с какими-то представителями Spiralia или Nemathelminthes. С другой стороны, особое строение базальной части реснички, а также молекулярные данные (содержание гуанин-цитозиновых пар ДНК — всего 23%; последовательности рРНК) позволяют предположить, что, по крайней мере, Rhombozoa (Dicyemidae) отделились от общего филогенетического ствола ещё до уровня Bilateria. Сравнимые данные для Orthonectida пока не получены. Все авторы сходятся во мнении, что «Mesozoa» прошли долгий путь самостоятельного развития.

Gerhard Haszprunar, Мюнхен



Илл. 179. *Dicyema* sp. (Rhombozoa) из *Sepia officinalis* или *Octopus vulgaris*.
Нематоген с молодой особью внутри. Оригинал G. Haszprunar, Мюнхен.

1. Rhombozoa

1.1. Dicyemidae

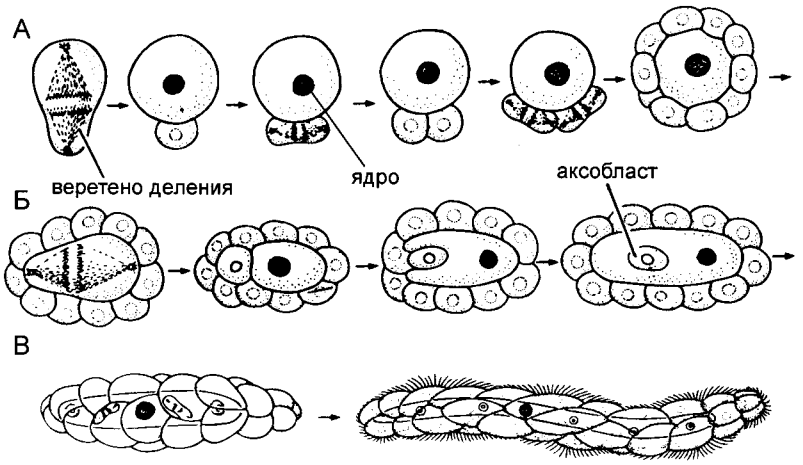
Все представители Dicyemidae (около 70 видов) во взрослом состоянии обитают исключительно в выделительных органах бентосных головоногих моллюсков, достигая очень высокой плотности. Заражённость (экстенсивность инвазии) хозяев часто составляет почти 100%. Dicyemidae повышают кислотность среды и тем самым способствуют выделению аммония моллюском, поэтому их следует рассматривать как симбионтов, а не паразитов.

Строение

Червеобразная стадия (**нематоген**) длиной до 2 мм (илл. 179, 181) одета однослойным многоклеточным **эпидермисом** с базальной пластинкой. Эпителиальные клетки связаны ленточными десмосомами (zonulae adhaerentes) и несут немногочисленные реснички с двумя поперечно-полосатыми корешками. Внутренность тела занята **аксиальной клеткой**, во внутренних полостях которой лежат так называемые **аксобласты**, гонады, зародыши или личинки. Последние представляют собой начальную стадию следующего поколения. Эпидермальные клетки переднего конца нематогена (**полярные клетки**) обычно упорядочены бирадиально-симметрично; детали расположения полярных клеток специфичны для родов и видов.

* У изученных представителей Orthonectida сперматозоиды лишены акросомы (*прим. перев.*).

http://jurassic.ru/

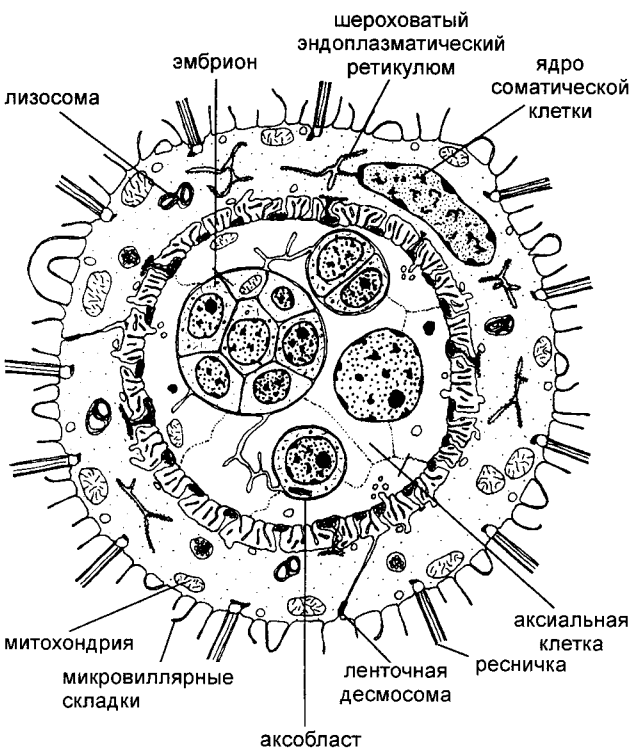


Илл. 180. Бесполое размножение Dicyemidae (стадия нематогена).
А — аксобласт претерпевает неравномерное деление, более мелкая клетка продолжает делиться и формирует эпидермис. Б — аксобласт ещё раз делится неравномерно, более мелкая клетка погружается в исходный аксобласт (теперь уже аксиальную клетку) и превращается в новый аксобласт. В — новый аксобласт продолжает деление, и весь процесс повторяется внутри аксиальной клетки. По Lapan, Morowitz (1972), с изменениями.

Размножение и развитие

Бесполое размножение в нематогене осуществляется аксобластами, которые содержатся в аксиальной клетке (илл. 179–181). Название группы дословно означает «с двумя зародышами» (*греч.* di, cyema = два, зародыш). Молодой нематоген покидает материнскую особь через стенку тела. Повышение плотности популяции дициемид в почках хозяина в течение нескольких часов вызывает (с помощью неустановленного химического фактора) развитие стадии **ромбогена** (илл. 180) с гермафродитными гонадами, в которых происходит оплодотворение* . Из зигот путём спирального дробления развиваются **инфузориформные личинки** (илл. 182). Они билатерально-симметричны, состоят из 37 (иногда 39) клеток и по сложности организации превосходят материнских особей. В составе тела личинки есть две крупные клетки с сильно светопреломляющими включениями, содержащими инозитол-6-фосфат. Внутри личинки ресничная полость с медианной наружной порой (урночка) и четырьмя большими урночковыми клетками. Личинки покидают хозяина через выделительные поры и мантийную полость.

Инфузориформные личинки инфицируют нового хозяина, проникая сначала в жаберный отдел мантийной полости, а затем в печень. Позже мелкие **нематогены-основатели** с тремя аксиальными клетками появляются в выделительных органах.



Илл. 181. Dicyemidae.
Полусхематичный поперечный срез через нематоген. По данным разных авторов, из Storch и Welsch (1990), с изменениями.

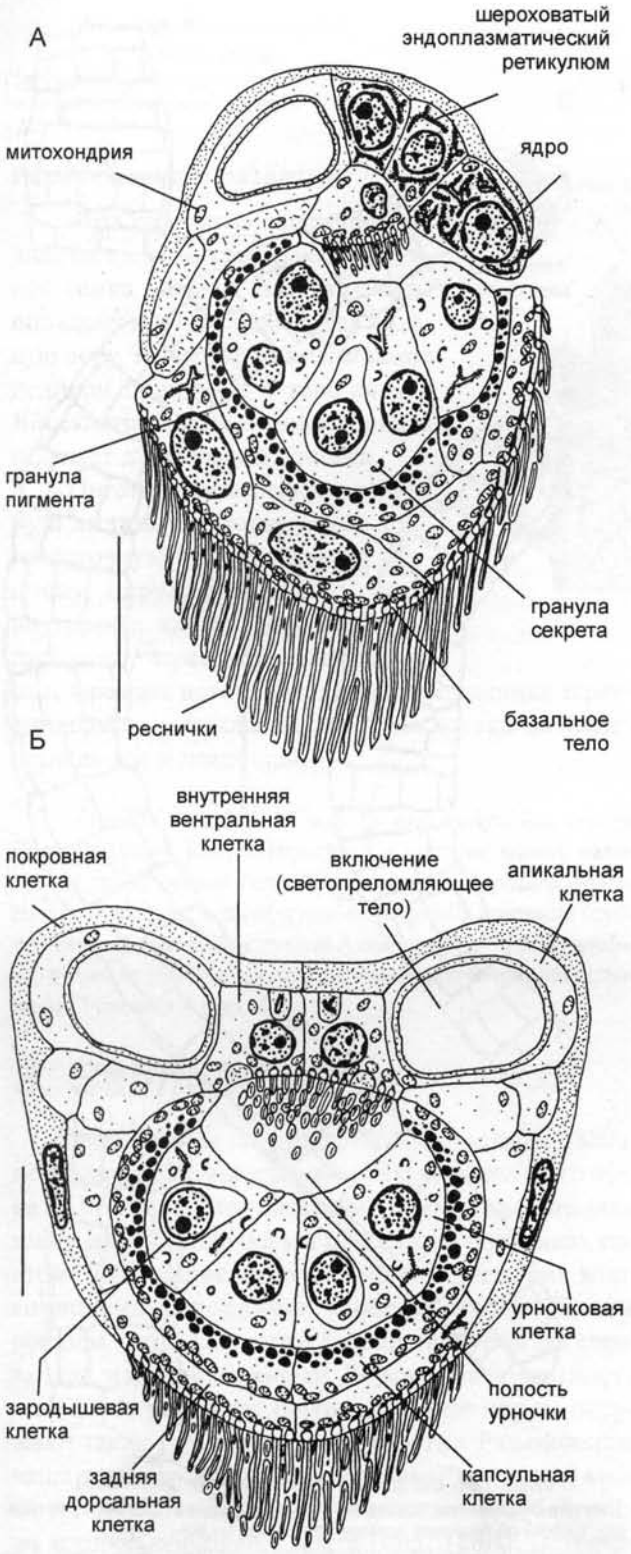
Dicyema typus и *D. clausilianum* обитают в почках головоногих моллюсков *Octopus vulgaris*, *Eledone moschata* и *Sepia officinalis*. — *Kantharella antarctica* из почек *Paraeledone turqueti* является хозяином микроспоридий. Отличается непостоянным числом соматических и половых клеток.

1.2. Heterocyemidae

Данный таксон включает только два редких вида *Conocyema polymorpha* и *Microcyema vespa*, которые также обитают в выделительных органах головоногих моллюсков (*Sepia*, *Octopus*). Они значительно отличаются от Dicyemidae, что отражено в названиях родов (*греч.* conos, heteros = конус, иначе;

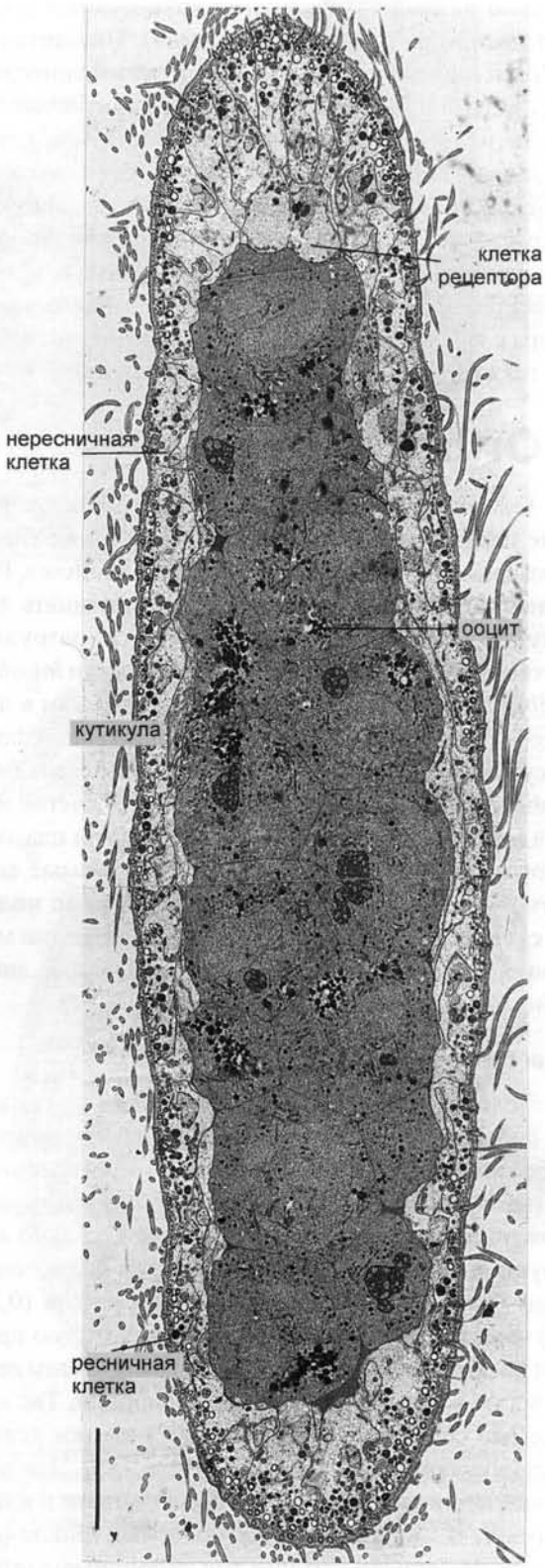
* По другой, широко распространённой трактовке это не гонады, а сильно упрощённые особи полового поколения (инфузоригены), состоящие из одной-единственной соматической клетки, мужских и женских половых клеток. Инфузориген не покидает вакуоли внутри аксиальной клетки. Мужские и женские половые клетки инфузоригена соединяются, в результате чего образуются зиготы, далее развивающиеся в инфузориформных личинок (*прим. ред.*)

http://jurassic.ru/



Илл. 182. Полусхематичные изображения инфузориформных личинок Dicyemidae.

А — продольный (слегка парасагиттальный) срез личинки *Dicyema*. Масштаб 10 мкм. Б — фронтальный срез личинки *Dicyemenella californica*. Масштаб 10 мкм. А — по Bresciani и Fenchel (1967), с изменениями; Б — по Matsubara и Dudley (1976), с изменениями.



Илл. 183. *Intoshia variabili* (Orthonectida) — паразит турбеллярии *Macrorhynchus crocea* (Kalyptorhynchia) из Белого моря.

Продольный срез через самку. Масштаб 5 мкм. Оригинал: Г.С. Слюсарев, Санкт-Петербург.

http://jurassic.ru/

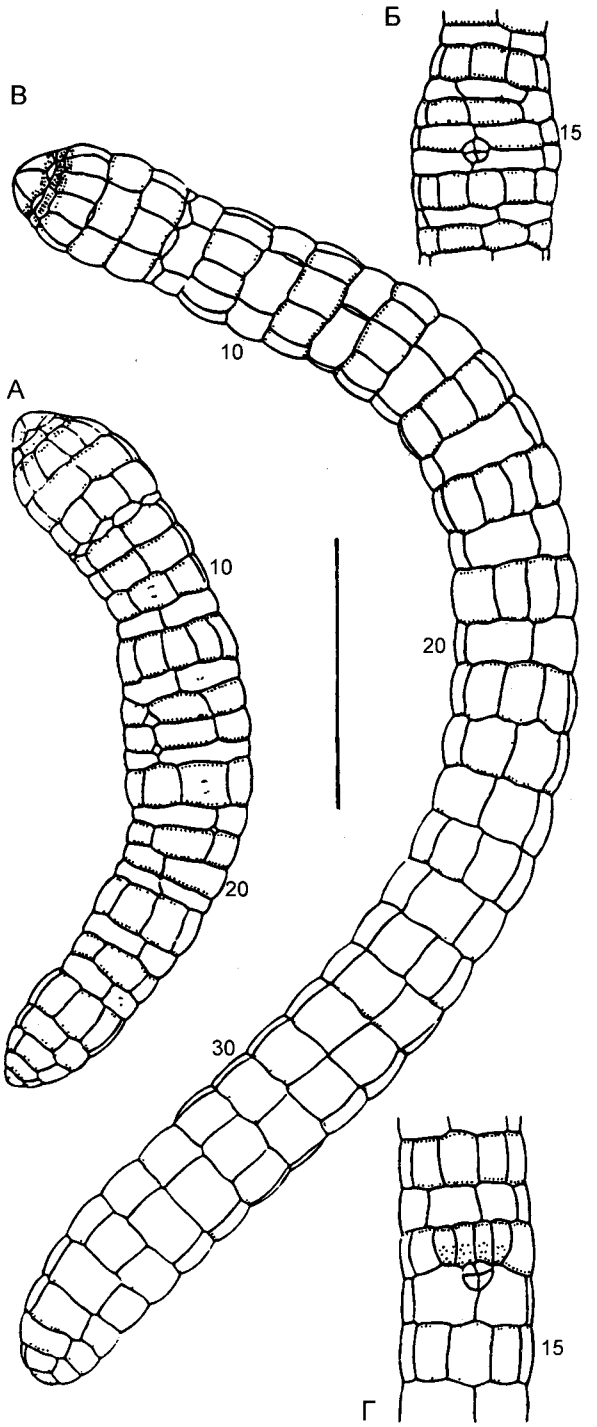
дословно названия означают «с коническими и соответственно с иными зародышами»). Нематоген и ромбоген лишены ресничек; их наружный эпителий очень тонкий и плоский, возможно, синцитиальный. У *Conocyema* имеются **ресничные личинки**, которые непосредственно развиваются во взрослые особи. Бесполое размножение *Microcyema* происходит с формированием клеточных зародышей или свободноживущих личинок, характер метаморфоза которых неизвестен. Инфузориформные личинки *Microcyema* сходны с таковыми Dicyemidae, а нематоген-основатель также содержит три аксиальные клетки.

2. Orthonectida

Ортонектиды насчитывают около 30 видов, которые паразитируют в полости тела разнообразных беспозвоночных (Turbellaria, Nemertini, Mollusca, Polychaeta, Echinodermata) и способны причинять хозяину значительный вред (в частности, разрушение гонад). Размеры очень мелкие: так, самки *Intoshia variabili* имеют всего 75 мкм в длину и 20 мкм в диаметре и состоят из 240–260 клеток. Основной формой существования ортонектид является **плазмодий**, развивающийся из гипертрофированных клеток хозяина и способный к фрагментации. Внутри плазмодия отдельные ядра паразита (так называемые агамонты) образуют путём деления **клеточные половые стадии**. В зависимости от вида в плазмодии могут развиваться либо только самцы, либо самки, либо особи обоих полов одновременно.

Строение

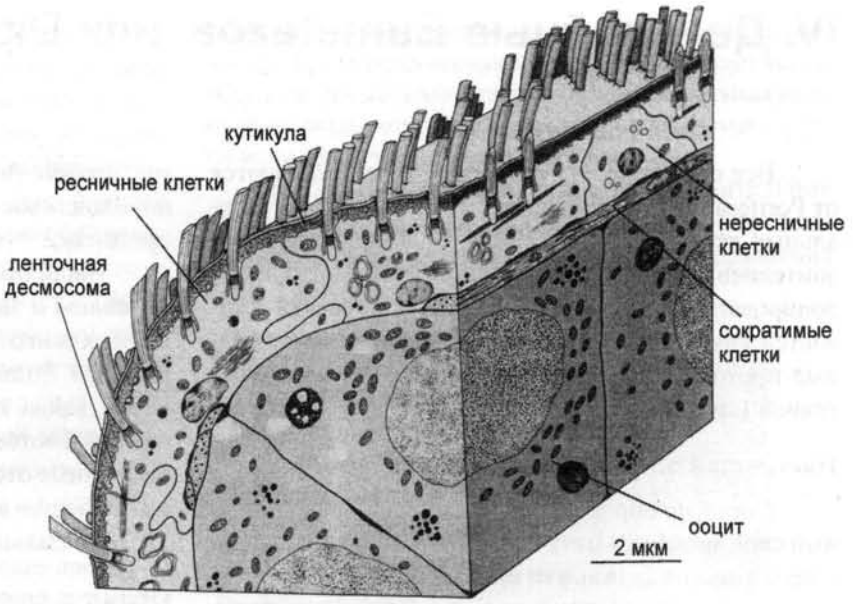
Тело и самцов, и самок ортонектид представляет собой эпидермальной оболочку, заключающую в себе гаметы. Эпидермис состоит из многоресничных (мультицилиарных) и нересничных клеток, расположенных кольцами. Размеры клеток сильно варьируют, а состав и расположение колец видоспецифичны (илл. 184). Эпидермис покрыт тонкой (0,35 мкм) многослойной кутикулой, сквозь которую проходят реснички. Эпидермальные клетки связаны десмосомами и кольцевыми пучками фибрилл. Так называемые сократимые (мышечные?) клетки лежат между эпидермисом и гаметами (илл. 185). Эти вытянутые клетки располагаются продольными и кольцевыми пучками; они содержат толстые и тонкие филаменты. У *Intoshia variabili* три ресничные клетки образуют чувствительный орган, расположенный близ переднего конца тела между эпидермисом и самым передним ооцитом; реснички этих клеток не проходят сквозь эпидермис. Половые особи покидают плазмодий и тело хозяина и попадают в воду, где двигаются с помощью ресничек. Название группы



Илл. 184. *Ciliocincta sabellariae* (Orthonectida).
Точками обозначены основания ресничек; сами реснички не показаны; цифры обозначают номера клеточных рядов.
А — самец. Б — область мужской половой поры. В — самка. Г — область женской половой поры. Масштаб 50 мкм. По Kozloff (1971).

дословно означает «прямо плавающие» (*греч.* orthos, necterin = прямо, плавать), что не совсем точно, поскольку в действительности ортонектиды плавают по спиральным траекториям.

http://Jurassic.ru/



Илл. 185. *Intoshia variabili* (Orthonectida).
Трёхмерная схема строения средней части тела самки. Из Slyusarev (1994).

Размножение и развитие

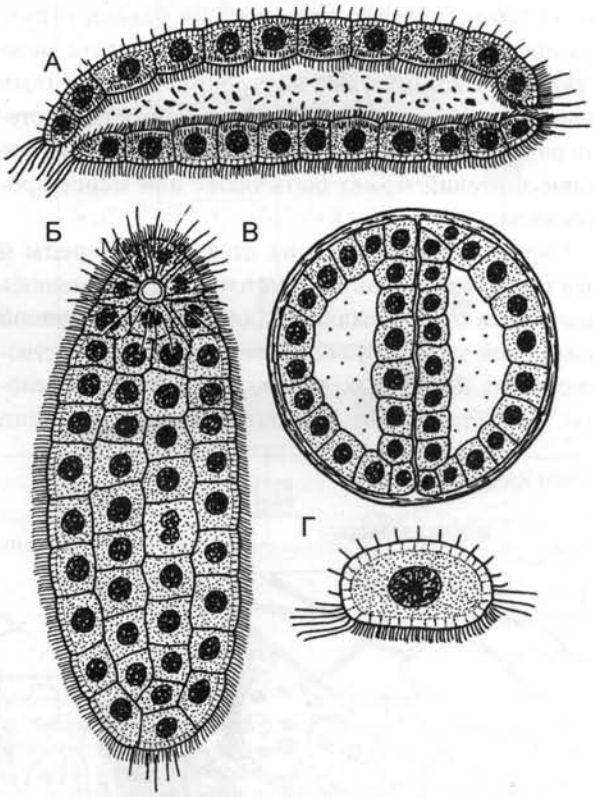
При копуляции самец присоединяется к значительно более крупной самке. Мелкие сперматозоиды попадают внутрь самки через половую пору. У некоторых видов самец целиком проникает в тело самки. Яйцеклетка в ходе оплодотворения отделяет два полярных тельца.

Зигота развивается в **ресничную личинку**, которая имеет многоклеточную эпидермальную оболочку, окружающую несколько внутренних клеток. Личинка покидает самку через разрыв эпидермиса и заражает нового хозяина. Затем личинка теряет эпидермис, а каждая внутренняя клетка начинает развиваться в плазмодий.

Intoshia variabili, 75 мкм, в *Macrorhynchus crocea* (Plathelminthes, Kalyptorhynchia); в хозяине может находиться до 30 особей (илл. 183, 185). — *Rhopalura ophiocomae*, в полости тела офиуры *Amphipholis squamata* (субтропическая часть Восточной Атлантики). — *Rh. granulosa*, в гонаде двустворчатого моллюска *Heteranomia squamula* (Западная Атлантика).

3. *Salinella salve*

Вид *Salinella salve* (илл. 186) был описан в 1889 г. по экземплярам, выделенным из грунта солёного озера в Аргентине. Этот питающийся детритом организм имеет длину около 0,2 мм и, согласно описанию, состоит из единственного слоя клеток, несущих многочисленные реснички с обеих сторон. Таким образом, один слой клеток функционирует и как стенка тела, и как стенка кишки. Дорсальная поверхность тела несёт ригидные цирры; длинные цирры окружают также рот и анальное отверстие. Размножение чаще всего происходит поперечным делением; кроме того, может происходить конъюгация особей, после которой образуется циста (илл. 186В). Встречаются также одноклеточные личинки, проявляющие дорсовентральную полярность (илл. 186Г).



Илл. 186. *Salinella salve*.
А — сагиттальный срез; длина животного около 200 мкм. Б — вид с вентральной стороны. В — образование цисты после конъюгации двух особей; диаметр около 120 мкм. Г — одноклеточная ювенильная стадия, длина 23 мкм. По Frenzel (1892), с изменениями.

Хотя светооптические данные в отношении *Salinella* очень подробны и опираются на изучение обширного материала из лабораторной культуры, они требуют подтверждения на ультраструктурном уровне. «Двусторонний» ресничный эпителий не обнаружен ни у одного другого организма; более того, такую структуру очень трудно объяснить с цитологических позиций (двусторонние ленточные десмосомы, положение ресничных корешков, полярность клетки?). Таким образом, обсуждать филогенетическое положение *Salinella* пока не представляется возможным.

http://jurassic.ru/

IV. Двуслойные Eumetazoa, или Diploblastica

Все следующие группы животных отличаются от Porifera и Placozoa наличием настоящих эпителиальных тканей (илл. 187, 206). Наличие настоящих эпителиев означает, что эти организмы могут контролировать и регулировать химический состав жидкостей внутри полостей тела (кишка, целóм, выводные протоки гонад и нефридиев), а также жидких тканей (кровь, гемолимфа).

Настоящая эпителиальная ткань

Согласно определению, данному выше, клеточный слой можно считать настоящим эпителием, если у него имеется **базальная пластинка**, а между клетками развиты **апикальные ленточные контакты**. Молекулярный состав и гистологическое строение этих элементов показаны на илл. 120. Данные структуры обеспечивают контроль обмена веществ между тканевой жидкостью, внутренними полостями организма и внешней средой. В зависимости от степени развития ленточных контактов и базальной пластинки эпителий может быть более или менее проницаемым.

Эффективная изоляция от внешней среды и более точный контроль межклеточной среды явились решающими предпосылками для эволюции нервной и мышечной тканей. В свою очередь, совершенствование таких клеточных типов, как нейроны и миоциты, создало основу для дальнейшей эволюции многоклеточных животных. Наличие этих клеток обусловливает характерные признаки животного организма.

Наши представления об эпителиальных тканях основаны в значительной мере на изучении позвоночных животных (илл. 120). Для многих представителей Eumetazoa, особенно для примитивных групп, таких как «Coelenterata», Plathelminthes, Tentaculata, соответствующие молекулярно-биологические данные отсутствуют. Это относится, в частности, и к строению апикальных ленточных контактов (илл. 125) и базальной пластинки (илл. 120Д).

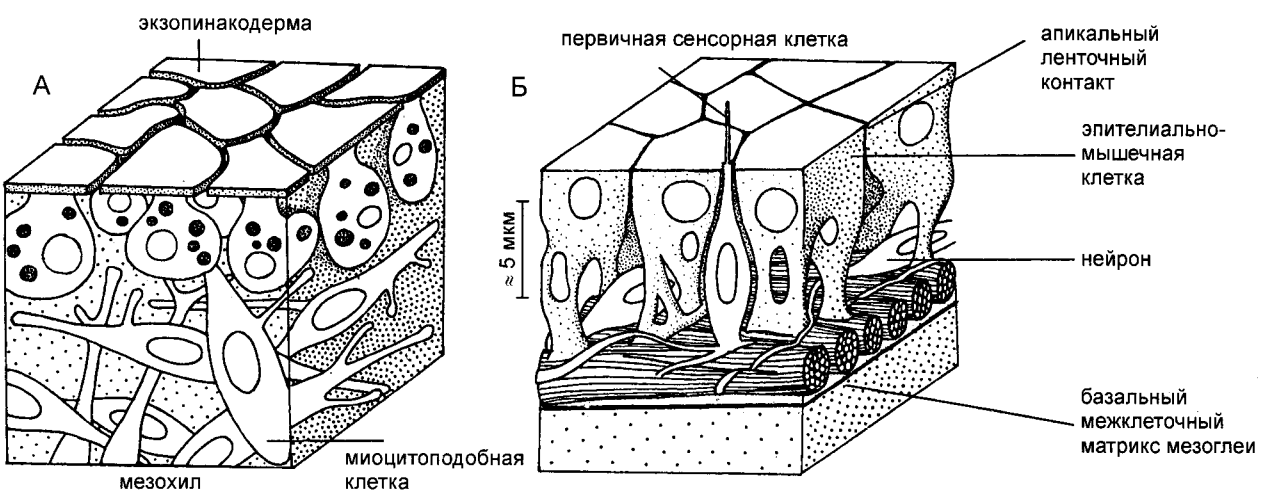
Облик и симметрия тела примитивных Eumetazoa

Тела парящих и плавающих в воде, а также прикреплённых примитивных Eumetazoa, исходно радиально симметричны или диссимметричны. Но уже у полипов группы Anthozoa имеет место билатеральная симметрия (с единственной плоскостью симметрии); у всех последующих многоклеточных животных, у более высоко организованных Bilateria эта форма симметрии становится основной.

Двуслойный уровень организации и возникновение пищеварительной системы

Настоящая кишка возникает в результате процесса гаструляции (в виде инвагинации, иммиграции или деляминации). Сначала формируется двуслой-

Reinhard Rieger, Инсбрук



Илл. 187. Сравнение гистологической организации Parazoa (А) и примитивных Eumetazoa (Б). Существенное отличие состоит в том, что у Eumetazoa клетки эпителия связаны апикальными комплексами. У некоторых Porifera (например, пресноводных губок) пинакодерма пропускает воду непосредственно в мезохил. Связи, напоминающие zonulae adhaerentes, обнаружены только у личинок некоторых губок между наружными жгутиковыми клетками. Миоцитоподобные клетки Porifera, погруженные в межклеточный матрикс, также отличаются от эпителиально-мышечных клеток Cnidaria, лежащих на базальной пластинке (часть мезоглеи). По Bergquist (1978), с изменениями.

http://jurassic.ru/

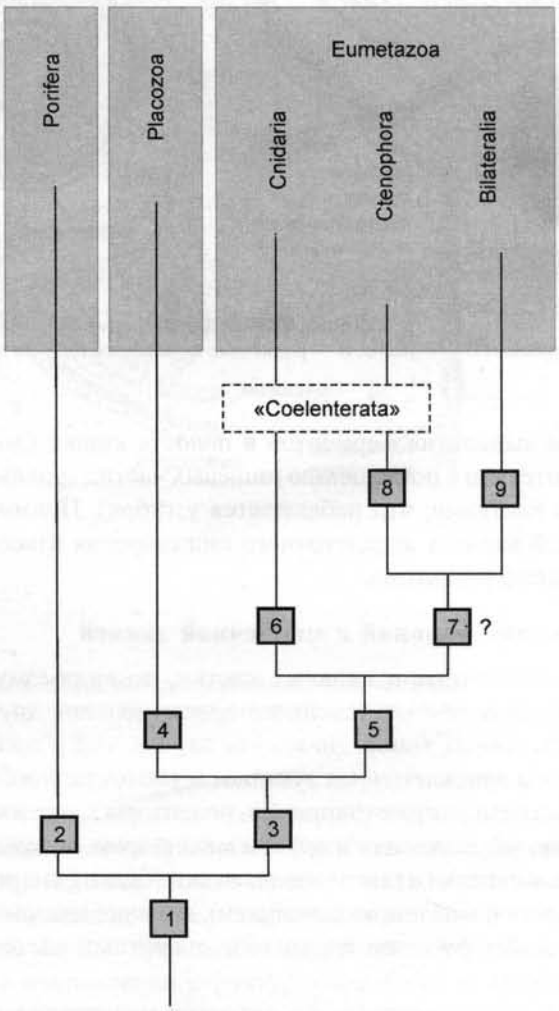
ный зародыш (гаструла) с первичными зародышевыми листками — наружной **эктодермой** и внутренней **энтодермой**. У «Coelenterata» все типы клеток происходят из этих двух слоёв. Из эктодермы образуется эпидермис, эпителий ротовой трубки, мигрирующие в мезоглею клетки и, возможно, также нервная система. Все гастродермальные структуры образуются из энтодермы. Eumetazoa, находящиеся на этом **двуслойном** уровне организации, относятся к **Diploblastica**. Полость между двумя зародышевыми листками — бластоцель — соответствует первичной полости тела Eumetazoa. У личинок и взрослых «Coelenterata» она заполняется внеклеточной мезоглеей. Иммигрирующие в мезоглею клетки называют **эктомезенхимой**, так как они происходят из наружного первичного зародышевого листка.

Возникновение третьего зародышевого листка — мезодермы — как производного энтодермы имеет место только у Bilateria, которых поэтому обозначают как **Triploblastica**. Вторичные микромеры у Ctenophora также принято называть «мезодермальными», поскольку из них образуются погружённые в мезоглею мускулатура и соединительная ткань; однако правомерность этого термина применительно к гребневикам вызывает сомнения.

Уже у самых примитивных ныне живущих Eumetazoa («Coelenterata») имеется гастроваскулярная полость, ограниченная эпителизованным гастродермисом и связанная с внешней средой одним отверстием, которое функционирует и как рот, и как анус. На базе этой пищеварительной полости в дальнейшем развивается пищеварительный тракт (кишка) Bilateria, почти всегда имеющий отдельные ротовое и анальное отверстия (илл. 189).

Интересно, что обе современные группы «Coelenterata» конвергентным путем приобрели сложные клетки, служащие для ловли добычи — нематоциты у Cnidaria (илл. 208, 210) и коллобласты у Ctenophora (илл. 260). Благодаря этому они могут использовать значительно более крупные пищевые объекты (одноклеточных, мелких ракообразных, личинок Metazoa), чем губки, хоаноциты которых улавливают преимущественно органические частицы и бактерий размером в несколько микрометров. Большинство «Coelenterata» добывают пищу пассивно, захватывая только те объекты, которые подносятся к их щупальцам токами воды. Добыча заглатывается целиком.

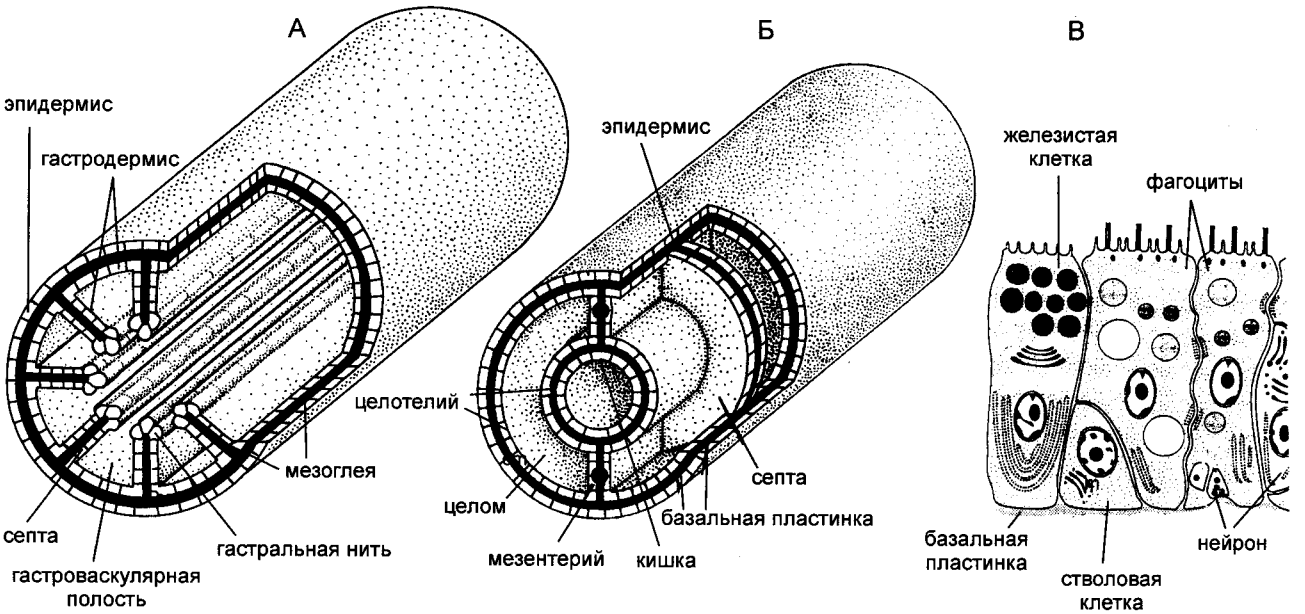
Возникновение замкнутой пищеварительной полости — гастроваскулярной системы — привело к развитию внеклеточных механизмов пищеварения



Илл. 188. Общая схема родственных связей Metazoa.

Апоморфии: [1] Диплоидные организмы, мейоз у которых происходит при образовании гамет; ооциты с полярными телами; сперматозоиды подразделены на головку (акросома и ядро), среднюю часть (основание жгутика, дистальная центриоль и митохондрия) и хвост (аксонема жгутика). Имеется межклеточный матрикс (ECM), состоящий из различных фибриллярных и связующих белков, прежде всего коллагенов. [2] Тело образовано пинакодермой (наружный и внутренний покровные слои), хоанодермой, состоящей из хоаноцитов, и промежуточной соединительной тканью — мезохилом. Фильтрующие колонии с входными отверстиями (остиями), приводящими и выводящими каналами, жгутиковыми камерами и устьем. [3] Наличие настоящих эпителиев с апикальным клеточным комплексом. Наличие железистых клеток. [4] Покровы образованы моноцилиарными клетками и дифференцированы на дорсальный и вентральный слои; последний служит для питания. Между двумя слоями имеются звёздчатые волокнистые клетки, образующие сеть. [5] Два зародышевых листка (экто- и энтодерма), из которых образуются настоящие эпителии — наружный эпидермис и выстилающий внутреннюю пищеварительную полость гастродермис, соответственно. В пищеварительную полость ведёт отверстие, функционирующее как рот и анус. Имеются сенсорные клетки и нейроны, часто образующие базиэпителиальное нервное сплетение. Между сенсорными, нервными, мышечными клетками есть характерные контакты — щелевые электротонические синапсы (gap junctions), образованные белками коннексинами. Эпителиально-мышечные или миоэпителиальные клетки. Гонады формируются в гастродермисе. [6] Книды (стрекательные капсулы), образующиеся в особых клетках — книдоцитах. Бесполое размножение у полипов. [7] (?) Акросома с акросомальным пузырьком и ассоциированными субакросомными структурами. [8] Парные щупальца. Коллобласты. Двулучевая симметрия. Сложный апикальный комплекс со статоцистом. [9] Трёхслойное строение: наличие третьего зародышевого листка — энтомезодермы. Билатеральная симметрия с передне-задней полярностью. Образование головного мозга на переднем конце тела. Специальные органы выделения в виде фильтрующих почек (прото- или метанефридиев). Большинство авторов полагают, что примитивные Bilateria имели только протонефридии; однако возможно, что у предковых форм уже существовали оба типа выделительных органов — протонефридии у мелких (порядка нескольких мм) псевдоцеломических личинок, а метанефридии у целомических взрослых особей.

http://jurassic.ru/



Илл. 189. Возникновение кишки как органа внеклеточного пищеварения.
А — Anthozoa. Б — Bilateria. В — различные типы клеток в стенке кишки. А и Б — по Ruppert и Carle (1983); В — по Palmberg и Reuter (1987).

путём выделения ферментов в полость кишки (дополнительно к поглощению пищевых частиц отдельными клетками, что наблюдается у губок). Примитивный вариант внеклеточного пищеварения известен также у Placozoa.

Эволюция нервной и мышечной тканей

Мышечные и нервные клетки, по-видимому, возникли путём постепенного видоизменения других клеточных типов. Во всяком случае, уже у прокариот и одноклеточных эукариот имеются разнообразные мембранные (например, рецепторы к ацетилхолину, катехоламину и другим медиаторам, а также ионные каналы) и цитоплазматические белки (например, актин, миозин, кальмодулин), наличие которых определяет функции нервных и мышечных клеток Eumetazoa.

С другой стороны, рецепторы к медиаторам, а также актин и миозин у Eumetazoa, присутствуют не только в нейронах и миоцитах, но и в клетках других типов.

Большинство исследователей считает, что как миоциты, так и нейроны, исходно возникли в составе настоящего эпителия (нейро- или миоэпителия), поскольку именно такое их расположение характерно для Cnidaria (илл. 187Б).

У губок настоящие миоциты отсутствуют, однако в мезохиле у них имеются сократимые клетки, объединяющие на примитивном уровне функции нервных и мышечных клеток. По-видимому, эволюция этих клеток шла параллельно параллельно эволюции настоящих нервных и мышечных клеток (илл. 187А).

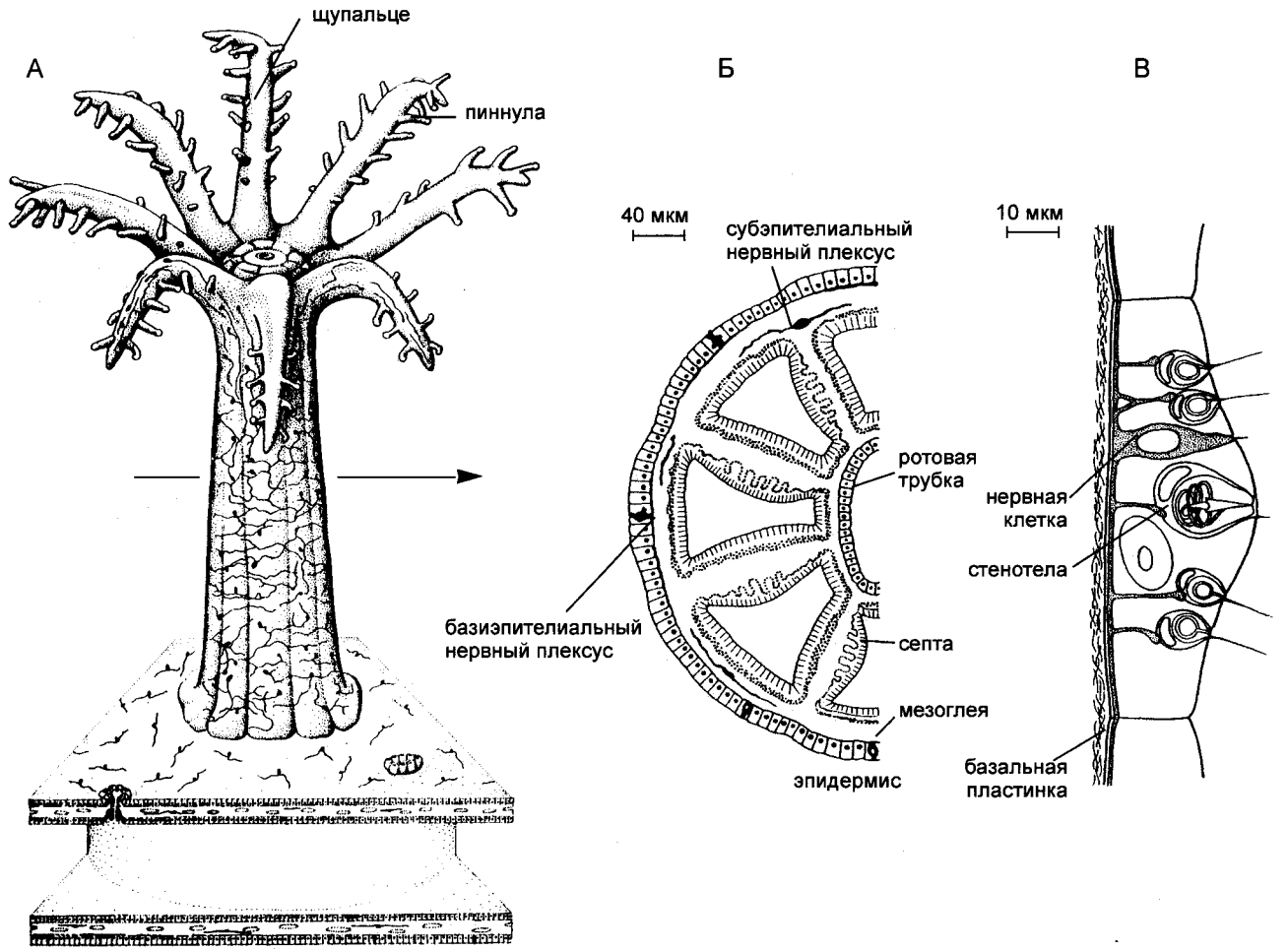
Это даёт основание предполагать, что мышечные и нервные клетки могли формироваться не только в составе эпителиев, но и субэпителиально, в соединительной ткани. На возможность многократного возникновения мышечных клеток указывает характер закладки мускулатуры у личинок Spiralia. У них, а также (частично) у Plathelminthes, мускулатура развивается из эктомезенхимы, а не из энтомезодермы.

Нервная система

Уже у одноклеточных организмов (например, *Paramecium*) взаимодействие с внешней средой проявляется в изменениях мембранного потенциала. Химические, электрические или механические стимулы активируют соответствующие ионные каналы и вызывают специфические реакции (например, инверсию биения ресничек у *Paramecium*). Ca^{2+}- и K^{+}-каналы имеются уже у прокариот; Na^{+}-каналы, напротив, впервые возникают в пределах Metazoa, а именно у Cnidaria.

Практически все авторы сходятся во мнении, что нервные клетки Metazoa имеют эктодермальное происхождение. Они образуют с другими клетками (сенсорными, нервными, мышечными) особые контакты — **синапсы**. Передача информации через синапсы может осуществляться с помощью электрических или химических сигналов, и в зависимости от этого синапсы могут быть устроены по-разному. Для понимания эволюции нервной системы крайне важно установить, какой способ проведения возбуждения более примитивен: электрический (через «gap junctions», электротонический щелевой контакт) или

http://jurassic.ru/



Илл. 190. Строение нервной системы Cnidaria, выявленное иммуноцитохимическим методом.
А — серотонинэргический нервный плексус полипа *Renilla koellikeri* (Pennatularia). Б — схема поперечного среза полипа этого же вида в области глотки. В — интраэпителиальный нейрон у *Hydra magnipapillata*, связанный с нематоцитами. А и Б — по Umbriaco et al. (1990), с изменениями; В — по Hobmayer et al. (1990), с изменениями.

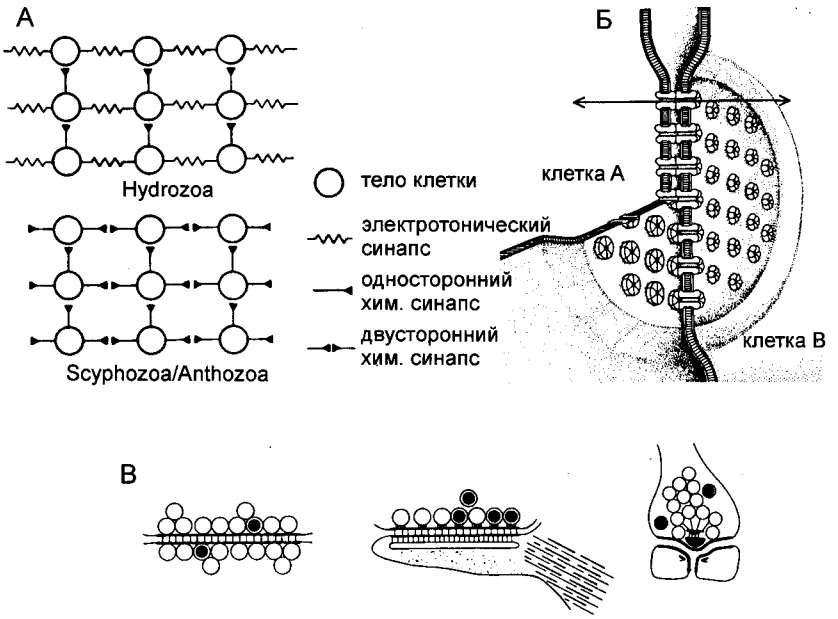
химический (выделение нейромедиаторов во внеклеточный матрикс вблизи клетки-мишени).

На электронно-микроскопическом уровне было показано, что координация движения у Cnidaria происходит с использованием электрического механизма проведения через электротонические щелевые контакты (в эпителиально-мышечных клетках эпидермиса) или по цитоплазматическим мостикам (например, в гигантских нервных волокнах медуз). В то же время базальные части эпидермальных нейронов содержат нейросекреторные пузырьки, а их дендритные отростки несут сенсорные реснички. Эти факты позволяют считать, что электрические и химические механизмы проведения возбуждения развивались параллельно в одних и тех же «протонейронах».

Принято считать, что **проведение возбуждения** с помощью затухающего электрического потенциала более примитивно, чем механизм возобновляемого мембранного потенциала действия. Однако уже у одноклеточных организмов имеются оба способа проведения. Можно предположить, что в эволюции Metazoa, по мере увеличения размера колонии и числа клеток, происходил внутриорганизменный отбор в направлении структур, способных к проведению на бóльшее расстояние. Эта задача могла быть решена путём возникновения нейронов с большим диаметром и высоким мембранным потенциалом, а также путём электрической изоляции нейронов от межклеточного матрикса особыми **глиальными клетками**.

Весьма вероятно, что проведение возбуждения у предков радиально-симметричных животных осуществлялось по сети специализированных нейронов, а не по наружному эпителию, как предполагалось ранее. У «Coelenterata» (илл. 190), Tentaculata и Deuterostomia нервные клетки лежат в основном **базиэпителиально** (в основании эпителия, вне базальной пластинки) и/или **субэпителиально** (под базальной пластинкой). Базиэпителиальное положение осо-

http://Jurassic.ru/

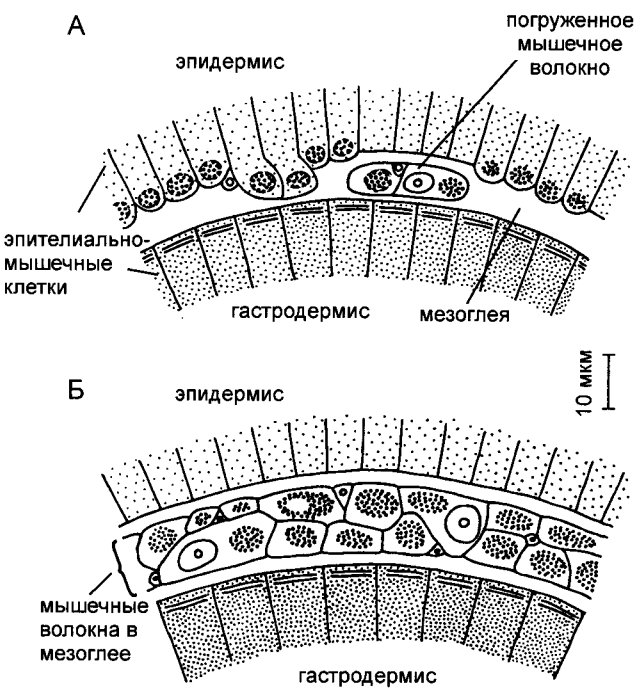


Илл. 191. Синаптические связи.
А — схема связи клеток у примитивных Eumetazoa (Cnidaria). У Hydrozoa клетки в пределах одного нервного сплетения связаны только электрическими синапсами, а химические синапсы имеются лишь между отдельными сплетениями. Б — строение щелевого электротонического синапса (gap junction) млекопитающих. В — виды химических синапсов: симметричный синапс *Cyanea* (Scyphozoa), допускающий двустороннее проведение возбуждения; нейро-мышечный синапс на отростке миоцита *Metridium* (Anthozoa); сложный синапс из двух постсинаптических и одного пресинаптического элемента, где в последнем имеются два типа пузырьков, обозначаемых как электронно-светлые (electron lucent) и электронно-плотные (dense core). А — из Spencer и Satterlie (1987); Б — из Junqueira и Quarneiro (1991); В — из Westfall (1987).

бенно характерно для эволюционной линии Deuterostomia.

Нервный плексус Cnidaria представляет собой самый примитивный вариант строения нервной системы Eumetazoa (илл. 211). Но уже в пределах этой группы обнаруживаются принципиальные различия. Так, в плексусе Hydrozoa главная роль принадлежит электрическим синапсам, в то время как у Anthozoa и Scyphozoa преобладают химические синапсы (илл. 191) весьма разнообразного строения. У примитивных Bilateria синаптические связи также достаточно сложны и разнообразны. У некоторых Anthozoa одновременно развиваются базиэпителиальный (преимущественно сенсорный) и субэпителиальный (в основном моторный) плексусы (илл. 190Б).

Уже в пределах «Coelenterata» возникают **локальные сгущения** нервного плексуса (например, «нервное кольцо» у медуз, меридиональные нервные сгущения у гребневиков), а также намечается подразделение нервной системы на центральную и периферическую. Однако характерный для Bilateria мозг — единый центр, управляющий всей нервной системой — у «Coelenterata» отсутствует.



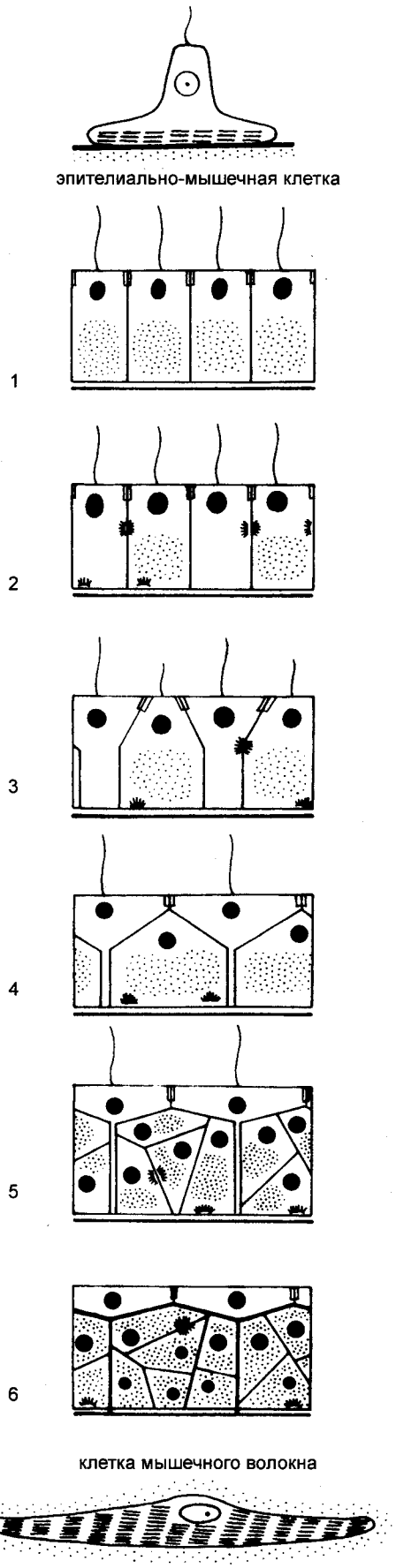
Илл. 192. Погружение эпидермальных эпителиально-мышечных клеток в мезоглею у полипов Cubozoa.
Из Werner (1984).

Мускулатура

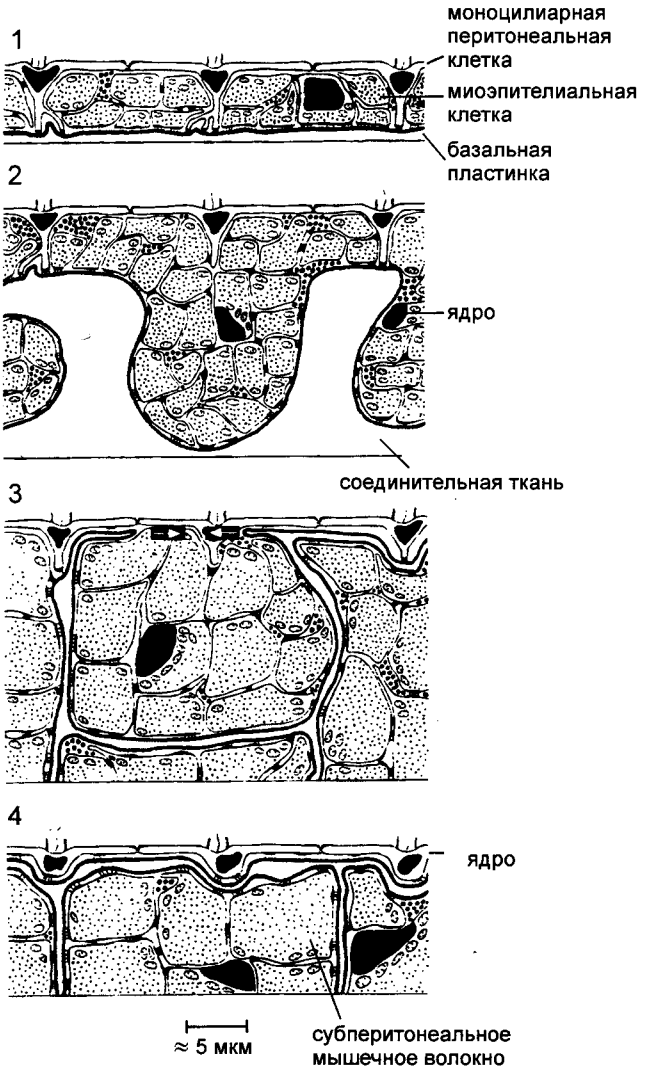
В строении настоящих мышечных клеток (миоцитов) можно выделить два крайних варианта (илл. 192, 193): (1) **эпителиально-мышечная клетка**, ядросодержащая часть которой с апикальными ленточными десмосомами встроена в эпителиальный пласт, а сократимая часть с актиновыми и миозиновыми филаментами вытянута вдоль базальной пластинки; (2) типичная веретеновидная, вытянутая **клетка мышечного волокна**, лежащая либо в толще эпителия, но вне базальной пластинки (в этом случается обозначается **миоэпителиальной клеткой**), либо под эпителием.

По данным электронной микроскопии, можно достаточно уверенно заключить, что в эволюции различных представителей «Coelenterata» (илл. 192) и целомических Bilateria (илл. 193–195) неоднократно происходил переход от эпителиального к субэпителиальному положению мускулатуры.

http://jurassic.ru/

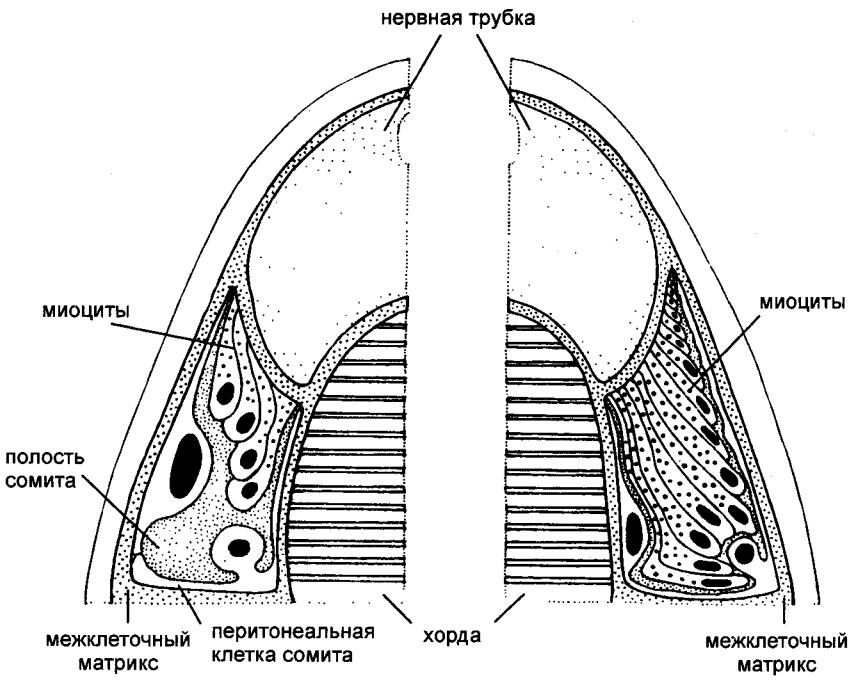


Илл. 193. Последовательные стадии перехода от эпителиально-мышечных клеток к субперитонеальным мышечным волокнам у целомических Bilateria: поперечные срезы.
На стадии 1 все клетки эпителиально-мышечные; на стадиях 2 и 3 эпителиально-мышечные клетки чередуются с несократимыми клетками перитонеального эпителия; стадии 4 и 5 изображают миоэпителиальные клетки (миоциты лежат на базальной пластинке, но изолированы от апикальной поверхности эпителия); на стадии 6 мышечные волокна располагаются субперитонеально, то есть ниже базальной пластинки несократимого перитонеального эпителия. Из Rieger и Lombardi (1987).



Илл. 194. Переход от миоэпителиальных клеток к субперитонеальным мышечным волокнам при погружении эпителия в соединительную ткань (на примере Echinodermata).
Стадии 1–3 изображают миоэпителий, состоящий из перитонеальных и миоэпителиальных клеток; на стадиях 2 и 3 миоэпителиальные клетки сильно увеличиваются и погружаются в толщу соединительной ткани (белая область ниже базальной пластинки); на стадии 4 погружение миоэпителиальных клеток завершено, они потеряли непосредственную связь с перитонеальным эпителием и теперь обозначаются как субперитонеальные мышечные волокна. Из Stauber (1993).

https://jurassic.ru/



Илл. 195. Происхождение соматической мускулатуры из миоэпителиальных клеток (личинка *Branchiostoma caribaeum*, поперечный срез).
Левая половина рисунка изображает раннюю стадию, правая половина — более позднюю. Мышечные клетки возникают из миоэпителиальных, которые в ходе развития постепенно увеличиваются и заполняют полость сомита. Изучение этого процесса крайне важно для понимания происхождения соматической мускулатуры позвоночных. По Ruppert (1992).

Уже в пределах кишечнополостных имеются разнообразные формы миоцитов (илл. 192). У Hydrozoa и Anthozoa мускулатура представлена исключительно эпителиально-мышечными клетками, которые составляют существенную часть эпителия. Их сократимая часть устроена по гладкому типу. Мускулатура всех медуз также состоит только из эпителиально-мышечных клеток. У полипов Scyphozoa и Cubozoa имеются веретеновидные субэпителиальные мышечные волокна без поперечной исчерченности (илл. 192); однако в щупальцах, а у некоторых представителей (*Tripedalia*) и в стенке тела сохраняются типичные эпителиально-мышечные клетки. Таким образом, эти формы демонстрируют переходное состояние между эпителиальной и субэпителиальной организацией мускулатуры. Мускулатура гидромедуз состоит из гладких или поперечно-полосатых элементов, а эпидермальная мускулатура нижней поверхности зонтика сцифомедуз образована только поперечно-полосатыми эпителиально-мышечными клетками. У Ctenophora мускулатура только гладкая и состоит частично из крупных субэпителиальных (т.е., лежащих в мезоглее) многоядерных миоцитов, а частично из миоэпителиальных клеток в эпидермисе и гастродермисе (париетальная мускулатура).

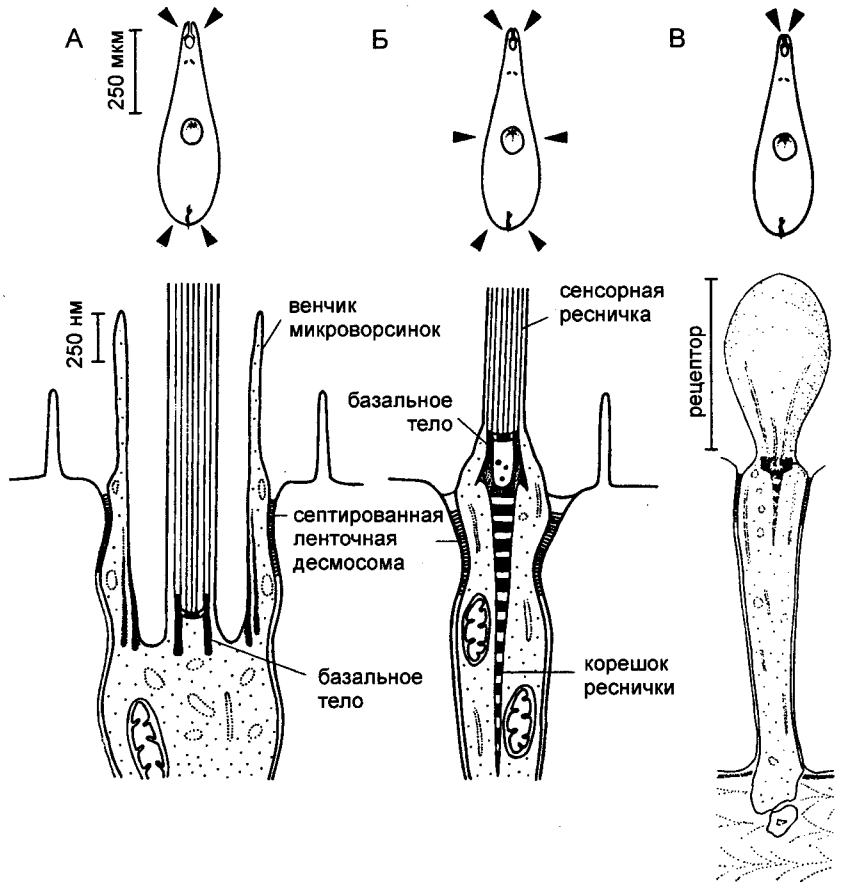
Косоисчерченная мускулатура, которая отличается наибольшей эффективностью сокращения (илл. 495), у кишечнополостных отсутствует. Среди Bilateria она особенно часто встречается у Spiralia и Nemathelminthes, имеющих гидростатический скелет. В некоторых группах Bilateria (например, Gastrotricha) могут одновременно присутствовать гладкие, косоисчерченные и поперечно-полосатые миоциты. Новейшие молекулярно-биологические данные приводят к довольно неожиданному выводу о том, что одноядерные поперечно-полосатые мышечные волокна, возможно, следует считать исходным вариантом строения, а косоисчерченные и гладкие — производным от него.

Примитивные сенсиллы и органы чувств

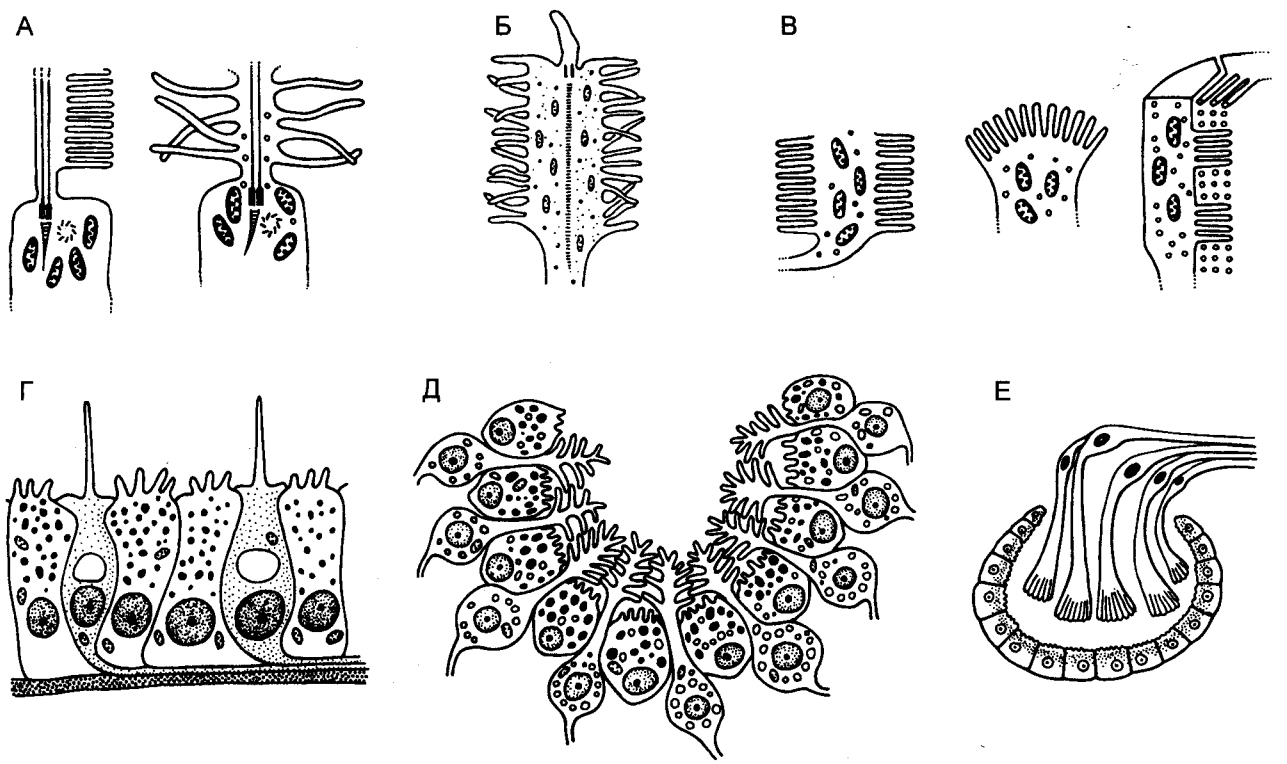
Образование дифференцированных чувствительных клеток, или рецепторов, эволюционно связано с развитием нервных и мышечных клеток у предков Eumetazoa. Огромное разнообразие строения рецепторов объясняется, прежде всего, различными функциями. С помощью электронной микроскопии было показано, что большинство рецепторов представляют собой **первичные чувствующие клетки**, имеющие аксон (илл. 196). **Вторичные чувствующие клетки** (лишённые аксона) в целом встречаются реже, но присутствуют и у весьма примитивных форм (например, у личинок свободноживущих плоских червей). К сожалению, поведение примитивных Metazoa изучено ещё очень слабо, и поэтому функции и характер работы точно известны только для немногих типов рецепторов. Тем не менее, можно сделать следующие обобщения:

1. Фоторецепторы. Рецепторы этого типа возникли, вероятно, из эпидермальных клеток при встраивании фоточувствительных пигментов (например, родопсина) в их апикальную мембрану (илл. 197). Для фоторецепторов характерно гипертрофированное развитие апикальной мембранной области, в ко-

http://Jurassic.ru/



Илл. 196. Первичные сенсорные клетки *Gyratrix hermaphroditus* (Plathelminthes). А — моноцилиарный воротничковый рецептор (орган осязания; реагирует на прикосновение и движение воды). Б — моноцилиарный рецептор без круга микроворсинок. В — моноцилиарный хеморецептор. Расположение трёх типов рецепторов на поверхности тела различно (показано на фигурах верхнего ряда). По Reuter (1977).



Илл. 197. Фоторецепторы и образование простых глазков.
А — ресничный фоторецептор. Б — промежуточный тип фоторецептора. В — рабдомерный фоторецептор. Г — пигментный глазок. Д — прямой пигментный бокал. Е — инвертированный пигментный бокал. А, В–Е — по Ruppert и Barnes (1993); Б — по Vanfleteren (1982).

http://jurassic.ru/

торой происходит поглощение фотонов пигментными молекулами — первичный процесс зрения. Различают два основных типа фоторецепторов: (а) **Ресничные**, у которых восприятие света происходит на более или менее видоизменённой мембране реснички (обычно единственной). Поверхность мембраны чаще всего увеличивается за счёт образования складок. (б) **Рабдомерные**, у которых восприятие света происходит на мембранах микроворсинок; плотность последних обычно очень высока.

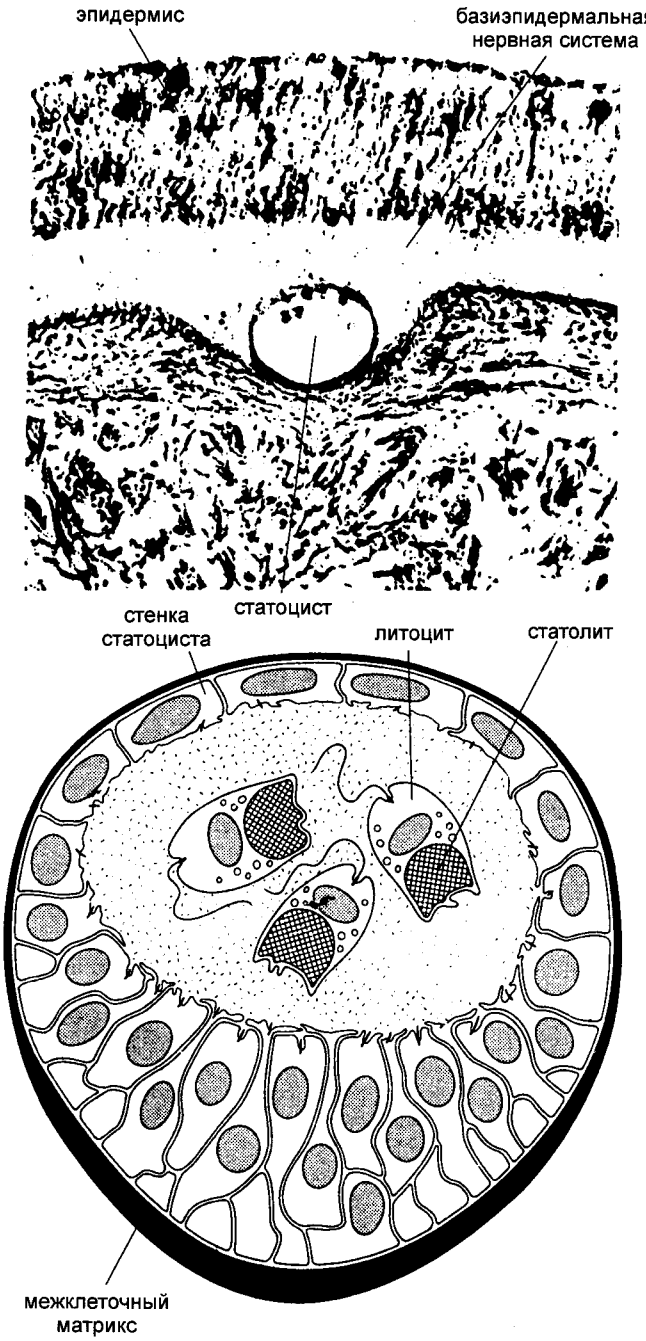
У примитивных Eumetazoa (например, бескишечных турбеллярий) встречаются также погружённые фоторецепторы с морфологически не дифференцированными клеточными мембранами. У некоторых форм могут одновременно присутствовать как ресничные, так и рабдомерные рецепторы (церебральные и эпидермальные глаза у мюллеровской личинки Polyclada).

Примитивные «глазки» Cnidaria представляют собой скопления моноцилиарных фоторецепторов, чередующихся с моноцилиарными же пигментными клетками на определённых участках эпидермиса (илл. 197Г). Дальнейшим развитием эпидермальных фоторецепторов являются глазки типа прямых или инвертированных пигментных бокалов, которые позволяют определять положение источника света (илл. 197Д,Е).

2. Воротничковые рецепторы. Основание реснички у этих рецепторов окружено венчиком специализированных микроворсинок, которые часто обозначаются как стереоцилии (илл. 196А). Воротничковые рецепторы чаще всего моноцилиарные, но встречаются и клетки с несколькими ресничками (например, у некоторых турбеллярий). В ультраструктурном отношении реснички обычно не модифицированы или обнаруживают лишь незначительные изменения. Такие клетки часто используются для восприятия движения, вибрации или направления силы тяжести.

3. Органы равновесия (статического чувства). Впервые такие органы возникают у «Coelenterata» (илл. 243). Примитивные Bilateria также очень часто имеют статоцисты (например, *Xenoturbella bocki*, см. илл. 198). Ультраструктурные исследования статоцистов свободноживущих Plathelminthes показали, что даже в пределах этой группы эти органы, скорее всего, возникали неоднократно. В любом случае, органы равновесия Plathelminthes вряд ли можно вывести из статоцистов «Coelenterata», так как у них почти всегда отсутствуют рецепторные реснички.

4. Моноцилиарные рецепторы без воротничка из микроворсинок, но с нормально развитым корешком (илл. 196Б,В). Функции этих рецепторов, как



Илл. 198. Органы равновесия.
А — статоцист в базиэпителиальной нервной системе *Xenoturbella bocki*. Б — схема строения этого статоциста. А — из Westblad (1949); Б — из Ehlers (1991).

и многих других типов сенсилл у примитивных беспозвоночных, чаще всего неизвестны.

5. Рецепторы с модифицированной аксонемой чаще всего имеют одну ресничку. Состав микротрубочек в аксонеме у них отличается от стандартной схемы 9 × 2+2: в частности, центральные трубочки могут отсутствовать, или же периферические трубочки могут быть одиночными. Длина и форма реснички сильно видоизменены (илл. 196В), а корешк-

http://jurassic.ru/

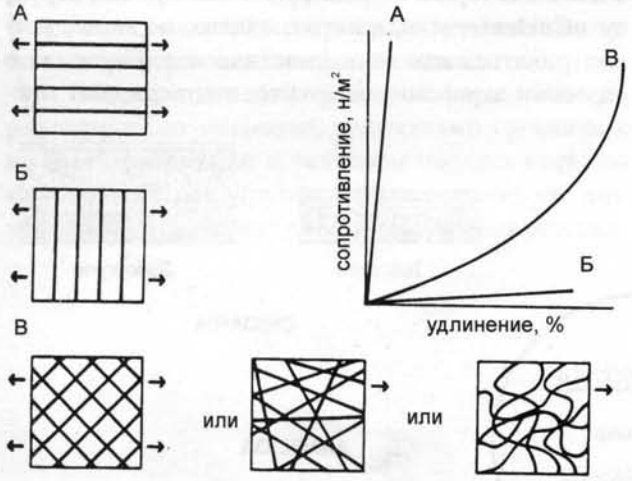
ковый аппарат обычно отсутствует. Такие клетки часто рассматривают как хеморецепторы.

6. Мультицилиарные рецепторы известны уже у примитивных Metazoa (например, сенсорные клетки в глотке примитивных представителей Plathelminthes).

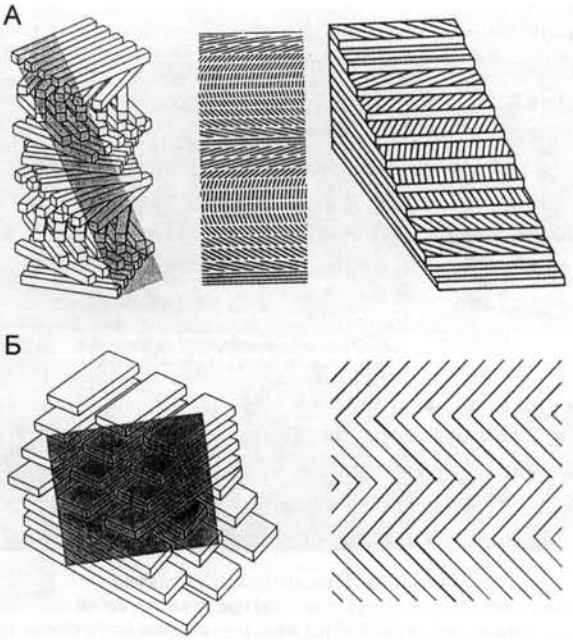
Развитие механических опорных структур

Возникновение настоящего эпителия создаёт условия для формирования внеклеточных фибриллярных структур: на апикальной поверхности эпителия образуется кутикула, а в основании — базальная пластинка. В обоих слоях могут формироваться коллагеновые волокна, ориентированные определённым образом относительно оси тела животного (илл. 199). В состав кутикулы могут также входить волокна хитина (Arthropoda) или целлюлозы (Tunicata). Чаще всего наблюдается ортогональное или спиральное расположение волокон; это означает, что волокна в соседних слоях ориентированы перпендикулярно (илл. 200Б) или под углом 10–20° (илл. 200А).

Кутикулярные структуры имеются уже у «Coelenterata» (перидерма у Hydrozoa. В то же время базальная пластинка (базальная ламина и lamina fibroreticularis) у этих форм не всегда ясно отграничена от мезоглеи. Напротив, у большинства Bilateria имеется обособленная базальная пластинка, строение которой, впрочем, недостаточно хорошо изучено.



Илл. 199. Расположение волокон в кутикуле и/или базальной пластинке и вытекающие из этого биомеханические свойства, представленные в виде кривых упругости.
А — в сухожилиях, так же как в клеточных стенках растений, волокна ориентированы почти параллельно вектору натяжения; они очень мало растяжимы, т.е., их кривая упругости резко возрастает. Б — при расположении волокон под 90° к направлению тяги структура практически не сопротивляется растяжению. В — вариант, соответствующий J-образной кривой упругости (жёсткость повышается при растяжении). Такое расположение волокон наиболее часто встречается у животных, особенно у «мягкотелых» форм. Например, кожу на тыльной стороне кисти руки можно слегка оттянуть без существенного усилия, но при дальнейшем растяжении сопротивление кожи резко возрастает, так как соединительнотканные волокна ориентируются вдоль вектора натяжения. По Wainwright (1988).



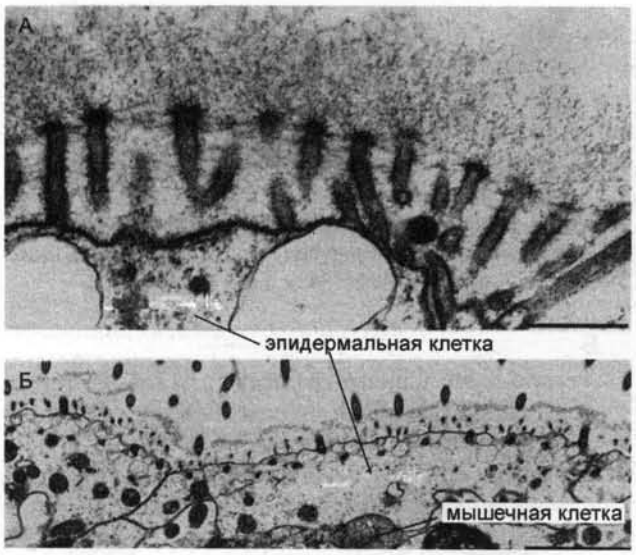
Илл. 200. «Композитные материалы» со спиральным (А) и ортогональным (Б) послойным расположением волокон встречаются как в составе межклеточного матрикса (хитин, коллагеновые волокна), так и внутри клеток (актиновые и промежуточные микрофиламенты, кератиновые волокна). При спиральном расположении волокна в соседних слоях лежат под углом 10–20°, а при ортогональном — перпендикулярно. На косом срезе волокна в первом случае образуют рисунок, напоминающий струю фонтана, а во втором — «ёлочку». Оба варианта часто встречаются в кутикуле или базальной пластинке и обеспечивают упругость гидроскелета, ограничивая наполненные жидкостью внутриклеточные или внеклеточные пространства. Из Neville (1992).

Значение фибриллярной кутикулы и базальной пластинки особенно велико у животных, не имеющих твёрдых частей. У этих форм кутикула и базальная пластинка становятся частью опорного **гидроскелета**, ограничивая внутри- или внеклеточные полости, заполненные жидкостью. Уже у самых примитивных Eumetazoa — «Coelenterata» — имеются опорные структуры, в виде внутриклеточных (обладающие тургором гастродермальные клетки в щупальцах некоторых Hydrozoa), и на внеклеточных полостях (гастроваскулярная полость актиний). Обе формы гидроскелета широко представлены также у Bilateria.

Формирование кутикулы происходит следующим образом.

На внешней стороне мембраны любой клетки имеются олигосахариды, гликопротеины и протеогликаны, связанные с мембранными белками или липидами; они образуют макромолекулярную структуру, которая обозначается как **гликокаликс**. В фибриллярный слой могут встраиваться другие молекулы, в частности ферменты (илл. 201, 202). В составе

http://jurassic.ru/



Илл. 201. Примитивная кутикула.
А — «кутикула» *Phoronis* (Tentaculata) представляет собой сильно развитый гликокаликс. Масштаб 0,5 мкм; Б — сходная по строению кутикула нового вида турбеллярии из рода *Solenophilomorpha*, обитающего в приливно-отливной зоне о. Зильт, выполняет скорее роль фильтрующей мембраны между эпидермисом и окружающей средой. Масштаб 4 мкм. А — S.L. Gardiner, Брин Маур; Б — G. Rieger, Инсбрук.

гликокаликса можно различить часть, связанную с клеточной мембраной, и свободную часть.

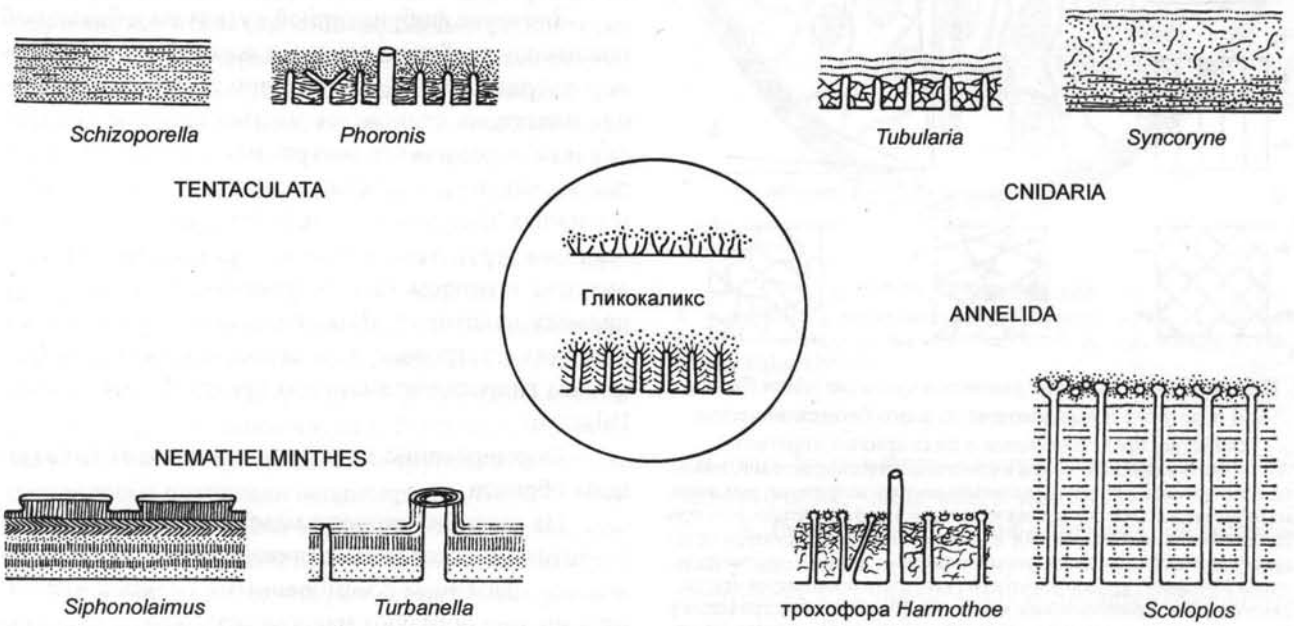
Объём и структура гликокаликса сильно варьируют. Гликокаликс особенно сильно развивается между микроворсинками эпителиальных клеток, образуя, в сущности, примитивную кутикулу. Такая кутикула может возникать и на поверхности ресничного эпителия (илл. 201), что можно наблюдать на примере Spiralia. Уникальное состояние наблюдается у Gastrotricha, у которых наружные слои кутикулы полностью покрывают локомоторные реснички.

Исходная функция примитивной кутикулы, вероятно, заключалась в упрочнении и стабилизации поверхности эпидермиса. В то же время различные сахара и белки в составе кутикулы могли играть роль фильтрующей мембраны, создавая особый микроклимат в пространстве между мембраной и внутренней поверхностью кутикулы. Далее в различных эволюционных линиях происходило усиление механических функций кутикулы за счёт включения в неё коллагеновых волокон и/или хитиновых или целлюлозных фибрилл (илл. 203). Этот процесс часто сопровождается специализацией микроворсинок, которые у многих водных организмов пронизывают всю толщу кутикулы (илл. 203Б). При дальнейшем усилении кутикулы микроворсинки утрачиваются, и формируются мощные кутикулярные пластины, из которых путем склеротизации происходит жёсткий экзоскелет Euarthropoda (илл. 567).

Наконец, преобразование кутикулы в механический экзоскелет у членистоногих привело к появлению участков различной жёсткости (например, сочленовных мембран), а также специальных структур (на основе микрофиламентов или микротрубочек), передающих усилие мышц на кутикулу.

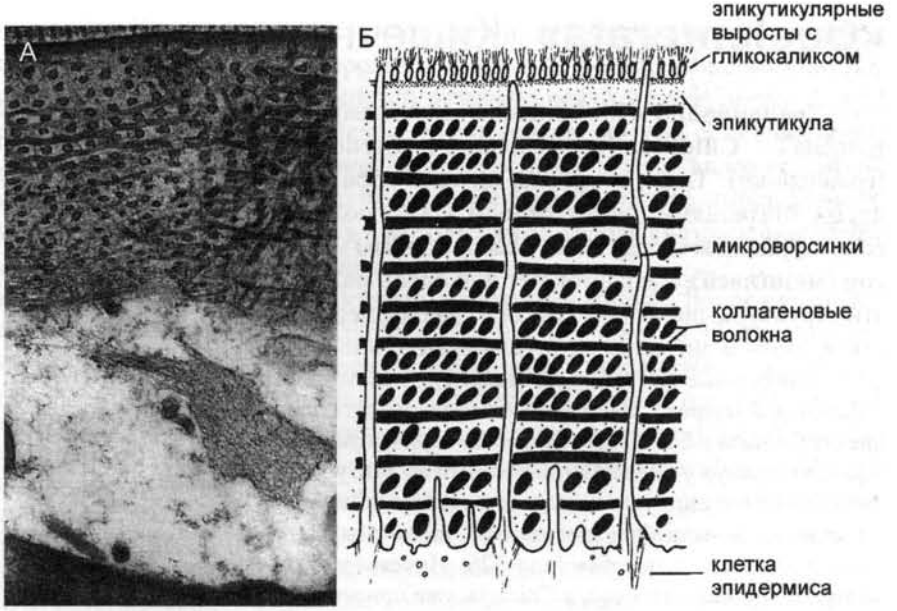
Систематика

Примитивные представители Eumetazoa, **Cnidaria** и **Ctenophora** традиционно объединяют в группу **«Coelenterata»**, которая, однако, не может рассматриваться как монофилетическая. Сведения о строении акросомы, возможно, подтверждают мне-



Илл. 202. Неоднократное возникновение механически значимых кутикулярных структур у Eumetazoa.
Исходным состоянием является гликокаликс на поверхности мембраны эпидермальных клеток или между эпидермальными микроворсинками. Неоднократно наблюдается усиление фибриллярной составляющей кутикулы, а также исчезновение микроворсинок. По Rieger (1984), упрощено.

http://jurassic.ru/



Илл. 203. Типичная кутикула высших Spiralia (Annelida) с ортогональным расположением волокон. А — срез кутикулы *Stygocapitella subterranea* (длина тела 1,5 мм). Коллагеновые волокна ориентированы под углом к продольной оси тела животного; поскольку срез был сделан также под углом к оси тела, на нём видны волокна, перерезанные вдоль и поперёк. Б — схема кутикулы *Lumbricus terrestris*. А — G. Purschke, Оснабрюк; Б — по Rieger, Rieger (1976).

ние о том, что Ctenophora и Bilateria могут представлять собой сестринские группы (см. илл. 188).

В то же время монофилия **Bilateria** поддерживается как морфологическими, так и новейшими молекулярными данными. Достаточно надёжными аутапоморфиями этого таксона являются энтомезодерма, фильтрующие нефридии и билатерально-симметричный головной мозг, координирующий активность периферической нервной системы.

Обычно в качестве предковой формы Bilateria рассматривают покрытый ресничками организм с **прямым развитием** и размером порядка нескольких миллиметров. Другие авторы считают, что широкое распространение двухфазных жизненных циклов у морских Bilateria указывает на примитивность **непрямого развития**.

Если предположить, что первичные Bilateria имели однофазный жизненный цикл, то наиболее примитивными представителями этой группы следует считать Plathelminthes (возможно, вместе с Gnathostomulida). Это предположение согласуется с новыми молекулярными данными. Если же исходным для Bilateria считать двухфазный жизненный цикл, то и тогда Plathelminthes можно рассматривать как самых примитивных ныне живущих Bilateria. В этом случае придётся допустить их прогенетическое происхождение от личинок или ювенильных стадий предкового организма.

http://jurassic.ru/

«Coelenterata», Кишечнополостные

Традиционно «Coelenterata» охватывают два таксона — **Cnidaria** (стрекающие) и **Ctenophora** (гребневики). Ткани и органы их тела образованы двумя эпителиями (**эпидермисом** и **гастродермисом**) и лежащим между ними межклеточным матриксом (**мезоглеей**), где клеток нет или очень мало. Все эти структуры происходят от двух зародышевых листков, экто- и энтодермы (**двуслойные** Eumetazoa).

Апикальные лентовидные межклеточные контакты и базальный матрикс, характерные для настоящих эпителиев, у Cnidaria и Ctenophora несколько отличаются от подобных структур у представителей Bilateria. Так, у книдарий обычно отсутствуют апикальные zonulae adhaerentes. Межклеточные контакты гребневиков, насколько известно, устроены иным способом (илл. 126). Имеется указание на то, что, по крайней мере, у Cnidaria, уже присутствуют такие белки, характерные для базального матрикса Bilateria, как ламинин, коллаген IV и фибронектин. Некоторые авторы полагают поэтому, что именно у Cnidaria представлены первоначальные стадии эволюции базального матрикса многоклеточных.

У кишечнополостных нет головы и нет тенденции её формирования. План строения тела Coelenterata отличается, прежде всего, наличием центральной или главной (орально-аборальной) оси. По отношению к главной продольной оси структуры и части тела ориентированы симметрично — радиально, бирадиально (дисимметрично) или билатерально. Эпидермис может демонстрировать весьма высокую степень дифференциации различных типов клеток, тканей и простых органов.

Cnidaria и Ctenophora отличаются яркой общей особенностью, у тех и других есть **плавающие формы** со щупальцами (у книдарий плавающие формы называются **медузами**). Формообразующий признак плана плавающих форм — студенистая мезоглея. Она пронизана системой трубчатых пищеварительных каналов, преимущественно энтодермальных (**гастроваскулярная система**, coelenteron). Пищеварительная система имеет только одно наружное отверстие, которое одновременно служит ртом и анусом. Пища к нему доставляется щупальцами. У книдарий они состоят из эктодермы, мезоглеи и энтодермы и снабжены массами стрекательных клеток (нематоцитов), содержащих **стрекательные капсулы** (нематоцисты, книды) с более или менее дифференцированным аппаратом органелл, который выстреливается для поражения добычи. Гребневики имеют сложные щупальца, состоящие из главных и побочных ветвей, но без энтодермы. Щупальца гребневиков (главным образом, их боковые нити) оснащены **клейкими клетками** (**коллобластами**) с липкими секреторными гранулами. Коллобласты гребневиков не гомологичны нематоцитам книдарий.

Интересно, что в обеих рецентных группах Coelenterata (Cnidaria и Ctenophora) сложные клетки для ловли добычи (нематоциты или стрекающие клетки у книдарий и, соответственно, коллобласты или клейкие клетки у гребневиков) развивались конвергентно. Благодаря этим клеткам кишечнополостные могут ловить существенно более крупную жертву (например, крупных одноклеточных, мелких рачков, личинок низших Metazoa), чем губки, хоаноциты которых потребляют, главным образом, бактерий и органические частицы размером в нескольких микрометров. Большинство кишечнополостных используют, по преимуществу, пассивный способ ловли добычи — вылавливают ловчими щупальцами из потока воды приносимые им пищевые объекты и целиком заглатывают жертву.

Ещё один общий признак — это радиальная симметрия, конкретно четырёхлучевая симметрия (тетрамерия); правда, у гребневиков её можно усмотреть лишь на определённых стадиях онтогенеза (илл. 262 З). Тетрамерия типична для таких таксонов Cnidaria, как Cubozoa и Scyphozoa; её можно также усмотреть и в расположении четырёх радиальных каналов у гидромедуз.

Другая взрослая форма — обычно сидячий или полусидячий, изредка активно или пассивно плавающий **полип** — имеется только у Cnidaria. Полип и медуза морфологически легко выводятся друг от друга (илл. 204). Студенистая мезоглея медуз у полипов редуцируется до опорной пластинки между эпидермисом и гастродермисом. Гастроваскулярная система у них представляет собой простой кишечный мешок, иногда, правда, разделённый перегородками (септами); у колониальных форм кишечные мешки могут быть связаны каналами. Единственная форма организации Anthozoa (актиний и кораллов), самого богатого видами таксона кишечнополостных, — полип, который поэтому вынужден образовывать и половые клетки. У всех остальных Coelenterata половой процесс всегда берут на себя плавающие медузы или же, вторично, прикреплённые сильно редуцированные медузоиды.

Как и у всех Eumetazoa, эпидермис, будучи настоящим эпителием, отграничивает субэпителиальное пространство от окружающей среды. В связи с этим в эпидермисе (например, благодаря электрической изоляции) смогла развиться **нервная система**, как об этом подробнее написано в предыдущей главе. Основная часть нервной системы — диффузный плексус. Он может локально сгущаться и сильнее дифференцироваться в непосредственной близости к отдельным органам (например, вокруг статоцистов)

Wolfgang Schäfer, Зиндельфинген

http://Jurassic.ru/

или у других функциональных единиц (например, вдоль рядов ресничных гребных пластинок у гребневиков). Нервные клетки соединяются между собой и с отростками рецепторных клеток; доказано наличие синапсов между ними. Наряду с механо-, хемо-, термо- и фоторецепторами, хорошо известны нейросекреты, которые в качестве нейротрансмиттеров или гормонов выполняют определённые функции (например, регуляцию морфогенеза). **Выделение** и **дыхание** осуществляют эпителии, непосредственно контактирующие с окружающей средой (эпидермис) или с внутрикишечной жидкостью (гастродермис). Специализированные клетки (например, розеточные клетки у гребневиков) могут использоваться для поддержания осмотического баланса. Реснички (по одной на клетку), обеспечивающие **циркуляцию**, в большом числе присутствуют на определённых участках тела (например, на глоточных желобках и филаментах у Anthozoa).

«**Филаменты**» — это собирательный термин для сложных функциональных единиц у кишечнополостных, служащих преимущественно для циркуляции, а также — в качестве вспомогательных структур при пищеварении внутри и вне гастроваскулярной системы. В некоторых случаях они участвуют в удерживании пищевых частиц; таковы, например, гастральные филаменты некоторых медуз, представляющие собой остроконечные отростки стенки желудка, снабжённые многочисленными железами (илл. 234). Фактически «филаментозные» образования имеются по свободным краям септ (илл. 218, 221) у некоторых полипоидных форм. Их бывает от одного до трёх, и они могут выполнять различные функции. Гастральные филаменты Anthozoa (илл. 218), покрытые ресничками, служат, главным образом, для циркуляции; тургорные клетки поддерживают их в упругом состоянии, а реснички обеспечивают течение гастральной жидкости в определённом направлении. Книдогландулярные участки гастральных филаментов, несущие стрекательные капсулы и железы, поддерживают пищеварение и фиксацию пищевых частиц. Возможно, крючковидные щетинки у бесщупальцевых гребневиков (Atentaculata) помогают при добывании пищи. Филаменты книдарий, однако, не гомологичны крючковидным ресничкам гребневиков, хотя, как правило, в структуре и тех, и других важное место занимают реснички.

Гонады энтодермальные. Лишь у Hydrozoa они находятся в эктодерме, что представляет собой уникальный феномен для животного мира (илл. 241, 242). В то время как гребневики — гермафродиты и редко заботятся о потомстве, книдарии отличаются исключительным многообразием способов размножения (откладка яиц, яйцеживорождение, рождение личинок). Наряду с широко распространённым двуполым размножением у книдарий также обнаружен партеногенез. Известны и одновременные (синхронные), а также протерандрические или протерогинические гермафродиты, равно как и гинодиезия (женская двудомность) популяций, состоящих только из самок и гермафродитов. Бесполое размножение обычно для книдарий, но довольно редкó у гребневиков. Среди Coelenterata представлены многие основные типы эмбрионального развития; у многих видов книдарий, относящихся к Scyphozoa и Anthozoa, имеется типичная филогенетически исходная гаструляции путём инвагинации (эмболии).

Активно обсуждают вопрос, подлежат ли вообще Cnidaria и Ctenophora объединению в один монофилетический таксон Coelenterata — сейчас на него обычно дают отрицательный ответ. Наличие в обеих группах плавающих студенистых форм с сильно развитой формообразующей мезоглеей (среди Ctenophora она особенно ярко выражена у глубоководного гребневика *Thalassocalyce inconstans*) должно рассматриваться как сходство, которое нельзя игнорировать. Двуслойная организация, то есть отсутствие третьего зародышевого листка (мезодермы), также является важным сходством, которое, однако, скорее следует трактовать как симплезиоморфию. Однако у двух таксонов совершенно различна организация гонад, ультраструктура сперматозоидов, онтогенез, строение личинок и метаморфоз. Сверх того, у Ctenophora нет метагенетического чередования поколений. Гребневики не имеют также стрекательных капсул; что касается нематоцист у представителей рода *Haeckelia*, то речь идёт о так называемых клептокнидах гидромедуз, съеденных гребневиком. Сами органы чувств принципиально сходной функции (например, статоцисты) устроены в обоих таксонах очень по-разному. То же относится к ловчим щупальцам и к локомоторному аппарату. Эти — отчасти глубокие — различия дают многим авторам повод признавать за Cnidaria и Ctenophora общий уровень организации и, возможно, парафилетические родственные связи, но не рассматривать их как две сестринские группы. Сходство же гребневиков с медузами книдарий должно трактоваться скорее как приспособление к пелагическому образу жизни. В последнее время постулируют сестринские отношения между Ctenophora и Bilateria, прежде всего на основе того факта, что сперматозоиды обоих таксонов обладают единственным крупным акросомным пузырьком с принадлежащим ему аппаратом проникновения, который рассматривают как синапоморфию обеих групп; плезиоморфным же состоянием должен тогда быть ряд мелких акросомных пузырьков, имеющийся в сперматозоидах Cnidaria.

http://jurassic.ru/

Cnidaria, Стрекающие

Ныне описано около 8 500 видов книдарий; правда, не всегда известные циклы развития, а также многообразие индивидов вида, превосходящих в своём полиморфизме всех остальных Eumetazoa, поэтому часто появляются различные данные о числе видов. Cnidaria — преимущественно, морские организмы (таковы все Anthozoa, Cubozoa и Scyphozoa). Это относится также к большинству Hydrozoa, из которых лишь единичные виды (*Hydra*, *Craspedacusta*) обильны в пресных водах или проникают в пресноводные местообитания из солоноватых вод (*Cordylophora*). Диаметр зонтика антарктической медузы *Cyanea* достигает более 2 м; размер же мельчайших книдарий, обитающих в порах между песчинками, составляет менее 1 мм (*Halammohydra*).

Cnidaria — необычайно успешная группа животных, что объясняется, в основном, приобретением **стрекательных капсул**. Эти органы, с одной стороны, позволяют оптимально использовать обильные источники пищи, с другой — ограничивают круг естественных врагов небольшим числом специализированных форм, главным образом голожаберных брюхоногих моллюсков (Nudibranchia), пантопод, а также некоторых рыб и морских звёзд. Высокая способность к регенерации, часто связанная с удивительными приспособлениями способов размножения к определённым экологическим условиям, и частый симбиоз с одноклеточными водорослями также, по-видимому, позволили Cnidaria стать одной из наиболее распространённых групп водных животных.

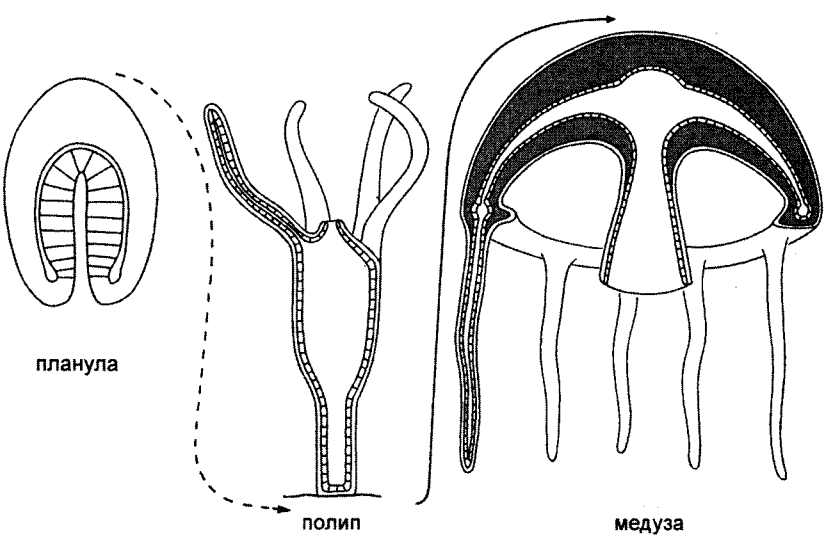
Для трёх из четырёх субтаксонов (Hydrozoa, Cubozoa, Scyphozoa) характерен жизненный цикл с чередованием бесполого и полового размножения (метагенез) между полипом и медузой. Личинка (планула), исходно снабжённая моноцилиарным эпидермисом, имеется во всех четырёх группах.

Wolfgang Schäfer, Зиндельфинген

Строение

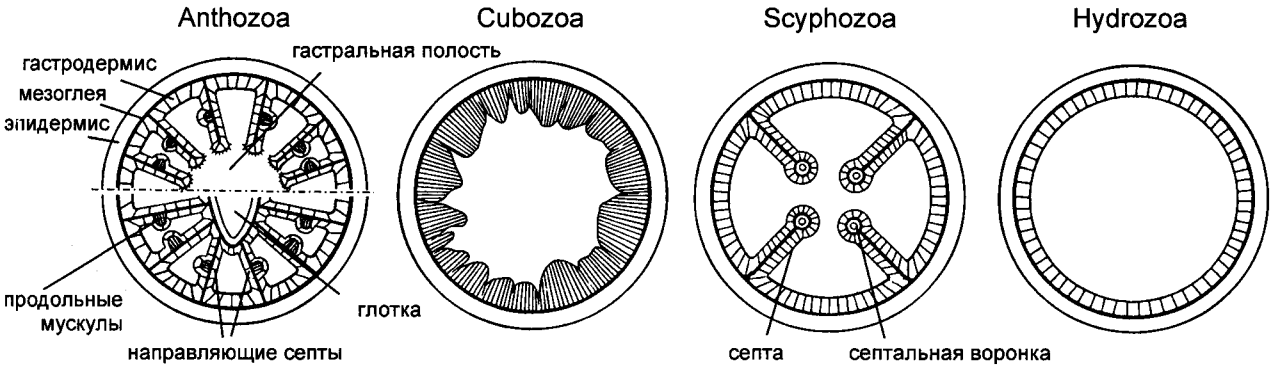
Хотя структуры тела Cnidaria могут быть билатерально симметричными, для них характерна четырёх- или n-лучевая радиальная симметрия вокруг главной оси (моноаксонно-гетерополярной оси тела). Эта ось проходит от проксимального полюса (подошва, анимальный полюс, личиночная теменная пластинка) к дистальному полюсу (ротовое поле, вегетативный полюс, регион эмбрионального первичного рта). Нагляднее всего основной план строения книдарий выражен у **полипа**: это трубко- или мешковидный организм (илл. 218, 236, 250), представленный во всех четырёх группах Cnidaria. Обычно полипы прикрепляются к субстрату своими подошвами. Единственное отверстие тела, окружённое щупальцами, свободно расправленными в воде, действует одновременно как рот и как анус. Полип соответствует типу жизненных форм сидячих ловцов, снабжённых щупальцами (глотателей), которые выводят непереваренные остатки пищи через рот. От полипов выводят исходно пелагических **медуз** (см. ниже), колоколовидная форма которых делает возможным их плавание толчками. У метагенетических книдарий (Cubozoa, Scyphozoa, Hydrozoa) медузы несут зародышевые клетки и служат для распространения вида.

Как правило, медуза образуется от полипа: прямым превращением (метаморфоз) у Cubozoa, при образовании особых поперечных перетяжек (илл. 236) и терминальном отделении (стробиляция) у Scyphozoa или посредством бокового почкования у



Илл. 204. Схема развития и организации трёх основных стадий в жизненном цикле Cnidaria. Штриховая линия показывает ориентацию при прикреплении планулы, сплошная линия — морфологическое соответствие между полипом и медузой. Эктодермальный эпидермис светлый, энтодермальный гастродермис показан клеточками, мезоглея — серым. По данным разных авторов.

http://Jurassic.ru/



Илл. 205. Схемы поперечных срезов полипов Anthozoa, Cubozoa, Scyphozoa и Hydrozoa.
На схеме Anthozoa сверху показан поперечный срез через центральный желудок, снизу — через область глотки. Эпидермис белый, мезоглея чёрная, гастродермис обозначен клеточками. По данным разных авторов.

Hydrozoa (илл. 250). Полип образуется в результате полового размножения медузы через стадию личинки (планулы) (илл. 206, 215). Изложенный здесь пелаго-бентический жизненный цикл представляет собой метагенетическое **чередование поколений**. Образование колоний, часто сопряжённое с разделением труда и с редукцией пелагических медуз до остающихся на полипах медузоидов (сидячих гонофоров) (илл. 242, 246, 249), приводит к большому разнообразию форм. Anthozoa полностью лишены поколения медуз; половое размножение осуществляется у них полипами (илл. 219).

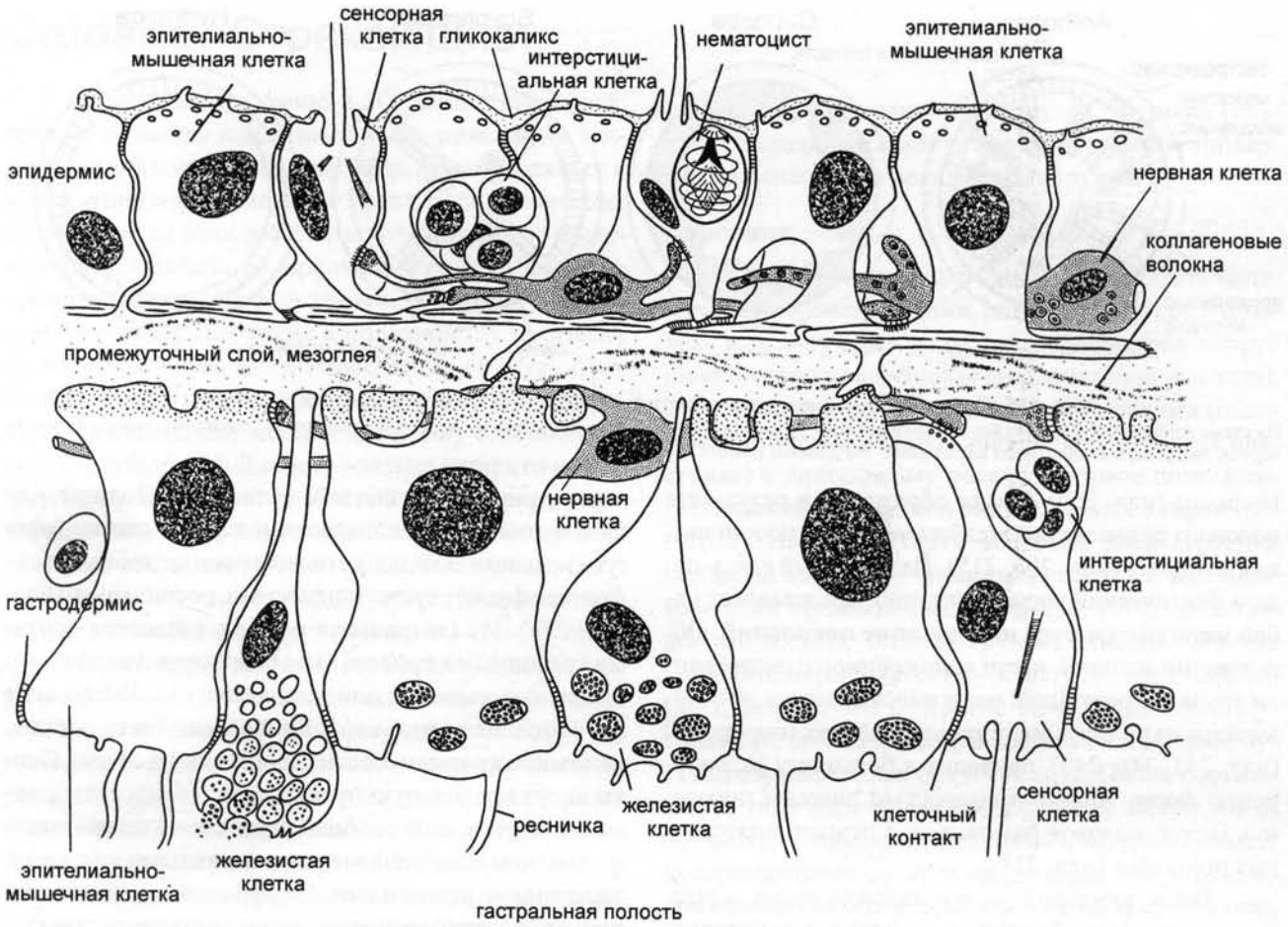
Ткани книдарий — это, прежде всего, эпителии. **Эпидермис** образует покров тела, а **гастродермис** выстилает кишечный мешок (гастральную полость, гастроваскулярную систему); мезодерма отсутствует (илл. 208). Эпителиальные клетки выводят из исходно моноцилиарных. Промежуточный слой (**мезоглея**), формирующийся на поздних этапах онтогенеза, соединяет эпидермис и гастродермис, а также образует базальный матрикс. Он содержит коллаген, гликопротеины (например, ламинин, фибронектин), глюкозаминглюканы (например, гепаринсульфат) и на 98% состоит из воды. У Anthozoa, равно как у кубо- и сцифомедуз, в нём содержатся клетки, переселяющиеся сюда из эктодермы, а у некоторых полипов — известковые склериты (например, у Octocorallia. У гидроидных полипов и многих других мелких форм базальный матрикс очень тонкий и бесклеточный; его называют **опорной пластинкой**.

Мешковидный или трубчатый **полип**, как правило, прикреплён к субстрату, организован просто. В теле полипа различают три главных отдела: (1) проксимальный (аборальный) конечный отдел, обычно образующий подошву, — **прикрепительный (ножной) диск**, (2) цилиндрическое туловище (стебелёк) и (3) дистальное ротовое поле (перистом) с единственным отверстием тела (**рот–анус**) в центре и **ловчими щупальцами** по периферии. Полипы четырёх групп книдарий различаются между собой характерными признаками (илл. 205). Полипы Anthozoa имеют выстланную эктодермой глотку (pharynx) с одним или двумя глоточными желобками (сифоноглифами), густо покрытыми ресничками (илл. 218, 221). Их гастральная полость разделена септами (неполными продольными перегородками) на гастральные карманы или компартменты. Число септ (и, соответственно, карманов) может быть восемь, шесть или кратным шести (иногда много сотен). Септы несут продольную мускулатуру (саркосепты), половые клетки, а на свободном конце — гастральные филаменты, снабжённые стрекательными клетками, железами и ресничками. Сцифоидные полипы, напротив, постоянно имеют только четыре септы (тениолы) и четыре гастральных кармана. Внутри этих септ проходят септальные воронки — впячивания ротового диска, выстланные эпидермисом и мускулатурой. Сравнительно просто устроены мешковидные полипы Cubozoa и Hydrozoa, у которых отсутствуют септы и гастральные карманы (илл. 205).

Организацию зонтиковидных или колоколовидных **медуз** легко можно вывести из полипов (илл. 204). Ножной диск и туловище становится у них верхней стороной (**эксумбреллой**), ротовое поле — нижней стороной (**субумбреллой**) зонтика. Мезоглея сильно утолщена как формообразующий и опорный элемент, особенно в области эксумбреллы. Из-за этого у медузы, по сравнению с полипом, уменьшена доля гастроваскулярной системы в общем объёме организма. По краю зонтика медузы снабжены ловчими щупальцами и органами чувств (так называемые краевые тельца). Рот (он же анус) расположен на свободном конце **ротового стебелька** (**манубриума**), который отходит от центра субумбреллы и ведёт в **центральный желудок**. От центрального желудка к периферии отходят **радиальные каналы**; они соединяются **кольцевым каналом** на краю колокола (илл. 231, 234, 241).

Сцифо- и гидромедузы различаются по способу их образования на полипах и по плану строения. Устье субум-

http://jurassic.ru/



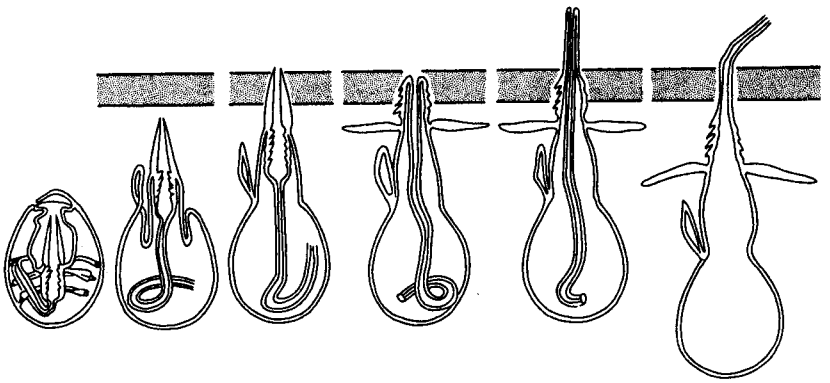
Илл. 206. Клеточное строение тканей Cnidaria, схематизировано.
По Koecke (1982).

бреллярного пространства у гидромедуз стянуто, подобно диафрагме, **парусом** (velum) (илл. 241), а у кубомедуз — **велариумом** (velarium) (илл. 231). В то время как парус образован исключительно эпидермисом и мезоглеей, в велариум частично заходит и гастродермис; вероятно, его можно трактовать как разросшуюся краевую лопасть. У кубо-, сцифо-, а иногда и у гидромедуз ротовое отверстие крестовидное или ромбовидное. Оси, проходящие через четыре угла этого ротового креста, обозначаются как **перрадиусы**, с которыми чередуются четыре **интеррадиуса**. Гастральные филаменты и гонады у кубо- и сцифомедуз обычно расположены интеррадиально, а гастральные каналы — перрадиально. Краевые тельца (**ропалии**) у сцифомедуз могут лежать как пер-, так и интеррадиально, у кубомедуз они только перрадиальные, щупальца же интеррадиальны. Между этими восемью главными радиусами расположены также восемь **адрадиусов**.

Полипы в большинстве своём сидячие, они есть у всех четырёх крупных таксонов Cnidaria. У некоторых полипов развиты различные способы локального передвижения: ползание на подошве (*Actinia*, *Metridium*), червеобразные перистальтические волны сокращений туловища (*Aiptasia*), копание (*Edwardsia*), «перешагивание» наподобие гусеницы пяденицы (*Craterolophus*, *Hydra*), пассивное плавание с помощью газового пузыря (*Hydra*) или активное плавание (*Stomphia*).

Образование колоний происходит в результате вегетативного размножения, при котором дочерние особи полностью не отделяются. В простейшем случае индивиды в составе колонии связаны трубчатыми столонами, образующими у многих Hydrozoa обширные переплетения (**гидроризу**), прикрепляющие колонию к субстрату (илл. 246, 249). Оболочка (**перидерма**), отделяющаяся от эктодермы, может сообщать колонии такую прочность, что она способна расти вертикально, формируя гидрокаулюс (илл. 244). Известковый экзоскелет мадрепоровых кораллов выделяется под подошву её эпидермальными клетками (илл. 228). У большинства Octocorallia полипы соединяются друг с другом общей тканью (**цененхимой**, **ценосарком**); их гастральные полости сообщаются между собой гастродермальными каналами (солениями). В мезоглее, лежащей между ними, эктодермальные клетки, вселившиеся в неё, образуют внутриклеточные известковые тельца (**склериты**). Они могут сливаться друг с другом и формировать плотный осевой скелет (например, у благородного коралла *Corallium rubrum* и других горгонарий,

http://jurassic.ru/



Илл. 207. Выстреливание стрекательной капсулы (стенотелы) и проникновение её через стенку тела жертвы.
По Tardent, Honegger и Baenninger (1980).

илл. 226). Колониальность создаёт предпосылку для разделения труда между зооидами через многообразие индивидов одного вида (полиморфизм). Зооиды, не способные к самостоятельному питанию, получают пищу от колонии.

В простейшем случае (диморфизме) у Octocorallia наряду с обычными питающимися полипами (аутозоидами, трофозоидами) присутствуют также трубчатые полипы (сифонозоиды) без щупалец и филаментов, но с сильной глоткой и сифоноглифами. Они регулируют водное хозяйство колонии. Особенно полиморфны же колонии некоторых Hydrozoa (например, *Hydractinia*, илл. 246), у которых к функционально обусловленному многообразию полипов добавляются неотделяющиеся от них медузы (медузоиды), преобразованные в гонозоиды. Исключительная степень специализации особей достигается у колоний, дрейфующих в воде (Hydroida: Velellina; Siphonophora). Различные индивиды, часто вместе с высокоспециализированными медузоидами, демонстрируют здесь настолько высокую интеграцию, что, как представляется, фактически возникает новый организм (илл. 256, 257).

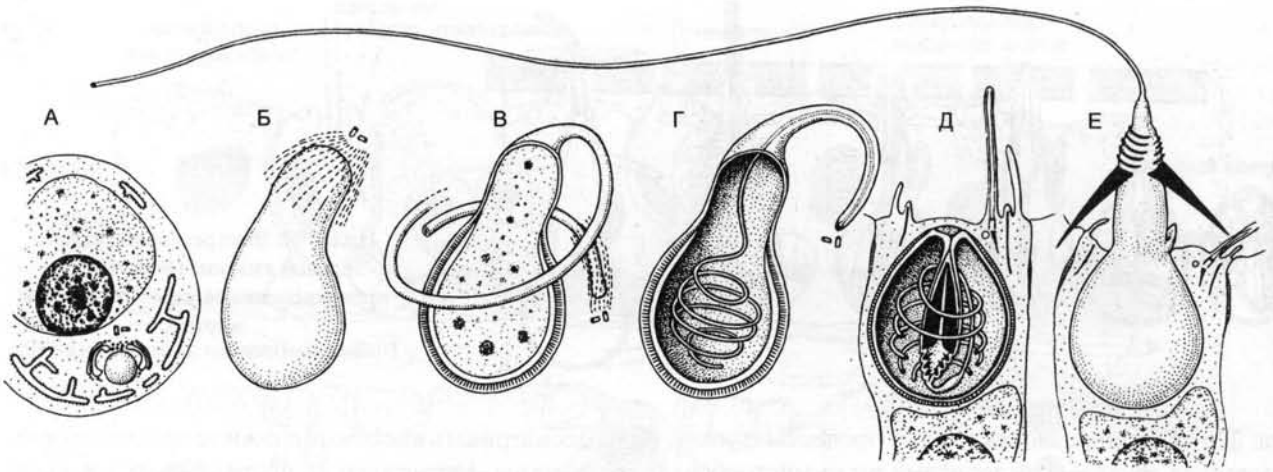
Почти все функции тела осуществляются обоими эпителиями, которые включают клетки разных типов. Особенность книдарий, возможно, имеющая важное филогенетическое значение, состоит в том, что основу их эпителиев составляют почти цилиндрические **эпителиально-мышечные клетки.** Эти клетки имеют сократимые базальные выросты (илл. 187Б), миофиламенты которых в эпидермисе могут быть упорядочены в продольный, а в гастродермисе — в кольцевой слой мускулов, что делает возможным всю полноту форм движений. В некоторых случаях (например, у полипов Cubozoa, илл. 192) миоциты погружены в мезоглею как мускульные волокна. Сверх того, имеется много других клеточных элементов (илл. 206).

Главные пищедобывательные органы — **щупальца** полипов и медуз. В их эпидермисе густо расположены **стрекающие клетки** (**книдоциты, нематоциты**) (илл. 206, 210), из-за которых таксон и получил своё название. Эти клетки содержат стрекательные капсулы (**книды**, книдоцисты, нематоцисты), производные аппарата Гольджи, которые можно рассматривать как самые сложные органеллы клеток Metazoa. Кроме того, у шестилучевых кораллов (Hexacorallia, Anthozoa) присутствуют специальные клейкие капсулы (**спироцисты**, илл. 210А). Все книды обладают двумя основными структурами: двойной эластичной стенкой капсулы и более или менее дифференцированным полым отростком внутри неё (илл. 208, 209, 210). Стрекательные клетки у Anthozoa снабжены нормальной ресничкой, окружённой микроворсинками. Hydrozoa, Cubozoa и Scyphozoa обладают, напротив, упругим **книдоцилем**, состоящим из модифицированного жгутика и каймы из микроворсинок (стереоцилий). При раздражении книдоциля стрекательный отросток, подобно пальцу у перчатки, примерно за 3 миллисекунды с ускорением 40 000 g выворачивается наружу (илл. 207). Процесс выстреливания капсулы, ещё не прояснённый во всех подробностях, находится, вероятно, под нервным контролем, причём высокое внутреннее давление (около 14 МПа) наверняка должно играть важную роль в молниеносном выворачивании и пробивающей силе стрекательного отростка. После выстрела капсула окончательно погибает вместе со стрекательной клеткой.

Для замены стрекательных капсул служат клетки определённых образовательных тканей, располагающихся в гастральном регионе у полипов или же в основании щупалец у полипов и медуз. Дифференциация клеток-предшественниц стрекательных капсул (нематобластов) у *Hydra* идёт от стволовых (интерстициальных) клеток, в результате деления которых возникают группы по 2, 4, 8, 16 или 32 клетки (илл. 206); все они образуют один и тот же тип капсул. В нематобластах особенно сильно развит эндоплазматический ретикулюм. Из сливающихся пузырьков аппарата Гольджи возникает булавовидное образование, подразделённое на зачаток капсулы и наружный отросток (илл. 208Б,В). Отросток инвагинирует (вворачивается) внутрь капсулы и развивается в полую нить. Далее дифференцируются шипы и стилетный аппарат, создаётся внутрикапсулярное давление, и стрекательная клетка мигрирует к месту своего назначения (илл. 208).

Большинство видов книдарий обладает несколькими типами стрекательных капсул, совокуп-

http://jurassic.ru/



Илл. 208. Морфогенез нематоцисты.
А — нематобласт. Б — окружённый микротрубочками полюс роста дифференцирующегося «наружного отростка». В — дифференцировка полого отростка. Г — вворачивание отростка в капсулу. Д — готовая нематоциста с книдоцилем в апикальной области нематоцита (эпидермис). Е — выстрелившая нематоциста. Из Holstein (1981).

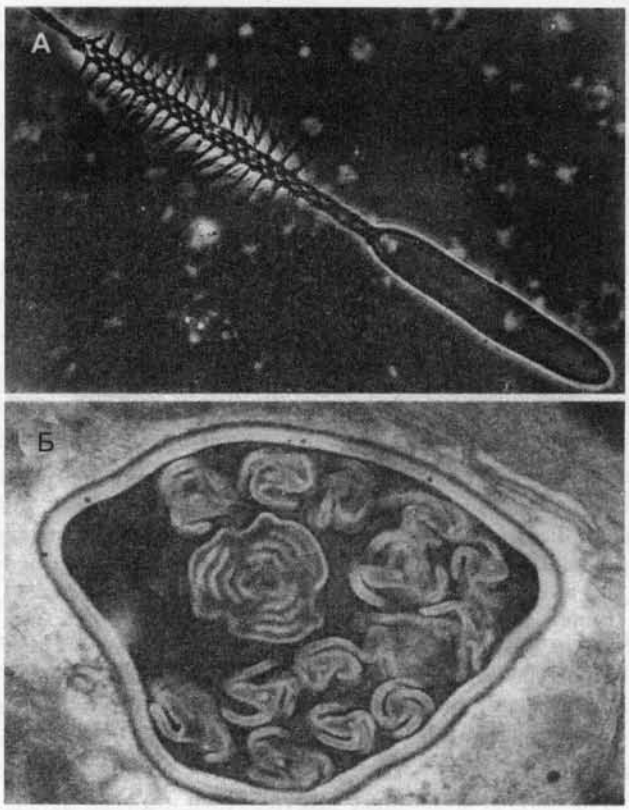
ность которых (**книдом**) имеет большое значение для таксономии. С морфологической и функциональной точки зрения среди них выделяют около 27 различных форм, которые можно подразделять и далее. Таким образом, всего описано 50–60 типов книд (илл. 210).

Традиционно различают три типа: пенетранты (пробивающие и проникающие книды), глютинанты (клейкие книды) и вольвенты (опутывающие книды). В последнее время нематоцисты подразделяют на **стомокниды** и **астомокниды** (имеющие и не имеющие терминальное отверстие на отростке, соответственно).

Примерами астомокнид служат ропалонемы с булавовидным отростком (илл. 210Б) и десмонемы со спирально завитым отростком (илл. 210В). Десмонемы (бывшие вольвенты) закручиваются вокруг щетинок жертвы.

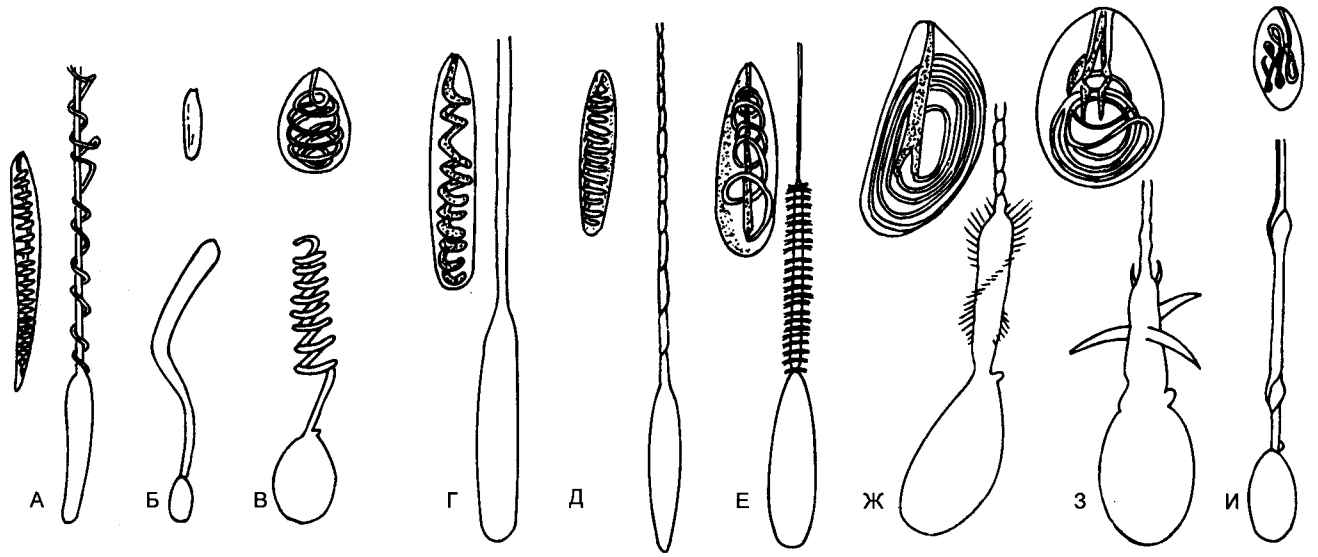
Стомокнид можно подразделить на гаплонемы с недифференцированным отростком и гетеронемы, чей отросток расчленён на рукоятку (обычно с вооружением) и нить (как правило, с шипами) (илл. 210Е–И). По форме отростка гаплонемы делят на изоризы (с изодиаметрическим отростком) и анизоризы (отросток не изодиаметрический) (илл. 210Д). Изоризы, будучи прикрепительными капсулами, участвуют в передвижении полипов по субстрату. Многообразные гетеронемы (илл. 210Е–И) всегда с отчётливо обособленной рукояткой (у рабдоидов рукоятка изодиаметрическая, у бирапалоидов гантелевидная; у эврител она булавовидно расширена дистально, у стенотел расширена базально и снабжена тремя шипами в качестве сложного стилета). Стенотелы, наиболее дифференцированные гетеронемы, своим стилетом пробивают стенку тела добычи, после чего нить проникает в жертву (илл. 207). Из дистального отверстия стрекающего отростка выходит ядовитое содержимое капсулы. Токсин парализует жертву и впоследствии убивает её. Сердце дафнии, пойманной гидрой, продолжает биться лишь несколько секунд.

Стрекательные яды книдарий действуют, главным образом, на нервную систему как нейротоксины. Они препятствуют образованию потенциала действия, уменьшая деполяризацию клеточной мембраны путём блокады транс-



Илл. 209. Стрекательные капсулы.
А — выстреливший рабдоид мадрепорового коралла. Б — поперечный срез через рабдоид во время дифференцировки нити, шипов и рукоятки (трансмиссионная микроскопия). А — оригинал H. Jordan; Б — W. Schäfer, Зиндельфинген.

http://jurassic.ru/



Илл. 210. Типы стрекательных капсул.
А — спироциста. Б–И — нематоцисты. Б — ропалонемы. В — десмонемы. Г — гаплонемы (изоризы). Д — гаплонемы (анизоризы). Е — гетеронемы (рабдоиды). Ж — гетеронемы (эврительные ропалоиды). З — гетеронемы (стенотельные ропалоиды). И — гетеронемы (бироналоиды). По данным разных авторов из Siewing (1985).

порта Na^+ внутрь клетки, что приводит к общему параличу. Особая ситуация может наступить в клетках сердечной мускулатуры (также и у человека): вместо ионов Na^+, приток которых в клетку уменьшается, происходит освобождение ионов Ca^{2+}. Последствиями высоких (превышающих физиологические) концентраций стрекательных ядов бывают судороги, остановка сердца и нарушения сердечного кровообращения (кардиотоксическое действие). Поскольку ионы Ca^{2+} совершенно необходимы для мышечных сокращений, сейчас проводятся исследования возможности использования токсинов Cnidaria в фармакологии. Так, у людей, страдающих сердечной недостаточностью, эти токсины в некоторых случаях могут способствовать запасанию Ca^{2+} и повышению силы сердечных сокращений (положительное ионотропное действие). Кроме того, токсины книдарий часто имеют протео- и гемолитические свойства. Они оставляют ожоги на коже человека, приводят к труднозаживающим ранам и некрозам, после которых, как правило, остаются глубокие рубцы.

Для книдарий не характерен активный поиск пищи; организмы-жертвы случайно попадают в щупальца хищника и затем целиком заглатываются в кишечный мешок. Пищей книдариям служат копеподы, аннелиды, нематоды, моллюски, многие личинки, а иногда даже рыбы. Благодаря растяжимости рта и туловища полипы могут глотать даже несоразмерно крупную добычу. Пищу к ротовому отверстию подтягивают щупальца. У медуз жертву может поднести к манубриуму край колокола; пищевые частицы собираются у рта, заглатываются и попадают в гастроваскулярную систему, чему может способствовать работа ресничек.

Пищевую реакцию вызывают, помимо прочего, пептиды и аминокислоты (пролин, глютатион), исходящие из раненой жертвы. У некоторых Anthozoa (например, у мадрепоровых кораллов) имеет место внекишечное пищеварение; септальные филаменты, вооружённые стрекательными капсулами и железистыми клетками, выпускаются наружу через глотку и вне тела опутывают куски добычи. Обычно же пищеварение проходит в гастроваскулярной системе, чему особенно содействуют железистые клетки, выделяющие протеолитические энзимы. У Cubozoa, Scyphozoa и Anthozoa энзимы могут концентрироваться на гастральных и септальных филаментах. Жертва перерабатывается в пищевую кашицу. У медуз пищевой материал распределяется по гастроваскулярной системе при плавании, благодаря сократительным движениям колокола.

Всасывание осуществляют специализированные эпителиально-мышечные клетки гастродермиса (илл. 206). Запасными веществами служат жиры, белок и гликоген. Неиспользованные пищевые остатки выводятся через ротовое отверстие. Как и другие беспозвоночные, книдарии могут через эпидермис поглощать органические субстанции (глюкозу, аминокислоты), растворённые в воде. Некоторые виды живут в симбиозе с зооксантеллами.

Дыхание и **выделение** происходят через эпителии. Постоянный водообмен осуществляется благодаря сократительным движениям тела и потокам воды, создаваемых ресничками. У некоторых колониальных Anthozoa приток и отток воды происходит благодаря специализированным полипам (сифонозоидам), которые обладают особенно сильной и, соответственно, мускулистой глоткой с глоточной бороздой (сифоноглифом), несущей мощный ресничный покров.

http://jurassic.ru/

Нервная система книдарий состоит, главным образом, из (1) отдельных рецепторных клеток, достигающих эпителиальных поверхностей, и (2) нервных клеток в узком смысле, лежащих под эпителиями. Своими длинными отростками нейроны соединены в сетевидное сплетение, иногда сконцентрированное на отдельных участках (например, у ротового поля) (илл. 206, 211).

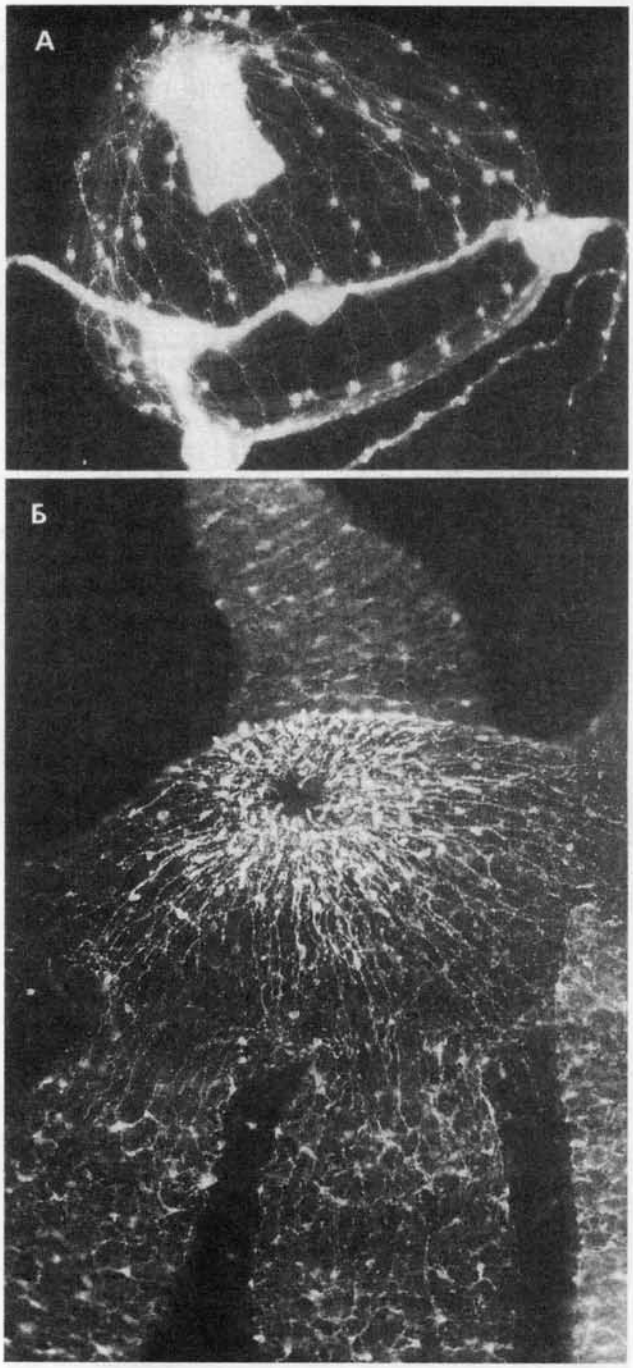
Возможно, нервные клетки развиваются из специализированных поляризованных секреторных клеток, которые, с одной стороны, имеют рецепторную функцию, а с другой — выделяют секрет. Для *Hydra* показано, что рецепторные клетки с сенсорными ресничками со своей базальной стороны снабжены нейритами, которые образуют синаптические контакты с эффекторными клетками (например, мышечными или стрекательными) или с другими нервными клетками, и содержат нейросекреты.

Нередко имеется две или несколько субэпителиальных **нервных сетей**. В этом случае одна из них обычно состоит из мультиполярных нейронов; по ней возбуждение распространяется медленно и с ослаблением, что приводит только к локальным реакциям. Другая нервная сеть образована биполярными нейронами с длинными отростками, благодаря которым осуществляются сравнительно быстрые реакции (например, быстрое сокращение полипа).

В принципе, нервные клетки могут быть связаны через синапсы, цитоплазматические мостики и щелевые контакты; последние найдены у Hydrozoa. Синаптические соединения нейронов могут находиться в различных местах, а не только на концах отростков, как у большинства Eumetazoa. Возбуждение, достигшее синапса (илл. 191), может распространяться в одном или в обоих направлениях. Ультраструктурно синапсы выглядят как пластинчатые контактные зоны, в которых обе мембраны уплотнены и ориентированы параллельно друг другу. Синаптические пузырьки расположены либо по обе стороны (неполяризованный синапс) щели между двумя мембранами, либо только с одной её стороны (поляризованный синапс).

Нервные сети сообщаются друг с другом через поляризованные синапсы. Нейроны внутри сетей у Anthozoa и сцифомедуз соединены, напротив, неполяризованными синапсами, в то время как у Hydrozoa эта связь часто осуществляется через щелевые контакты (илл. 191).

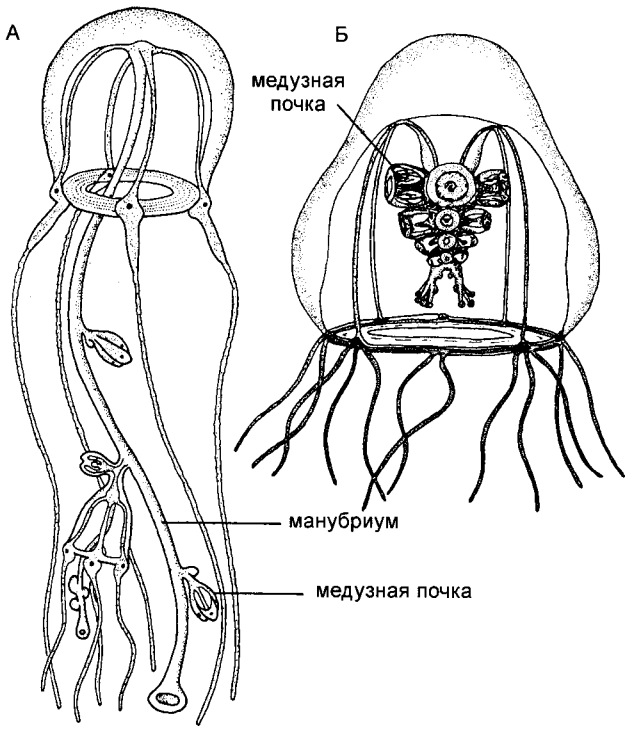
У колониальных форм нервная система продолжается в столоны и связывает отдельных особей между собой. При раздражении одного полипа *Hydractinia* (илл. 246) сокращаются также и соседние зооиды. Возбуждение распространяется в обоих направлениях. Нервные отростки могут оканчиваться на эффекторных (мышечных) клетках или же рецептор и эффектор объединяются в одной клетке. Так, фоторецепторные структуры актинии *Metridium senile* находятся в мышечных клетках, которые, если их изолировать, сокращаются при вспышке света. Специфические чувствительные реснички отвечают за восприятие раздражения у стрекательных клеток.



Илл. 211. Нервная сеть Cnidaria.
А — молодая медуза *Eirene* sp. (Hydrozoa, Leptomedusae). Б — гипостом и щупальце *Hydra vulgaris* (Hydrozoa, Hydroida). Непрямая иммунофлюоресценция антител на FMRFamid. Оригинал C.J.P.G. Grimmelikhuijzen, Копенгаген.

Нервная система у медуз существенно сложнее, чем у полипов. Это обнаруживается в её концентрации у края колокола, где расположены нервные кольца (отсутствуют у большинства сцифомедуз) и органы чувств. У гидромедуз нервные кольца проходят в непосредственной близости от основания паруса. У некоторых видов здесь обнаружены пейсмейкерные нейроны (водители ритма). Они могут посылать мус-

http://jurassic.ru/



Илл. 212. Бесполое размножение гидромедуз.
А — *Sarsia* sp. (Hydroida, Athecata). Образование на ротовом стебельке дочерних медуз, которые сами тут же формируют почки. Б — *Rathkea octopunctata* (Hydroida, Athecata). Почкование на ротовом стебельке. А — по Chun; Б — Werner (1984).

кулатуре различные импульсы, запускающие разные способы поведения: медленное плавание во время приёма пищи и быстрое — как реакция бегства. Существуют также и вышестоящие системы, которые, например, стимулируют пейсмейкерные нейроны или соучаствуют в регуляции локальных реакций (изгибания манубриума, паруса или щупалец).

Медузы плавают толчками, выталкивая воду из субумбреллярного пространства сокращениями хорошо развитой и, как правило, поперечно-полосатой кольцевой мускулатуры по периферии зонтика. Таким способом медуза продвигается аборальным полюсом (а значит, и эксумбреллой) вперёд; при этом парус у гидромедуз или велариум у кубомедуз могут, подобно соплу, повышать эффективность толчков и управлять движением. Эластичная мезоглея действует как антагонист кольцевой мускулатуры. Для ориентации при плавании служат органы чувств, в первую очередь глаза и статоцисты (илл. 197Г, 232, 243). Они расположены на краю колокола, у гидромедуз обычно в непосредственной близости от оснований щупалец. Краевые тельца (ропалии) сцифомедуз, находящиеся на периферии зонтика между краевыми лопастями, снабжены статолитами и различными (гравитационными и светочувствительными) рецепторными клетками; они действуют как сложный орган чувств. Подобные структуры отсутствуют у полипов, чувствительность которых определяется лишь единичными клетками, способными воспринимать химические, оптические или механические раздражения.

Размножение и развитие

Большинство Cnidaria — раздельнополые животные; некоторые из них могут менять свой пол. Настоящие гермафродиты редки у Hydrozoa (*Eleutheria dichotoma*) и Scyphozoa (*Stephanoscyphus eumedusoides*, *Chrysaora hysoscella*), но обычны у Anthozoa (вероятно, все Ceriantharia и многие Actiniaria). Как правило, размножение половое с наружным или внутренним (в гастроваскулярной системе) оплодотворением. Партеногенез имеет место у *Margelopsis haeckeli* (Hydrozoa, Athecata), *Thecoscyphus zibrowii* (Scyphozoa, Coronata), *Cereus pedunculatus* и *Actinia equina* (Anthozoa, Actiniaria). Большинство книдарий откладывают яйца, однако нередко потомство вынашивается в гастроваскулярной системе (живородящие Anthozoa), в карманах ротовых лопастей (Scyphozoa, Semaeostomeae) или в медузоидах (Hydrozoa).

Половые клетки Anthozoa, Cubozoa и Scyphozoa в типичном случае образуются в энтодерме и перемещаются в мезоглею, где в основном проходит их дифференцировка. В конце концов, эти клетки (яйцеклетки или цисты с многочисленными сперматозоидами, в зависимости от пола) располагаются (иногда весьма плотно) в мезоглее.

Ооциты некоторых Anthozoa выглядят довольно необычно — их поверхность как бы покрыта шипами (илл. 222). На самом деле это пучки длинных плазматических отростков — макроворсинок. Поскольку эти ооциты не имеют никакой наружной оболочки, игольчатый покров выполняет, возможно, защитную функцию.

У Hydrozoa гаметы могут происходить от интерстициальных (стволовых) клеток (илл. 206). Зрелые половые клетки располагаются в определённых регионах эпидермиса или же между эпидермисом и мезоглеей. Гаметы выходят наружу через разрывы эпителиев.

Главные формы **бесполого размножения**: (1) образование медуз на полипах метагенетических книдарий (чередование поколений) (илл. 234, 236, 244, 252), (2) различные способы образования новых полипов (илл. 250) от полипов и (3) появление новых медуз на медузах (встречается редко) (илл. 212). Вегетативное размножение ведёт или к клональному умножению отдельных индивидов, или, если дочерние особи полностью не разделяются, к образованию и росту колоний. **Почкование** распространено у полипов во всех таксонах книдарий. Дочерние особи появляются, преимущественно, на туловище или на столонах. Особенно многообразны способы бесполого размножения у Anthozoa. Среди них обычно продольное деление (Madreporaria, илл. 228, актинии *Haliplanella luciae*, *Anemonia sulcata*). Продольное деление без полного разделения дочерних особей (интратентакулярное почкование) распростране-

http://Jurassic.ru/

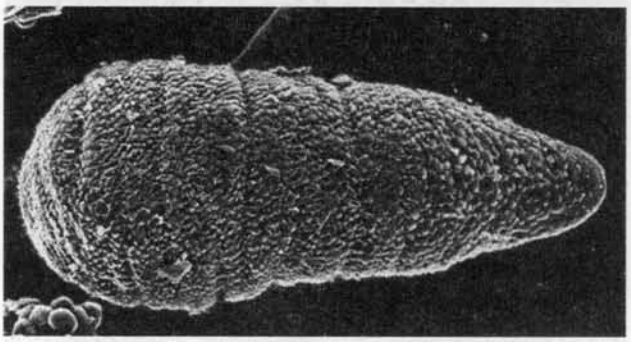
но у колониеобразующих Madreporaria (илл. 229Г). Реже встречается поперечное деление (*Gonactinia prolifera*, *Anthopleura stellula*). У морских анемонов *Metridium senile* и *Aiptasia diaphana* от периферической части подошвы отшнуровываются маленькие фрагменты, которые регенерируют в новых полипов (**лацерация**). В основании сцифоидных полипов (например, *Aurelia aurita*, *Chrysaora hysoscella*) может появляться кутикулярная капсула (**подоциста**), вначале заполненная недифференцированными клетками, из которой после отползания полипа выходит планулоподобное существо (планулоид), превращающееся в нового полипа. У гидроидных полипов (например, *Craspedacusta sowerbyi*, илл. 252) на стебельке развивается специальный тип планулоида — фрустула, которая отделяется, перемещается на новое место и трансформируется в полипа (**фрустуляция**).

Очень необычно внутреннее образование **планулоидов** у некоторых видов *Actinia*. Они появляются, вероятно, бесполым путём, в гастроваскулярной системе, в особенности у мужских особей, и подрастают до молодых животных.

Что касается вегетативного размножения медуз, то оно известно только у Hydrozoa. Медузные почки закладываются и вырастают на манубриуме (*Sarsia gemmifera*, *Rathkea octopunctata*, илл. 212), на субумбрелле в непосредственной близости от гонад (*Phialidium mccradyi*) или в основании щупалец (*Sarsia prolifera*, *Niobia dendrotentacula*). Продольное деление у *Cladonema radiatum* начинается с манубриума и распространяется на зонтик.

Дробление радиальное, однако может сильно модифицироваться (особенно у Hydrozoa) вплоть до специфического способа дробления яиц, богатых желтком. Распространено образование целобластулы. Способы закладки энтодермы многообразны: от инвагинации через уни- и мультиполярную иммиграцию до деляминации. Замечательно, что инвагинационная гаструла может формироваться и у зародышей, богатых желтком. Как было впервые прослежено на зародыше *Anemonia* с помощью электронной микроскопии, клеточные фрагменты, содержащие желток, во время инвагинации попадают в гастроваскулярную систему через временные отверстия в энтодерме бластоцеля. Там происходит постепенная утилизация питательного материала, который не может выйти в окружающую среду. Вокруг бластопора образуется частокол из микроворсинок, который удерживает более крупные частицы.

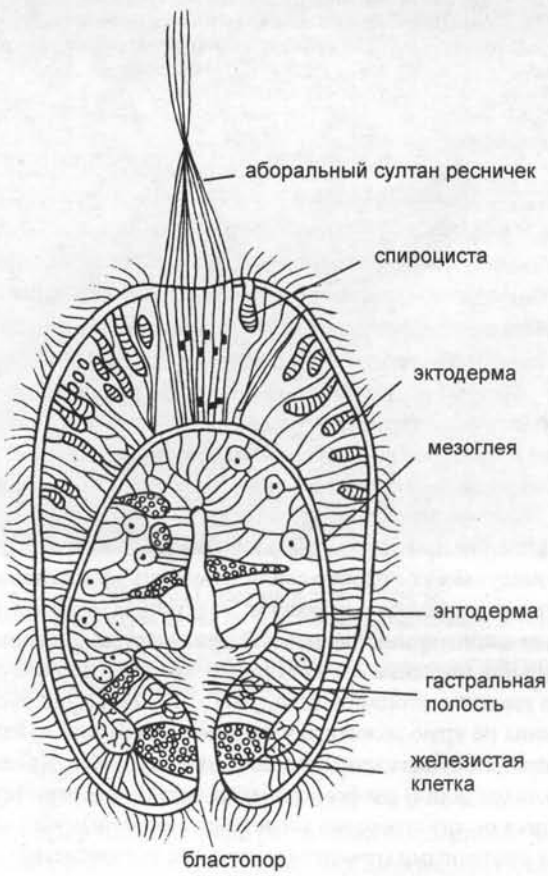
Из гаструлы образуется **планула** (илл. 213, 219), типичная для Cnidaria; это двуслойная личинка от грушевидной, продолговато-овальной до булавовидной формы, поверхность личинки покрыта ресничками. Планула плавает вперёд аборальным полюсом.



Илл. 213. Планула, личинка *Hydractinia echinata* (Hydrozoa, Hydroida).
Оригинал W. Schäfer, Зиндельфинген.

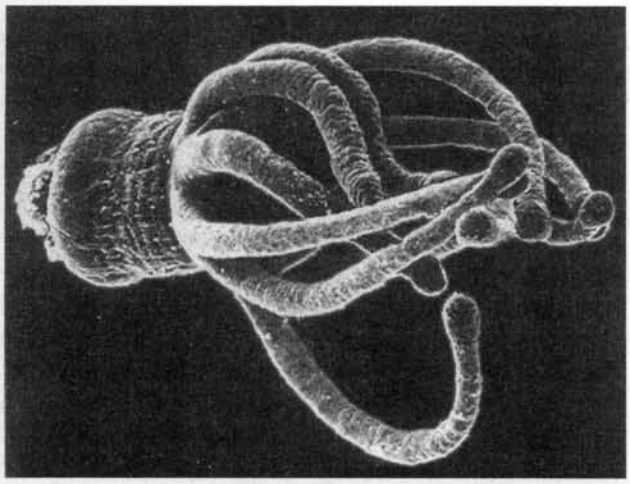
В зависимости от способа закладки энтодермы у личинки или имеется гастроцель, или же энтодермальные клетки образуют внутри неё компактную массу, которая затем во время метаморфоза преобразуется в эпителий.

У большинства личинок Cnidaria нет видимого бластопора. Даже в том случае (как у многих Scyphozoa), когда образуется инвагинационная гаструла с четко обозначенным бластопором, он быстро зарастает. Некоторые личин-



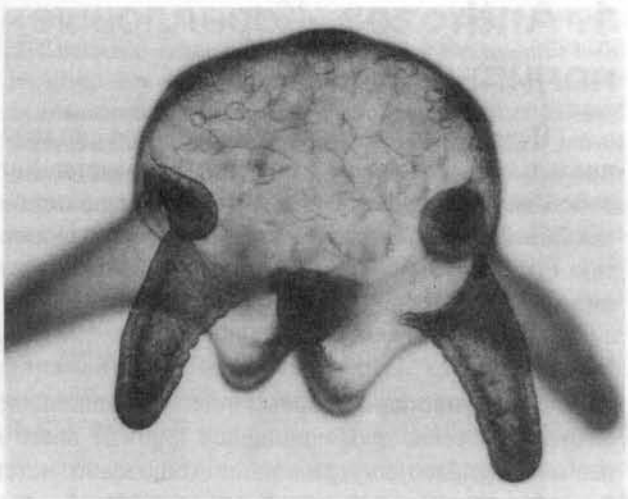
Илл. 214. *Aiptasia mutabilis* (Anthozoa, Actiniaria). Планула, продольный срез.
Двигается вперёд аборальным ресничным султаном. По Widersten (1968).

http://jurassic.ru/



Илл. 215. Полипообразная личинка актинула одного из видов *Tubularia* (Hydrozoa, Athecata), которая выходит прямо из яйца и оседает на грунт после короткой пелагической фазы (см. илл. 249).
Оригинал W. Schäfer, Зиндельфинген.

ки Anthozoa, особенно Madreporaria и Actiniara, демонстрируют, напротив, хорошо выраженный бластопор. Кроме того, многие планулы Actiniaria могут нести на аборальном полюсе упорядоченные чувствительные клетки, чьи несоразмерно крупные реснички образуют аборальный султан (илл. 214), вероятно, имеющий значение для добывания пищи. Планулы с ресничным султаном — хищники (планктотрофы), в то время как планулы без него и без бластопора живут благодаря запасу желтка (лецитотрофы). Продолжаются дискуссии о том, служит ли ресничный султан для проверки субстрата перед тем, как личинка осядет на него для последующего метаморфоза. Как правило, к началу метаморфоза планулы прикрепляются аборальным полюсом к субстрату с выделением клейкого секрета (илл. 138А). При этом если бластопор отсутствует, прорывается дефинитивное ротовое отверстие, появляются щупальца и, таким образом, делается важнейший шаг к формированию молодого полипа. У некоторых личинок первые щупальца вырастают ещё во время пелагической фазы; таковы **актинула** (илл. 215, 249) (*Tubularia larynx*, Trachylida, Hydrozoa) или **арахнактис** (илл. 216) (многие Ceriantharia, Anthozoa). Своим внешним обликом такие высокоразвитые пелагические личинки напоминают полипов.

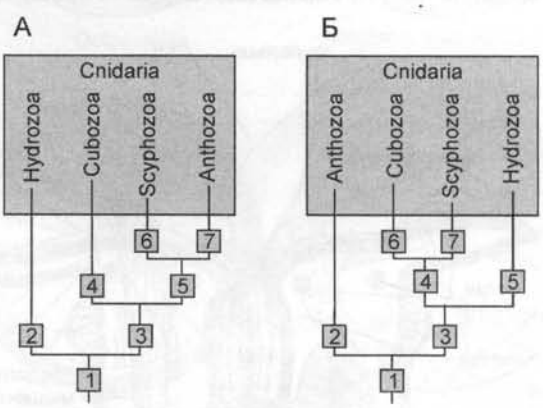


Илл. 216. Личинка арахнактис (Anthozoa, Hexacorallia, Ceriantharia).
Активно плавает, взмахивая четырьмя щупальцами. Обычна в планктоне Северного моря. Оригинал W. Westheide, Оснабрюк.

Систематика

Гипотеза гастреи Э. Геккеля до сих пор остаётся основой для концепций происхождения Cnidaria, равно как и Metazoa вообще. Постулируют существование свободноплавающего двуслойного чашевидного организма (гастреады или гастреи) как гипотетического предшественника всех Metazoa. План строения простых полипов книдарий, ножной диск и щупальца, которые были приобретены при переходе к жизни на субстрате, можно, согласно этой гипотезе, вывести из простой организации гастреи.

Дискуссии о филогении Cnidaria сосредоточены, главным образом, на поиске исходного таксона среди современных групп книдарий, причем в этом качестве назывались и Hydrozoa (илл. 217А), и Scyphozoa, и Anthozoa (илл. 217Б). В пользу Hydrozoa как базальной группы Cnidaria в течение длительного времени свидетельствовало простое строение полипов, равно как и то обстоятельство, что планулы некоторых гидроидов имела большое значение для



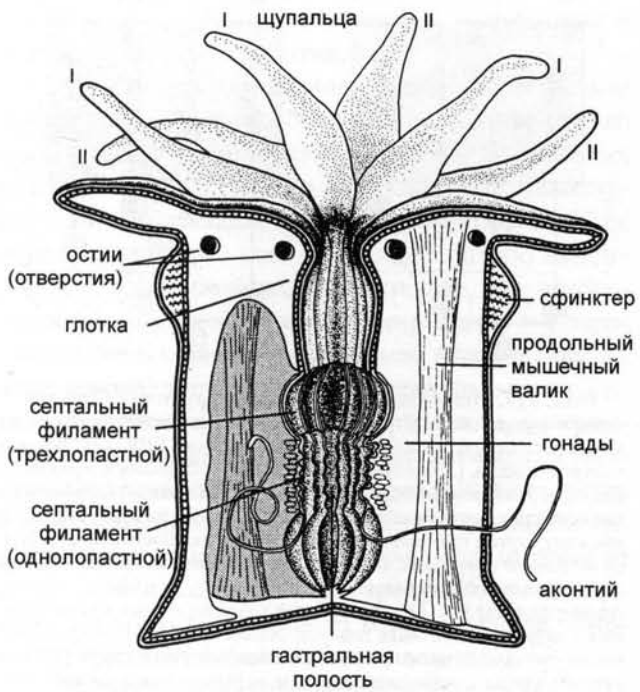
Илл. 217. Родственные связи между группами Cnidaria.
Апоморфии для А: [1] Стрекательные капсулы; поколения полипов и медуз (метагенез); линейная митохондриальная ДНК. [2] Эктодермальные гонады. [3] Медузы с ропалиями. [4] Педалии и велариум у медуз; образование медуз путём метаморфоза полипа. [5] Гастральная полость у полипов поделена септами на карманы. [6] Образование медуз путём терминального почкования (стробиляция). [7] Потеря медузного поколения; образование кольцевой митохондриальной ДНК; признаки билатеральной симметрии.
Апоморфии для Б: [1] Стрекательные капсулы; стрекательные клетки со жгутиками; личинка планула; стадия полипа. [2] Восьмилучевая гастральная полость; признаки билатеральной симметрии. [3] Стрекающие клетки с модифицированным жгутиком (книдоцилем); микробазные эвритель; подоцисты; линейная митохондриальная ДНК. [4] Щупальца полипа без энтодермальной полости; медузы с ропалиями. [5] Высокоразвитый книдом. [6] Педалии и велариум у медуз; образование медуз путём метаморфоза полипа. [7]] Образование медуз путём терминального почкования (стробиляция). Б — по: Schuchert (1993) с изменениями.

http://jurassic.ru/

макросистематических построений (эти личинка, например, выводили из инфузорий). Но сложность жизненных циклов и таких структур, как книды, органы чувств и нервная система, а также наличие эктодермальных гонад (что редкость в животном мире) свидетельствуют о том, что Hydrozoa — это, скорее, производные организмы. Их полипы, таким образом, упрощены вторично.

О базальном положении Scyphozoa свидетельствует, прежде всего, их четырёхлучевая симметрия, которую демонстрируют также ископаемые †Conulata (илл. 235). Их возможными прямыми «потомками» являются Coronata из рода *Stephanoscyphus* (их строение — см. илл. 237). Простой книдом, более простая, по сравнению с Hydrozoa, структура тканей и органов, а также исходный способ закладки энтодермы (инвагинация) также говорят в пользу базального положения Scyphozoa.

Anthozoa, однако, также имеют сравнительно простые органы и эволюционно исходные модусы эмбриогенеза. Это очевидно, например, по рецепторным структурам книдоцитов, у которых ещё имеется нормальная ресничка. Выведение их восьмилучевой симметрии (Octocorallia) от тетрамерного предка не представляет проблемы. В противоположность всем остальным Cnidaria, у Anthozoa нет медузной стадии, а поэтому и чередования поколений (поэтому кораллы иногда обозначаются как «Ametageneti-



Илл. 218. Антополип (полип Anthozoa).
Схема организации актинии в расправленном состоянии. Слева — срез перед неполной септой, справа — перед полной септой. Эпидермис обозначен белым, гастродермис — клеточками. По данным разных авторов.

са»), что, возможно, является анцестральным состоянием. Исходна ли билатеральная симметрия у Anthozoa или же она вторично производится от радиальной симметрии — предмет дискуссий. Билатеральная симметрия кораллов внешне проявляется лишь в щелевидном ротовом отверстии (илл. 218), ведущем в глотку, которая снабжена сифоноглифами (илл. 220, 221) на одном или обоих противоположных углах. Через сифоноглифы (или углы рта) проходит плоскость симметрии («сагиттальная», или направительная плоскость). Те саркосепты, что ограничивают гастральные карманы в «сагиттальной» плоскости, отличаются по своему строению от остальных септ. Это обнаруживается, помимо прочего, в отсутствии на них гонад, расположении продольных мышечных валиков или в наличии высокодифференцированных филаментов.

В этой главе систематика Cnidaria изложена в последовательности Anthozoa – Cubozoa – Scyphozoa – Hydrozoa (илл. 217Б). В этом ряду отражено возрастающее усложнение книдома и циклов развития. Cubozoa + Scyphozoa + Hydrozoa можно охарактеризовать как монофилетический таксон на основе наличия книдоциля и линейной структуры митохондриальной ДНК. В этой группе исходными метагенетическими книдариями были Cubozoa, у которых из полипа образуется одна-единственная медуза (илл. 233). В противоположность такому прямому превращению полипа в медузу, терминальное почкование (стробиляция) у Scyphozoa (илл. 236) и латеральное почкование у Hydrozoa (илл. 244) (часто сопряжённое с образованием колоний, полиморфизмом и формированием гонофоров, илл. 249) представляются производными.

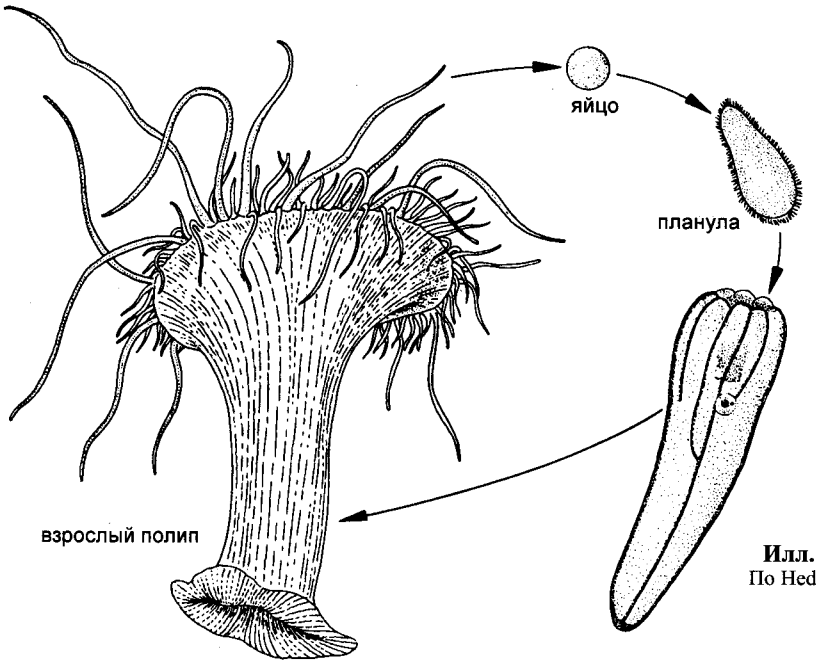
1. Anthozoa, Коралловые полипы

Исключительно морские, одиночные или колониальные Anthozoa с их 5 600 видами представляют собой самый крупный и, возможно, эволюционно исходный таксон Cnidaria. Поколение медуз полностью отсутствует; половые клетки образуются у полипов (илл. 219).

Строение

В противоположность внешней радиальной симметрии тела, проявляющейся, прежде всего в венчике щупалец, внутри полипа Anthozoa имеются билатерально-симметричные структуры. Это, например, щелевидное ротовое отверстие, которое ведёт в глотку (pharynx), выстланную эктодермой. В одном или в обоих углах глотки находятся ресничные бо-

http://jurassic.ru/

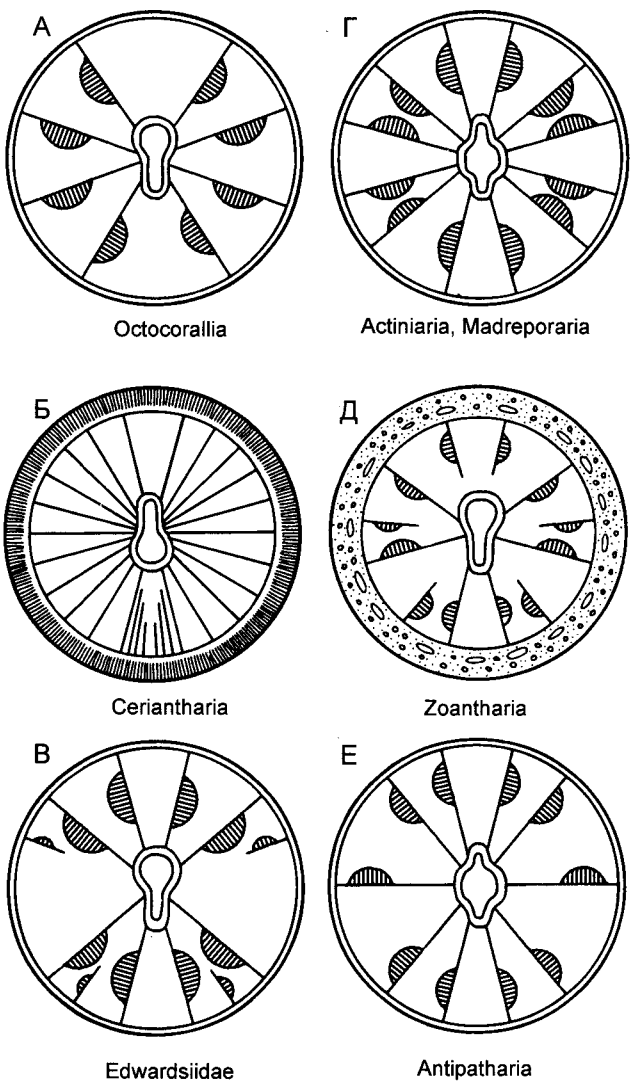


Илл. 219. Anthozoa (Actiniaria). Жизненный цикл. По Hedgepeth (1954) из Bayer и Owre (1965).

роздки (**сифоноглифы**) (илл. 218, 221), облегчающие приём пищи и дефекацию. Кроме того, сифоноглифы служат для водного обмена, регулируют давление жидкости в кишечной полости и, таким образом, способствуют поддержанию формы тела. Как правило, у Octocorallia восемь, а у Hexacorallia — шесть или кратное шести число саркосепт и соответствующее число гастральных карманов (илл. 220).

Полость щупальца соединяется с гастральным карманом. Ось симметрии проходит через гастральные карманы (направляющие камеры), сообщающиеся с сифоноглифами. Связанные с этими карманами щупальца (направляющие щупальца) у Hexacorallia иногда бывают крупнее остальных и отличаются по окраске. Особенно наглядно билатеральное строение обнаруживается в расположении продольных мускулов-ретракторов на саркосептах (илл. 221): направляющие пары септ у многих Hexacorallia имеют мышечные валики, ориентированные в разные стороны. Мышечные валики состоят из мезоглеальных ламелл, на которых помещены сократительные филаменты эпителиально-мышечных клеток. Под ротовым диском находится замыкающий мускул (сфинктер) (илл. 218), образованный локально модифицированными энтодермальными кольцевыми мышцами.

На свободных краях саркосепт имеются продольные утолщения (**септальные** или **гастральные филаменты**), обычно оснащённые стрекательными и железистыми клетками, а также ресничками. Пищевые частицы (особенно крупные), попав в гастральную полость, задерживаются выстреливающими стрекательными капсулами и активно перевариваются ферментами, выделяющимися из желёз. Реснички обеспечивают постоянную циркуляцию гастральной жидкости, богатой питательными веществами-



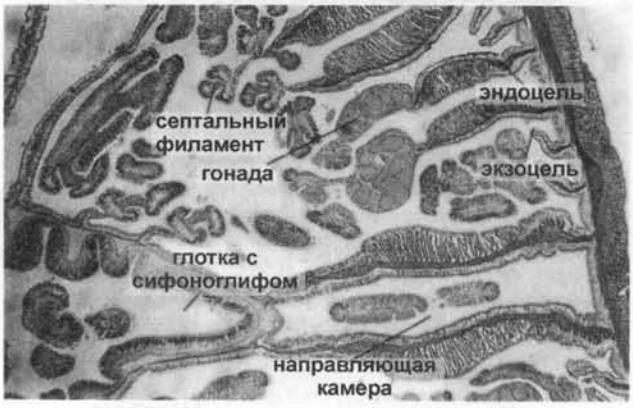
Илл. 220. Расположение септ у различных групп Anthozoa. Из Hennig (1980), по данным разных авторов.

http://Jurassic.ru/

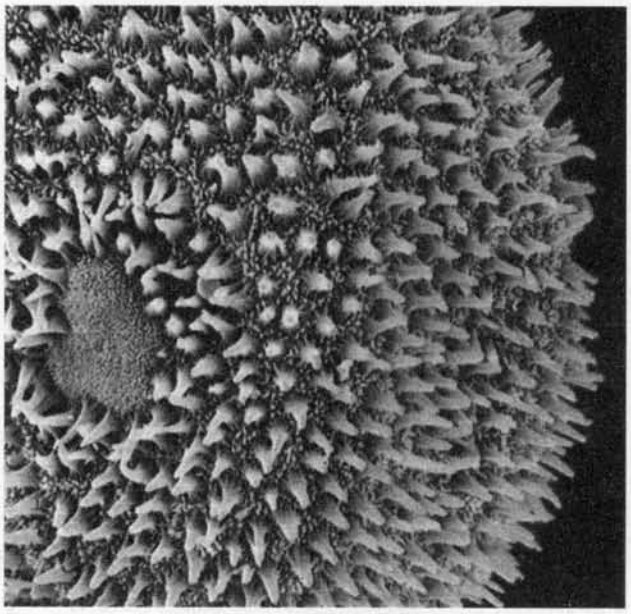
ми. При внекишечном пищеварении, которое особенно значимо у скелетообразующих видов, гастральные филаменты выворачиваются через глотку и обматывают добытую пищу. У Scleractinia подошва выделяет известковые септы (склеросепты, илл. 228, 229Б,В), радиально проходящие между саркосептами. Из-за наличия пигментов (главным образом, каротиноидов) ткани Anthozoa и их скелетные элементы часто интенсивно окрашены. Стрекательные клетки ещё обладают нормальной ресничкой и лишены книдоциля.

Систематика

Octocorallia — исходная группа, её представители с их восемью щупальцами, восемью септами и восемью гастральными карманами устроены довольно единообразно. В противоположность производной группе **Hexacorallia**, восьмилучевые кораллы обладают только одним типом стрекательных капсул (рабдоидами) (илл. 210E). Эволюционную историю Octocorallia можно описать на основе развития их скелета. Исходная форма — сеть столонов Stolonifera. У Helioporida эта сеть сгущается и уплотняется в пластину, в основании которой выделяется известковый наружный скелет (илл. 223). В ходе дальнейшего развития возникает массивная ценехима, в которой сначала содержатся лишь склериты (Alcyonaria), а на последующих стадиях образуется компактный центральный осевой скелет (Gorgonaria) (илл. 226). У многих Pennatularia этот осевой скелет проходит по центру огромного первичного полипа. Согласно альтернативной концепции Helioporida с их известковым скелетом, подобным скелету мадрепоровых кораллов, выпадают из вышеназванной эволюционной последовательности, в то время как Stolonifera ставят в один ряд с Alcyonaria. В самом деле, существуют Octocorallia (*Rolandia*), позволяющие предполагать постепенный переход между этими так-



Илл. 221. Actiniaria (Anthozoa). Поперечный срез через полип, направляющие септы.
Оригинал W. Schäfer, Зиндельфинген.



Илл. 222. Actiniaria (Anthozoa). Ооцит; поверхность с шиповидными структурами.
Оригинал W. Schäfer, Зиндельфинген.

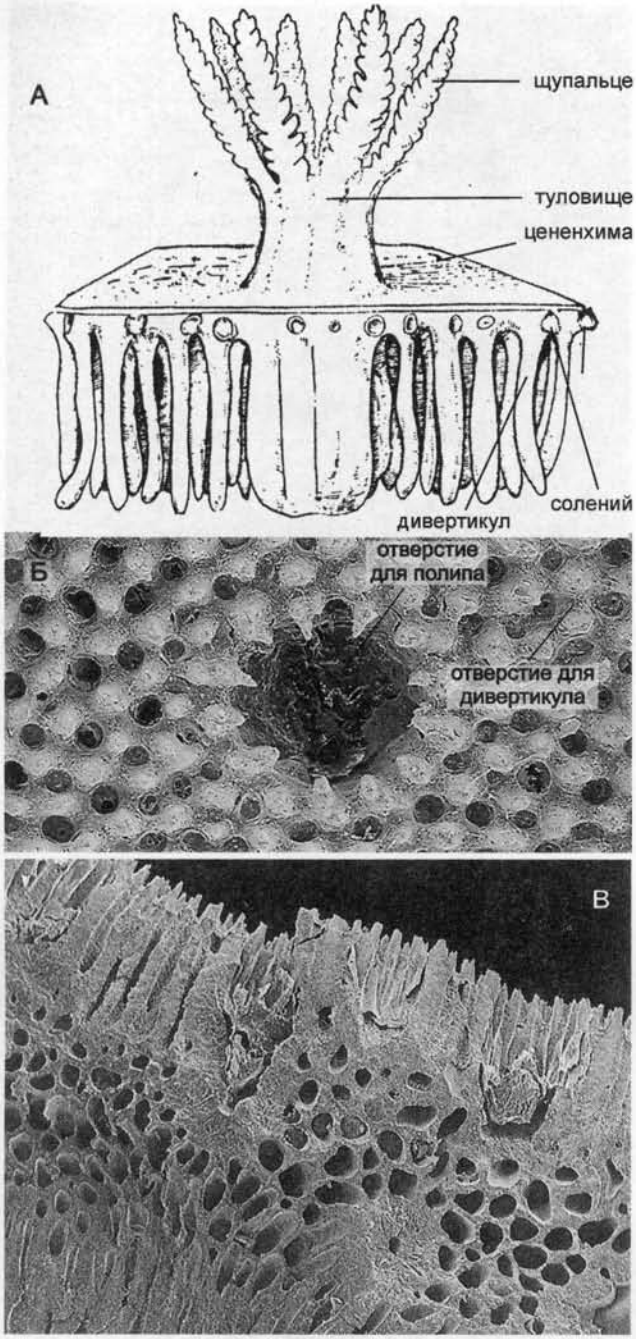
сонами. По данным ультраструктурных исследований некоторых органов, восьмилучевые кораллы должны рассматриваться как исходная группа Anthozoa. Hexacorallia же проходят в своем развитии фазу, сходную с Octocorallia, и на ювенильной стадии их гастральная полость разделена восемью септами.

Эволюцию Hexacorallia можно проследить по их книдому, строению некоторых септальных филаментов и ультраструктуре гамет. По этим данным, Ceriantharia имеют больше всего общих черт с Octocorallia и представляются самыми примитивными Hexacorallia. На основе вышеназванных признаков от Ceriantharia выводят Madreporaria и Actiniaria. Бирадиальное строение вновь теряется у Zoantharia и Antipatharia из-за редукции определённых септ (илл. 220).

1.1. **Octocorallia**, Восьмилучевые кораллы

Octocorallia всегда образуют **колонии**, особи которых соединены через хорошо выраженное сплетение столонов (ценехиму). У отдельного полипа восемь септ и гастральных каналов, равно как и восемь перистых щупалец, а также глотка с одним сифоноглифом (илл. 220A). Как правило, лишь филаменты обеих септ, лежащих напротив сифоноглифа, несут реснички. Octocorallia имеют только рабдоидные стрекательные капсулы. Гонады гастродермального происхождения висят, как грозди, на проксимальных концах свободных краёв тех шести септ, которые не соединяются с сифоноглифом. Как пра-

http://jurassic.ru/



Илл. 223. *Heliopora coerulea* (Octocorallia, Helioporida). А — полип с фрагментом пластинчатого сплетения столонов; базальные отростки покрыты известью. Б — вид сверху на известковый скелет. В — срез через скелет. А — по данным разных авторов; Б, В — оригиналы W. Schäfer, Зиндельфинген.

вило, характерно разделение полов и выпуск яиц (овипария). Яйцеклетки обычно богаты желтком, дробление вначале полное равное, потом может сменяться частично поверхностным; распространена закладка энтодермы путём деляминации.

1.1.1. Stolonifera

Полипы, покрытые хитинизированной оболочкой, соединяются жгутовидными или уплощёнными столонами. *Clavularia crassa* (Clavulariidae) и *Cornularia cornucopiae* (Cornulariidae), часто образует газоновидные колонии (отдельные полипы 0,5–1 см), Средиземное море. — *Rolandia rosea* (Clavulariidae), с уплощёнными столонами; напоминают ценeнхиму Alcyonaria, за что Stolonifera иногда включаются в эти группу.

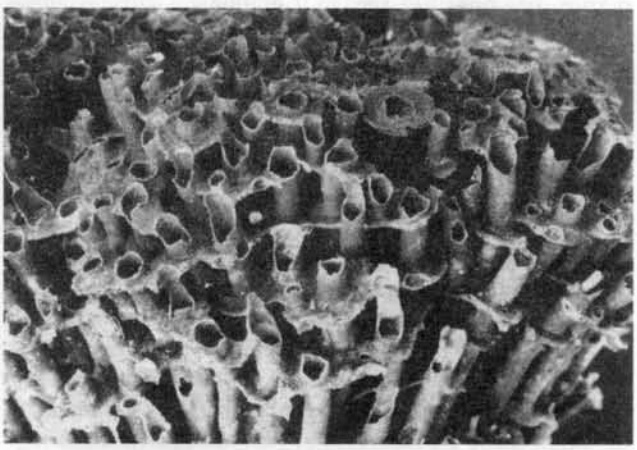
1.1.2. Helioporida, Голубые кораллы

Единственный вид *Heliopora coerulea*, Индо-Пацифика. Уплощённая и густая сеть столонов, от которой поднимаются мелкие коричневые полипы (в высоту несколько мм, в диаметре 1 мм). От ценeнхимы вниз направлены базальные пальцевидные отростки (дивертикулы) (илл. 223); их эпидермис выделяет известковый наружный скелет, который может разрастаться до массивных разветвлённых блоков (до 50 см). Голубая окраска обусловлена присутствием солей железа. После полировки голубой коралл используют для украшений.

1.1.3. Alcyonaria, Мягкие кораллы

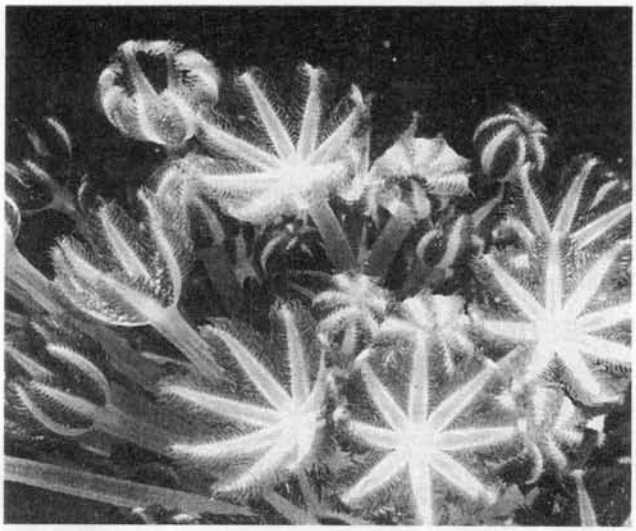
Колонии с мясистой ценeнхимой; размеры от сантиметров до дециметров; склериты заключены в мезоглее. Набухание и сокращение колоний осуществляется путём нагнетания или выделения воды специализированными полипами (сифонозоидами).

**Alcyonium digitatum*, «пальцы мертвеца» или «морская рука» (Alcyonidae), в больших количествах встречается в уловах рыбаков на Северном море. Из-за высокого содержания азота, калия и фосфора высушенные колонии раньше использовались как удобрение («Meerhand-Guano»). Колонии *Alcyonium* могут находиться на мягком субстрате; при этом их базальные пластины прикрепляются к его твёрдым слоям или разрастаются по плоскости. — *Parerythropodium coralloides*, ложный благородный коралл (Alcyonidae), активно разрастается, вытесняя, например, роговые кораллы из рода *Eunicella*, полипы которого из-за



Илл. 224. *Tubipora* sp. Органчик (Octocorallia, Alcyonaria). Красный внутренний скелет; трубки до 20 см, соединённые горизонтальными поперечными пластинками. Оригинал W. Schäfer, Зиндельфинген.

http://jurassic.ru/



Илл. 225. *Heteroxenia fuscescens* (Octocorallia, Alcyonaria). Колония с мясистым стволом, который несёт полипы только на дисковидной поверхности. Полипы ритмично (с интервалом в несколько секунд) двигают щупальцами, пригибая их к ротовому диску. Живут за счёт фотоавтотрофных симбиотических зооксантелл. Оригинал V. Svoboda, Бохум.

этого отмирают; Средиземное море. — *Tubipora purpurea*, органчик (Tubiporidae) (илл. 224), склериты срастаются в известковые трубочки; тропики. — *Heteroxenia fuscescens* (Xeniidae), полностью автотрофный коралл, благодаря симбиотическим зооксантеллам; наличие терпеноидов защищающих его от поедания. Индо-Пацифика.

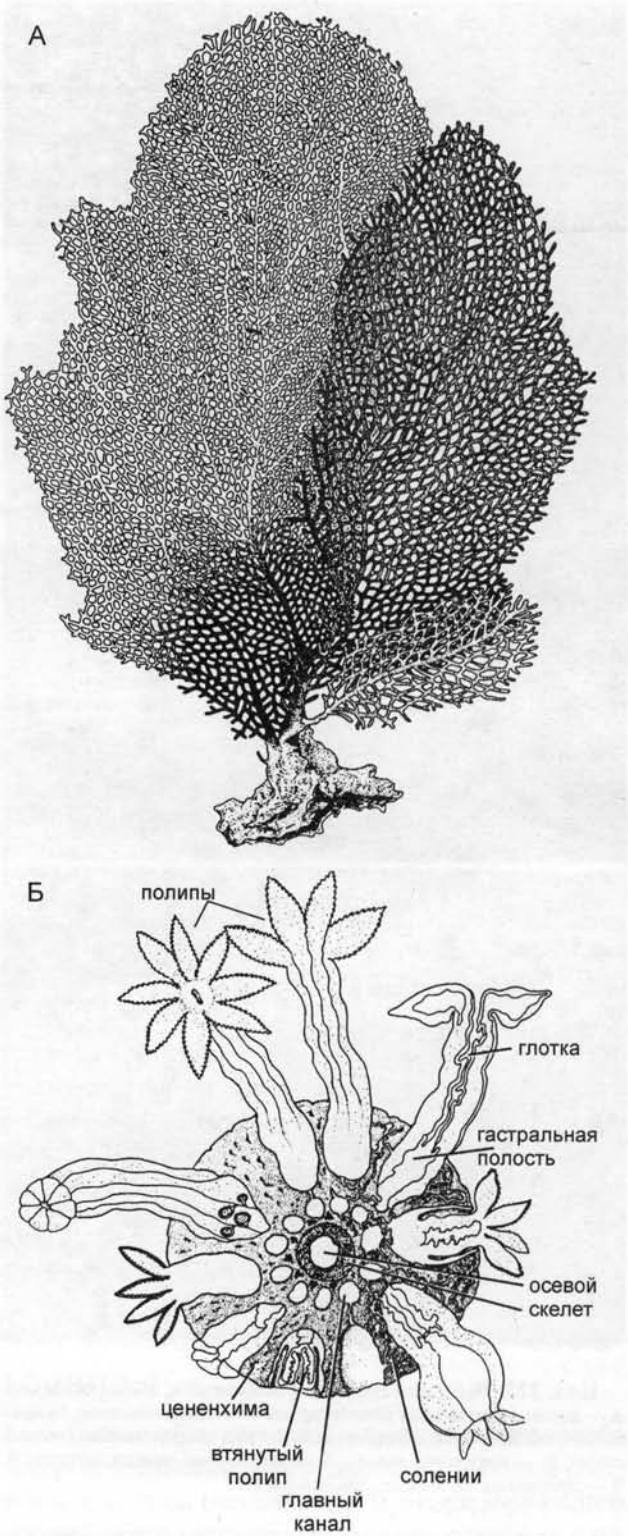
1.1.4. Gorgonaria, Роговые кораллы

Колонии до 3 м, древовидно разветвлённые, с известковым или роговым (на основе горгонина, разновидности коллагена) осевым скелетом (илл. 226Б), который может аккумулировать галогены (йод, бром).

Paragorgia arborea (Paragorgiidae), до 2 м высотой, вместе с мадрепоровыми кораллами и обызвествлёнными гидроидами образует массивные коралловые банки в Северной Атлантике (в норвежских фьордах). — *Corallium rubrum*, благородный коралл (Coralliidae); живородящий. Красный, а иногда также розовый или белый осевой скелет, освобождённый от ценехимы, полируется и используется для изготовления украшений. — *Rhipidogorgia flabellum*, «веер Венеры» (Gorgonidae), ветви сливаются в плоскую сеть высотой до 2 м, тропики (илл. 226А).

1.1.5. Pennatularia, Морские перья

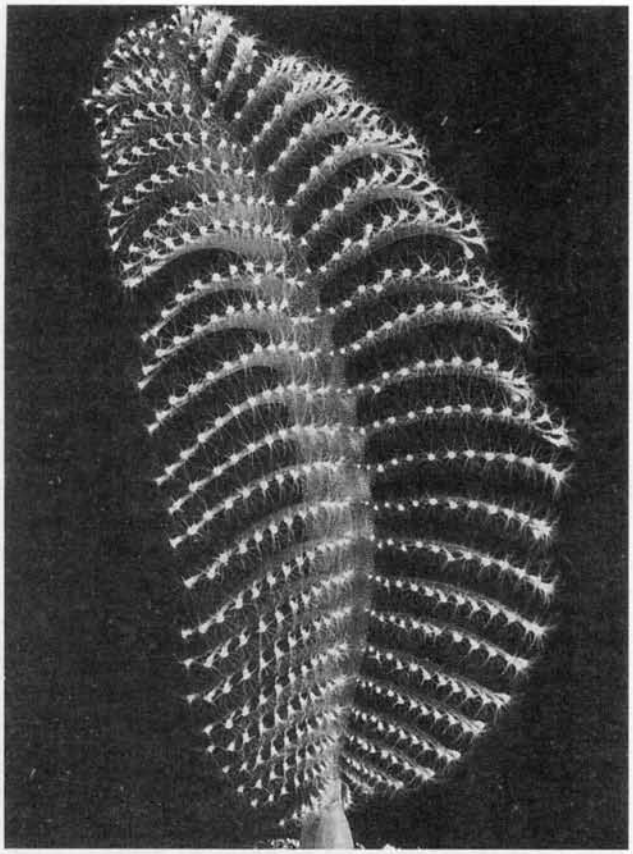
Ствол колонии образован первичным полипом-основателем, происходящим из планулы и вырастающим до огромных размеров. На **рахисе**, или стебле, (часто перистом) первичного полипа расположены вторичные полипы. Первичный полип укреплён в субстрате **ножкой** (pedunculus). У вторичных полипов саркосепты имеют нормальное восьмилучевое расположение. Гастральная полость первичного полипа расчленена стенками на четыре продольных канала, которые могут окружать роговой осевой скелет. В ценехиме присутствуют известковые спикулы. В ночное время сифонозоиды нагнетают воду в ценехиму,



Илл. 226. Gorgonaria (Octocorallia). А — *Gorgonia* sp. («веер Венеры»), до 1,8 м в высоту; колония имеет сетчатую структуру, через ячейки которой проходит вода на течении. Б — поперечный срез ветви колонии с внутренним осевым скелетом, окружённым ценехимой и полипами. Из Bayer и Owre (1968).

благодаря чему колония сильно увеличивается в объёме. Многие морские перья светятся при механическом или химическом раздражении (люциферин-люциферазная система).

http://jurassic.ru/



Илл. 227. *Pennatula rubra* (Octocorallia, Pennatularia). Колония с крупной главной осью, образованной первичным полипом, и боковыми вторичными полипами; ножка колонии воткнута в донный осадок. Оригинал A. Svoboda, Бохум.

Veretillum cynomorium, жёлтое морское перо (Veretillidae), 30 см, вторичные полипы в расправленном состоянии до 4 см длиной; Средиземное море, Атлантика. Осевой скелет рудиментарный, колония неперистая. — Морские перья с осевым скелетом и перистым обликом колоний в Средиземном море и Атлантике: *Pennatula rubra* (Pennatulidae), 40 см (илл. 227) и *Pteroëides spinosum* (Pteroëidae), 55 см, с иглами по краю ветвей пера. — Колонии, вытянутые в длину: *Funiculina quadrangularis*, морской хлыст (Funiculinidae), до 1,5 м в длину, Средиземное море и Атлантика; *Umbellula antarctica* (Umbellulidae), более 2 м, в Антарктике, до глубины 5 000 м.

1.2. Hexacorallia

Полипы часто крупные, одиночные или колониальные. Обычно щупалец шесть или много больше, но их число кратно шести (илл. 220); щупальца гладкие, а не перистые, и снабжены спироцистами (илл. 210А). Половые клетки находятся на септах между продольным мышечным валиком (если он есть) и гастральным филаментом; направляющие септы могут быть стерильными. Эмбриональное развитие, лучше всего изученное у Actiniaria и Ceriantharia, отличается, как правило, радиальным дроблением, которое иногда обозначают как «псевдоспиральное»; энтодерма закладывается путём инвагинации или иммиграции. Многие Hexacorallia в своём постэмбриональном развитии проходят через стадию «Octocorallia» с восемью септами и восемью щупальцами.

1.2.1. Ceriantharia

Одиночные полипы, живущие в цилиндрических трубках, которые строятся почти исключительно из выстреленных стрекательных нитей. Септы без мышечных валиков, их функцию берут на себя продольные мускулы в эпидермисе. Новые септы возникают в гастральном кармане, примыкающем к сифоноглифу (илл. 220Б). Имеет место диморфизм щупалец: по краю ротового диска находятся длинные маргинальные, а возле глотки — маленькие лабиальные щупальца. Гермафродиты, меняющие пол на протяжении года. Личинка арахнактис (илл. 216), обычная в планктоне Северного моря, уже на пелагической фазе имеет рот, а также несколько маргинальных и небольшое число лабиальных щупалец.

Cerianthus membranaceus (Cerianthidae), до 40 см, жилые трубки погружены до 1 м в мягкий грунт. Средиземное море. — **Cerianthus lloydii*, до 20 см длиной, 60–70 маргинальных и также много лабиальных щупалец. Северное море.

1.2.2. Madreporaria, Мадрепоровые кораллы

Нежные полипы (схема расположения и появления септ как у Actiniaria, илл. 220, 221) со слабо развитой мускулатурой, среди которых встречаются как бесскелетные **Corallimorpharia**, например *Corynactis viridis* (Средиземное море, Атлантика), так и **Scleractinia** с известковым скелетом, играющие главную роль в построении тропических рифов. Эпидермис подошвы отделяет наружный скелет из карбоната кальция, который происходит из гидрокарбоната кальция $Ca(HCO_3)_2$.

Последний растворён в морской воде и находится в равновесии с карбонатом кальция $CaCO_3$ и угольной кислотой H_2CO_3:

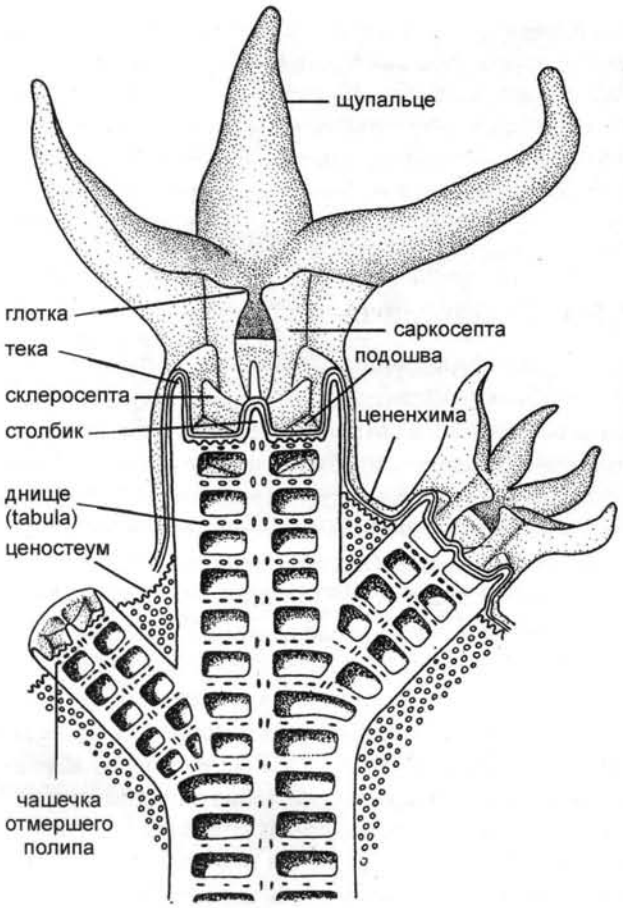
$$Ca^{2+} + 2\ HCO_3^- \leftrightarrow CaCO_3\downarrow + H_2CO_3\ (1)$$

Угольная кислота далее с участием энзима карбоангидразы, вырабатываемого полипом, расщепляется на двуокись углерода и воду

$$H_2CO_3 \leftrightarrow H_2O + CO_2\ (2)$$

Поскольку симбиотические водоросли (зооксантеллы: динофлагеллятный протист *Symbiodinium*

http://jurassic.ru/

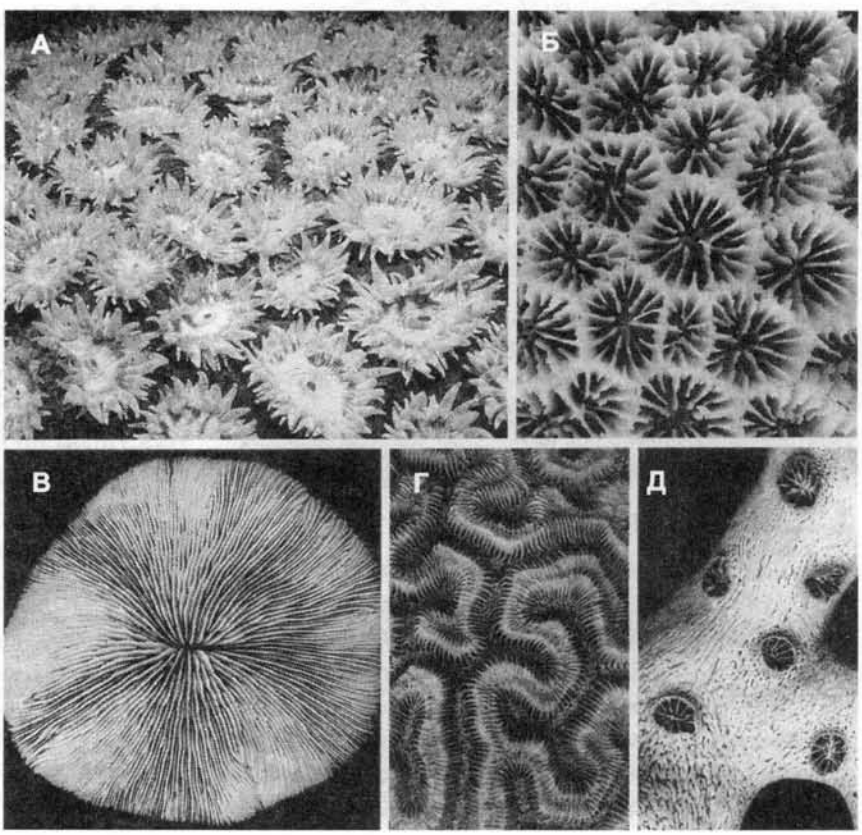


Илл. 228. Организация, бесполое размножение и строение скелета Madreporaria (Hexacorallia).
По данным разных авторов.

microadriaticum) постоянно потребляют CO_2 для своей ассимиляции, концентрация угольной кислоты соответственно уменьшается. При этом согласно формуле (1) равновесие между гидрокарбонатом и карбонатом сдвигается вправо, $CaCO_3$ выпадает в осадок и используется для построения скелета (илл. 228, 229).

Сначала обособляется базальная пластина, потом в результате неравномерного отложения извести образуются радиальные перекладины (**склеросепты**), из-за прогрессирующего роста которых ткани подошвы, расположенные над ними, оттесняются вверх. Складки стенки тела со склеросептами внутри проходят между мясистыми саркосептами. Под полипом обычно откладывается также периферическая кольцевая стенка (**тека**), соединяющая склеросепты, а также центральный столбик (**колумелла**) (илл. 228). Поскольку все эти известковые образования растут в высоту, занимаемая полипом чаша становится всё глубже. Время от времени образуются поперечные перегородки, или днища (**tabulae**); отделяемые ими нижние отделы полипа отмирают.

Образование колоний осуществляется двумя способами бесполого размножения. При **экстратентакулярном** почковании в базальной части первичного полипа, вышедшего из планулы, закладываются дочерние полипы первого порядка. Они подрастают, на их базальных отделах закладываются дочер-



Илл. 229. Madreporaria (Hexacorallia). А — *Favia* sp. (Faviidae). Полипы колонии со щупальцами, втянутыми в дневное время. Диаметр около 10 мм. Б — скелет родственного вида. Отчётливо видны склеросепты. В — *Fungia* sp., грибовидный коралл, одиночный скелет, не прикреплённый к субстрату (около 20 см в диаметре). Г — *Diploria* sp., мозговик (Faviidae), поверхность скелета, пластинчатая или глыбовидная колония, полипы образуются в меандрирующих бороздах путём незавершённого интратентакулярного почкования, при котором ротовой диск растягивается в длинную полосу с многочисленными ротовыми отверстиями. Щупальца расположены на боковых кромках. Д — *Lophelia* sp. Часть скелета. А — оригинал A. Svoboda, Бохум; Б–Д — оригиналы W. Schäfer, Зиндельфинген.

http://jurassic.ru/

ние полипы второго порядка и т.д. Это происходит у быстро растущих видов с высокой активностью обмена веществ, например, у древовидных кораллов. **Интратентакулярное** почкование соответствует скорее продольному делению (например, у звёздчатых кораллов, илл. 229А,Б), при котором из одного полипа возникают два новых. Скелет следует росту обоих этих полипов и тоже может разветвляться. Такие деления остаются незавершёнными, поэтому ротовые поля не отделяются друг от друга, а в результате последующих неполных делений образуются крупные извитые колонии с соответствующим скелетом (например, мозговики и меандрирующие кораллы (илл. 229Г)).

В тропиках и субтропиках Scleractinia образуют обширные рифы, которые относятся к числу самых продуктивных экосистем на Земле. Важнейшие факторы возникновения и роста тропических рифов такие: (1) Относительно высокая температура, которые в среднем даже зимой не падает ниже 20° С. Из-за этого коралловые рифы находятся, главным образом, на восточных окраинах континентов — в зонах действия тёплых течений. (2) Свет; в нём нуждаются симбиотические зооксантеллы (см. выше), которые участвуют в образовании извести (см. выше) и отдают в ткани коралла различные ассимиляты. Значение симбиотических фотоавтотрофов для процветания кораллов поясняется тем, что рост этих склерактиний значительно ослабевает с 40 м и глубже. Лимитирующими факторами служат мутность воды, богатой планктоном, опреснение или интенсивное осадконакопление (седиментация) в непосредственной близости от устьев рек (например, Амазонки). (3). Достаточный доступ O_2 и питания; благоприятные условия для этого имеются в открытых частях морях. Поэтому рифы растут в сторону моря; коралловый пояс, возникающий вблизи берега, расширяется в кровлю рифа. Особенно пышный рост имеет место на таком обращённом к открытому морю крае рифа, который отвесно уходит в глубину. Напротив, со стороны берега риф постепенно отмирает из-за недостатка O_2 и замутнения воды осадками, поднимаемыми прибоем. Куски отмерших кораллов разрушаются, превращаясь в коралловый песок. Коралловый известняк используется в хозяйстве Индо-Тихоокеанского региона как строительный материал (добавка к цементу, жжёная известь) и для удобрения.

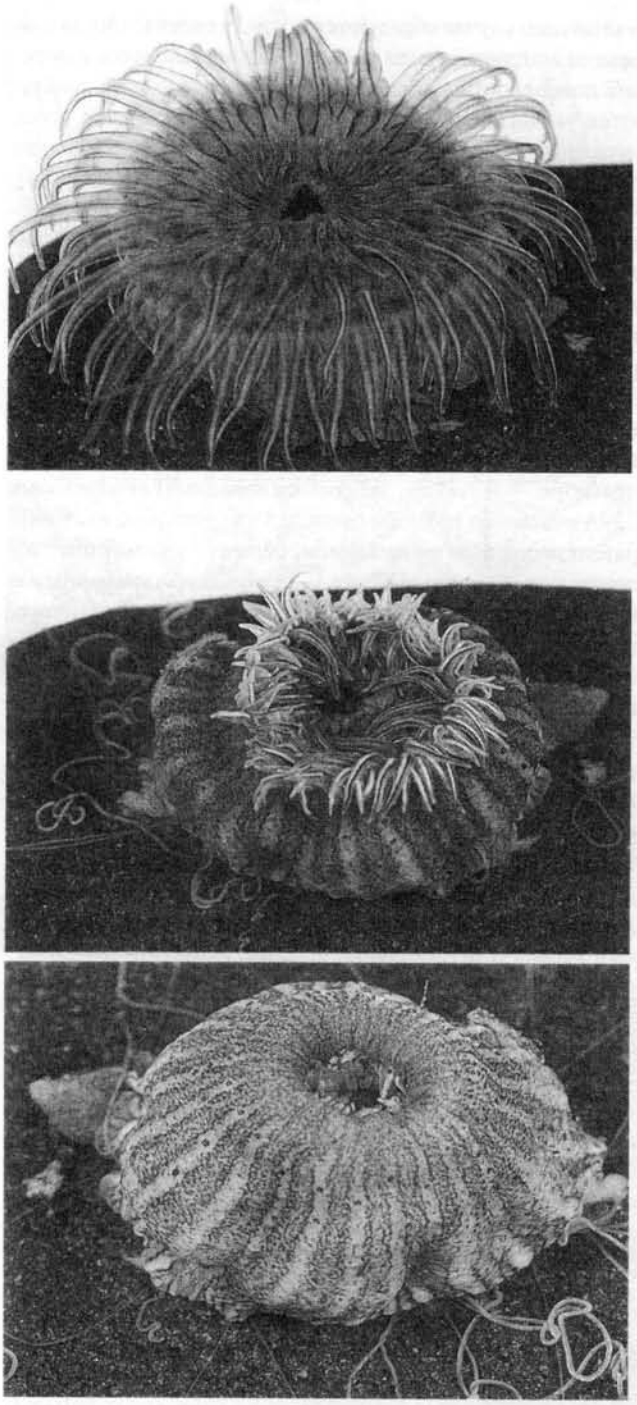
Различают четыре типа рифов, в основном по их положению в отношении суши: (1) **Береговые рифы** ориентированы параллельно берегу и вблизи от него. (2). **Барьерные рифы** расположены на удалении от берегов; формируются при росте кораллов, сопряжённом с опусканием суши и расширением водного зеркала (например, Большой Барьерный риф перед берегом Австралии, 2 000 км длиной). (3). **Атоллы** возникли, как установил ещё Дарвин, при опускании вулканических островов, кольцевые береговые рифы которых в конечном итоге окружали центральную лагуну, а также в результате дождевой эрозии рифовых платформ при понижении уровня океана во время ледникового периода (Мальдивы). (4). **Рифовые платформы** в типичном случае образуются посреди океана, иногда вдалеке от материков, если морское дно возвышается к морской поверхности в виде «платформы», на которой появляются экологические предпосылки (см. выше) для роста кораллов. Современные рифы могут иметь мощность до 500 м, ископаемые — до 2 км (горный массив Дахштайн). Чем интенсивнее обмен веществ вида коралла, тем успешнее он при заселении рифа или в вытеснении других видов. Так, древовидные кораллы (*Acropora*) путём многократного ветвления увеличивают поверхность обмена веществ, и в результате экстратентакулярного почкования растут со скоростью 10–25 см в год.

Acropora palmata, «лосиные рога» (Acroporidae), с ветвями до 1 м в длину. — Виды *Platygyra*, мозговики и нептуновы кораллы; образуют массивные блоки 1–2 м в диаметре. — *Favia* sp., звёздчатые кораллы (Faviidae) (илл. 229А), диаметр полипов около 0,5 см, размножается интратентакулярным почкованием, образует уплощённые колонии или массивные блоки. — *Fungia* spp., грибовидные кораллы (Fungiidae) (илл. 229В), одиночные. После того, как полип достигает определённой высоты, он горизонтально разрастается до грибовидного диска, который отделяется от проксимальной чаши (поперечное деление, стробиляция), переносится течением, начинает собственную жизнь и производит половые продукты; остающийся же на месте прикреплённый полип может давать новые диски. — *Lophelia pertusa* (Caryophylliidae) (илл. 229Д), космополитический вид, вместе с роговым кораллом *Paragorgia* и гидрокораллами образует коралловые банки у скандинавского (!) побережья. — *Caryophyllia smithii*, волчковый коралл (Caryophylliidae), 3,5 см, одиночный. — *Balanophyllia europaea*, бородавочный коралл (Dendrophylliidae) и *Leptopsammia pruvoti* (Dendrophylliidae), образующие сообщества с благородным кораллом *Corallium rubrum*, являются обычными одиночными (не образующими рифов) склерактиниями Средиземного моря. — *Cladocora caespitosa*, газонный коралл (Faviidae) и *Astroides calycularis*, чашевидный коралл (Dendrophylliidae) в Средиземном море создают колонии более 30 см в высоту.

1.2.3. **Actiniaria**, Актинии, или Морские анемоны

Одиночные бесскелетные Hexacorallia, обычно с сифоноглифами и парными саркосептами (илл. 218). Продольные мышечные валики (ретракторы) повёрнуты друг к другу; однако у тех пар направляющих септ, что примыкают к сифоноглифам, ретракторы ориентированы в разные стороны (илл. 220). Помимо сильных ретракторов, у септ могут быть параллельные подошве базальные мышцы, а также иногда париетально-базальная мускулатура, которая сначала в проксимальном отделе косо отходит от середины подошвы, а затем дистальнее проходит параллельно туловищу (скапусу). Все эти мускулы построены из эпителиально-мышечных клеток. Гастральные карманы: **внутренние камеры** (эндоцели, карманы между двумя септами одной пары) чередуют-

http://jurassic.ru/



Илл. 230. Сокращение актинии *Sagartiogeton undatus* с многочисленными аконтиями (нитями, снабжёнными железистыми и стрекательными клетками).
Оригинал W. Westheide, Оснабрюк.

ются с **промежуточными камерами** (экзоцели, карманы между двумя парами септ) (илл. 221). Образование новых пар септ происходит в промежуточных камерах (у регулярных форм — циклически, например, в первом цикле закладывается 6 пар септ, во втором — 6, в третьем — 12, в четвертом — 24, в пятом — 48 и т.д.). Обычно только для первых циклов характерно наличие полных (то есть достигающих глотки) септ (макросепт). Неполные септы (микросепты), не доходящие до стенки глотки, появляются позднее. Некоторые виды имеют **аконтии** (тяжи со стрекательными клетками, илл. 218), которые отходят от свободного края септ в базальном отделе полипа и выбрасываются через ротовое отверстие или через поры в туловище (**цинклиды**) (илл. 230). Стрекательные мешочки (акрорагии) расположены по кругу между венцом из щупалец и туловищем. Чрезвычайно многообразны способы размножения: известны раздельнополые яйцекладущие, а также гермафродитные и партеногенетические живородящие виды.

**Actinia equina*, конская актиния (Actiniidae), диаметр подошвы до 7 см, имеет много цветовых вариаций, обитает на литорали европейских морей. — **Tealia felina*, морской георгин (Actiniidae). — **Metridium senile*, голова стрика, морская гвоздика (Metridiidae), лопастной ротовой диск с многочисленными мелкими щупальцами. — *Anemonia sulcata* (= *A. viridis*) (Actiniidae), обычна в Средиземном море и Атлантическом океане прямо под поверхностью воды, диаметр ротового диска до 12 см, яркие, как бы зелёные щупальца 20 см длиной с фиолетовыми кончиками, наносят людям чувствительные ожоги. — *Edwardsia callimorpha* (Edwardsiidae), 10 см, всю жизнь имеет только восемь полных септ, то есть останавливается на стадии, которую проходят в своём развитии остальные Actiniaria. Обитает на мягких грунтах в Ла-Манше и Атлантике. — Некоторые актинии живут в симбиозе с раками-отшельниками: *Adamsia palliata* (Hormathiidae), до 2 см, подошва, вытянутая с двух сторон, имеет 6 см в длину и 2,5 см в ширину; на раковинах брюхоногих моллюсков (*Natica*, *Nassa*, *Gibbula*), в которых живёт рак-отшельник *Eupagurus prideauxii*; без рака погибает. — *Calliactis parasitica* (Hormathiidae), 5 см в высоту, обычно по нескольку особей живут на крупных раковинах (*Murex*, *Dolium*), занимаемых раками *Paguristes oculatus* или *Dardanus arrosor*. — *Stomphia coccinea* (Actinostolidae), 6 см; плавает с помощью ритмических сокращений и изгибов туловища попеременно влево и вправо. Таким способом актиния убегает от своих врагов — голожаберных моллюсков или морских звёзд, питающихся двустворчатыми моллюсками, на раковинах которых она живёт. — *Stoichactis kenti*, гигантская тропическая актиния с диаметром ротового диска до 1,5 м; живут в симбиозе с рыбами амфиприонами (*Amphiprion*). Рыбы не страдают от действия стрекательных ядов, так как, начиная с молодого возраста, накапливают в своей слизи особое вещество из щупалец актиний, подавляющее выстреливания стрекательных капсул. Амфиприоны находят защиту от врагов между щупальцами актинии. Во время своих коротких вылазок за пределы щупалец они привлекают к себе внимание животных, служащих потенциальным кормом для актинии. Эти последние преследуют рыбок, попадают в щупальца актинии и съедаются ей; амфиприоны же остаются невредимыми.

http://jurassic.ru/

1.2.4. Zoantharia, Зоантарии

Зоантарии обычно образуют колонии, обрастающие, подобно корке, другие организмы, например губки, оболочники или инкрустированные водоросли. Единственный сифоноглиф соединён с парой полных направляющих септ. Противоположная пара неполная, в обоих смежных гастральных карманах происходит образование новых септ (илл. 220Д). Слизь, выделяемая тканями колонии, склеивает склериты губок, песок, панцири диатомей и т.д., которые обрастают эпидермисом и, в конце концов, попадают в мезоглею, придающую жёсткость полипам и ценехиме.

Parazoanthus axinellae (Parazoanthidae), светящиеся жёлто-оранжевые колонии, обрастающие губки рода *Axinella*, обычные в Средиземном море.

1.2.5. Antipatharia, Антипатарии

Колониальные Hexacorallia, иногда разветвлённые, подобно роговым кораллам, образуют тёмный хитинизированный скелет, снабжённый шипами. Эти шипы представляют собой сильно редуцированные короткие веточки. Скелет выделяется эпидермисом и обрастает ценехимой. Присутствуют септы (6, 10, 12) с рудиментарной мускулатурой. Эпидермис несёт реснички, которые гонят пищевые частицы в направлении ротового поля. В Индо-Тихоокеанском регионе, главной области распространения антипатарий, их тёмно-коричневый или чёрный скелет используется для изготовления украшений.

Antipathes subpinnata (Antipathidae), колонии до 1 м в высоту, в некоторых частях Средиземного моря, как правило, только на больших глубинах (от 35 м).

2. Cubozoa, Кубомедузы

Cubozoa с их 20 видами — маленький таксон, который раньше относили к Scyphozoa. Долгое время их полип и жизненный цикл оставались неизвестными; лишь недавно удалось получить кубополипов из планул живородящей медузы *Tripedalia*. Как оказалось, полипы и медузы Cubozoa существенно отличаются от Scyphozoa. Кубомедузы обитают в тропических морях с многочисленными островами и протяжённой областью шельфа, например у восточного побережья Австралии или в Карибском море. Особенно обычны эти опасные (часто смертельно обжигающие) медузы в портах, устьях рек или между мангровыми островами на мелководьях, богатых питательными веществами.

Строение

Полип *Tripedalia* живёт одиночно, его проксимальный отдел находится в **перидермальной чаше**, выделяемой клетками эпидермиса (илл. 233). Дистальнее венчика щупалец возвышается немышечный ротовой конус, в основании которого проходит одно эктодермальное и одно энтодермальное нервное кольцо. Ротовой конус окружён щупальцами, несущими в своих концевых утолщениях стрекательные капсулы, многочисленные (*Tripedalia*) или только одну крупную (*Chironex*, *Charybdea*). У тупоконического или бутылковидного кубополипа, в отличие от сцифополипа (илл. 205), нет радиально-симметричных тетрамерных структур; гастральные септы и карманы у него отсутствуют, гастродермис собран лишь в нерегулярные продольные складки. Зонтик у взрослых кубомедуз более или менее четырёхгранный (илл. 231), дистально на каждом из четырёх углов находится либо одно щупальце, либо пучок щупалец. Основания щупалец несут утолщения — **педалии** (pedalia). Субумбреллярное пространство представляет собой глубокое полое впячивание, его открытая часть, подобно диафрагме, стянута по краю **велариумом** (velarium). В эпидермисе субумбреллы между велариумом и краем зонтика проходит нервное кольцо. В непосредственной близости от него имеется широкий кольцевой мускул, частично погружённый в мезоглею. Многие кубомедузы — исключительно быстрые и ловкие пловцы.

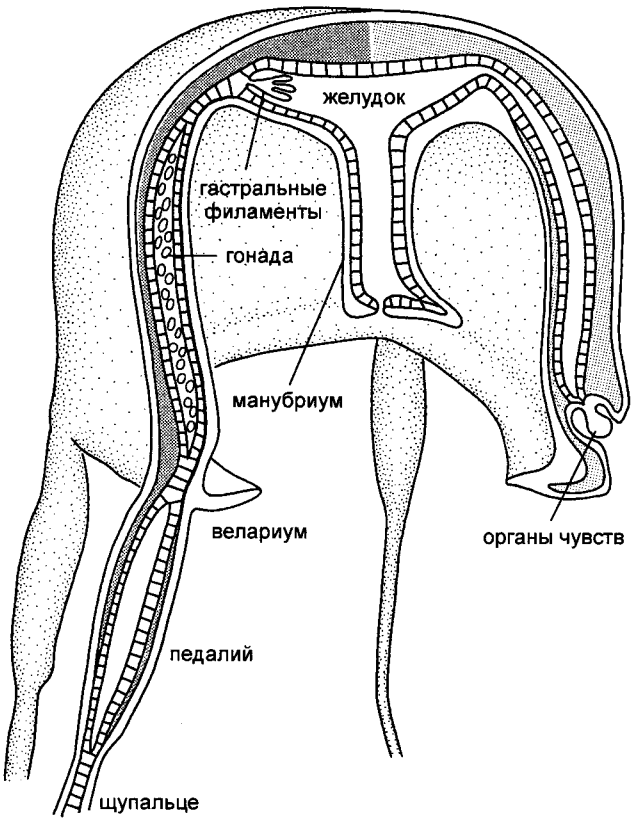
Водная струя, выталкиваемая из субумбреллярного пространства при сокращении кольцевого мускула, может отклоняться из-за асимметричного сокращения велариума, что приводит к мгновенному изменению направления плавания. Педалии, которые сгибаются при плавании, действуют как дополнительные рули. Некоторые виды могут производить до 150 сокращений в минуту и преодолевать за это время более 5 метров.

Четыре краевых органа чувств расположены перрадиально в углублениях эксумбреллы (сенсорных ямках), прикрытых складками, похожими на глазные веки. Краевой сенсорный орган в дистальной части содержит плотную конкрецию, а также бокаловидные или очень сложные глаза с линзами (илл. 232), обращённые к субумбреллярной полости.

Многие кубомедузы демонстрируют позитивный фототаксис. На расстоянии 1,5 м они видят зажжённую спичку и плывут на неё. Возможно, по ночам они охотятся на животных, которые светятся или отражают лунный свет.

Кубомедузы питаются, главным образом, рачками, рыбами и полихетами, которых ловят щупальцами. При попадании в них добычи педалии сдвигаются, образуя свод, жертву схватывает короткий манубриум и отправляет в гастроваскулярную систему. Четыре септы разделяют гастральную полость на четыре гастральных кармана. Недавно было оспорено мнение о том, что остроконечные впячивания, направленные в сторону септ, представляют собой септальные воронки (против такой трактовки свиде-

http://jurassic.ru/

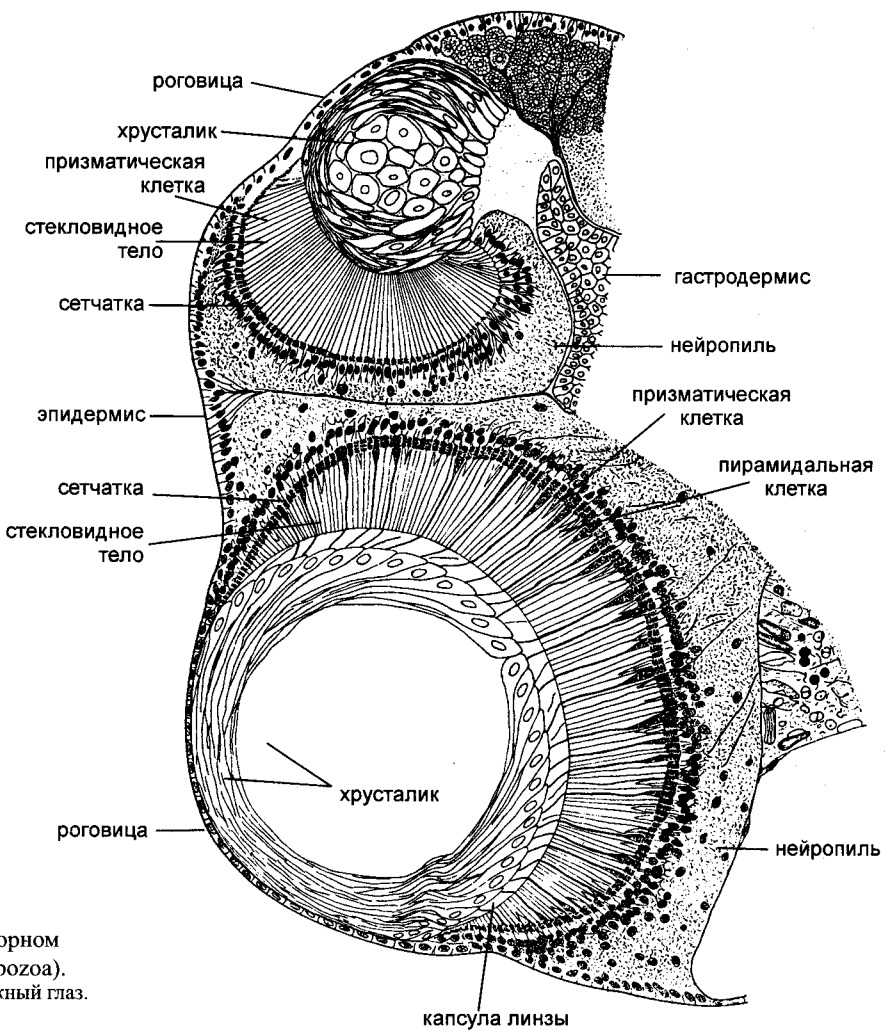


Илл. 231. Кубомедуза. Схема организации.
Левая часть — разрез через интеррадиус, правая часть — через перрадиус. Эпидермис белый, гастродермис показан клеточками, мезоглея — пунктиром. Упрощённо по Werner (1984).

тельствует отсутствие септальной мускулатуры). Каждый гастральный карман связан отверстием с центральным желудком и разделён на внутренний и наружный отсеки особой стенкой (одной из многочисленных опорных структур кубомедуз), проходящей параллельно стенке тела. У основания эпидермального слоя в наружных отсеках находятся половые продукты.

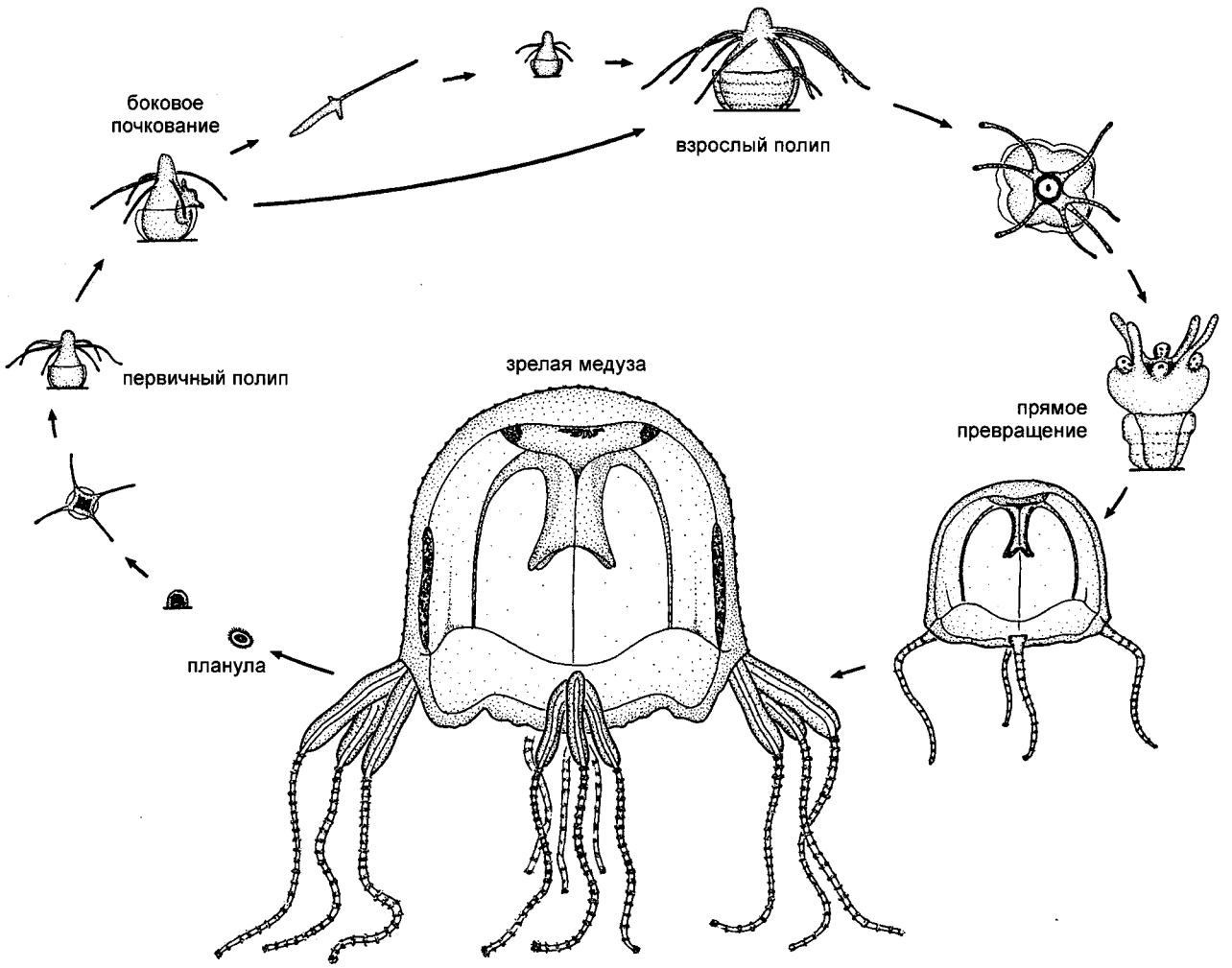
Размножение и развитие

Все Cubozoa раздельнополые. Оплодотворение у *Chironex* и *Chiropsalmus* наружное, а у *Tripedalia* и *Charybdea*, напротив, происходит в гастроваскулярной системе. Взрослые кубополипы размножаются бесполым путём (**почкованием**). Почка отшнуровывается, некоторое время ползает, затем оседает. **Эмбриональное развитие** Cubozoa известно лишь частично. У зигот *Charybdea* происходит полное и равное дробление, закладка энтодермы идёт путём мультиполярной иммиграции. Грушевидные планулы,



Илл. 232. Глаза с линзами в сенсорном тельце *Charybdea marsupialis* (Cubozoa).
Вверху маленький глаз, внизу более сложный глаз. По Berger (1900) из Werner (1984).

http://jurassic.ru/



Илл. 233. *Tripedalia cystophora* (Cubozoa). Жизненный цикл с почкованием, прямым превращением полипа в медузу и половым размножением медузы.

По Werner (1973), с упрощениями.

густо покрытые ресничками, через несколько дней преобразуются в полипов.

Взрослые кубополипы полностью (!) превращаются в медуз; таким образом, появление медуз не сопряжено с бесполым размножением (илл. 233).

Изначально простое тело полипа к началу метаморфоза становится тетрамерным в результате образования четырёх продольных складок. Щупальца собираются в четыре группы, а затем редуцируются; от них остаются только базальные части, которые (перрадиально) превращаются в краевые тельца (органы чувств). Между органами чувств интеррадиально появляются щупальца медузы. В области ротового конуса эпидермис впячивается, что приводит к образованию субумбреллярного пространства. После метаморфоза молодая медуза выходит из перидермальной чаши и уплывает.

Систематика

Пока не был выяснен цикл развития Cubozoa, они помещались в Scyphozoa как «Cubomedusae». В настоящей сводке они ставятся в основание всех метагенетических Cnidaria, поскольку образование медузы в результате прямого метаморфоза из единственного полипа представляется эволюционно исходным признаком. Впрочем, положение Cubozoa в системе Cnidaria остаётся проблематичным. По строению кишечной полости, органов чувств (в особенности, глаз), и по книдому (гаплонемы, рабдоиды, эврителы и стенотелы) их можно отграничить от Scyphozoa, для которых (как общий признак) характерны лишь гаплонемы и эврителы. Поскольку велариум Cubozoa и парус Hydrozoa явно конвергентные образования, а внутреннее строение медуз сильно различается в обоих таксонах, близкое родство между этими группами не представляется вероятным. Два субтаксона Cubozoa, Charybdeida и Chirodropida, отличаются друг от друга по анатомии педалий, строению гастроваскулярной системы и книдому. У Chirodropida эти структуры более сложные.

http://jurassic.ru/

2.1. Charybdeida

Четыре педалии с одним или тремя щупальцами на каждой, гастроваскулярная система без слепых мешков; книдом из гаплонем, эврител и стенотел.

Charybdea marsupialis (Charybdeidae), высота зонтика 8 см, оставляет сильные ожоги, в Средиземном море. — *Tripedalia cystophora* (Charybdeidae), 1 см в высоту (илл. 233), ожоги слабые, Вест-Индия. После крайне необычной для медуз брачной игры самец харибды переносит на самку шаровидный пакет со сперматозоидами; оплодотворённые ими яйца развиваются в гастральной полости до стадии планулы.

2.2. Chirodropida

Медузы с четырьмя педалиями, напоминающими кисти рук, каждый из пальцевидных отростков которой несет по одному щупальцу. Каждый гастральный карман с двумя слепыми мешками, которые подвешены в субумбреллярной полости. Книдом из гаплонем, рабдоидов, эврител и стенотел.

Chironex fleckeri, морская оса (Chirodropidae) и *Chiropsalmus quadrigatus*, 10 см высотой, принадлежат к опаснейшим морским животным, массовое появление которых приводит к закрытию обширных пляжей. Стрекательный яд — кардиотоксин (белок с молекулярной массой около 150 000) — вызывает болезненные реакции на коже, судороги, лихорадку, в тяжёлых случаях — паралич дыхательного центра и смерть из-за остановки сердца и кровообращения. При растирании кожи алкоголем (ни в коем случае не парфюмерией, жидкостями для бритья и т.д.) часть стрекательного яда денатурирует и обезвреживается. На некоторых пляжах Индо-Пацифики наготове стоят сосуды с метиловым спиртом, который, будучи средством неотложной помощи при несчастных случаях во время купания, иногда предотвращает самые тяжёлые последствия.

3. Scyphozoa, Сцифоидные медузы

Около 200 видов этой группы принадлежат к самым известным представителям Cnidaria, прежде всего из-за крупных дисковидных медуз с диаметром зонтика 20–60 см (изредка до 2 м). **Сцифополипы**, размер которых составляет лишь несколько миллиметров, остаются, напротив, почти незаметными.

Строение

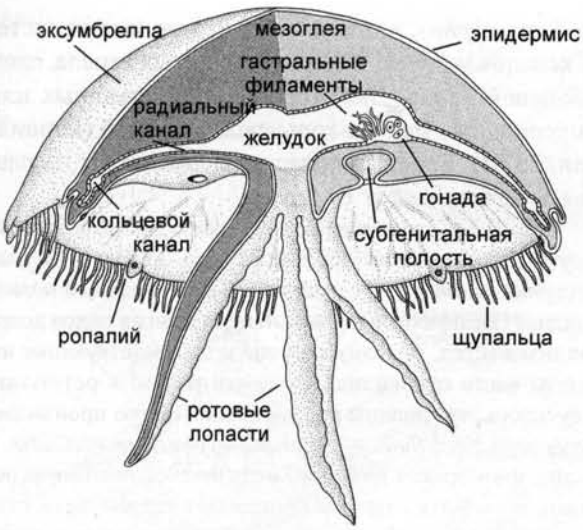
По периферии ротового поля полипа расположены щупальца, число которых непостоянно (обычно 8–20). Внутри они наполнены гастродермальными клетками, не упорядоченными в эпителий. Гастральная полость делится четырьмя **септами** на четыре гастральных кармана. Эпидермис ротового диска воронковидно погружается в септы (**тениолы**) и образует таким образом четыре **септальные воронки** (илл. 205). Под ними находятся эктодермальные септальные мускулы, достигающие подошвы. Сцифополипы обычно селятся на каменистом грунте, на стенах портовых сооружений, на деревянных сваях, на раковинах моллюсков или водорослях. Они живут одиночно; образование колоний имеет место только у Coronata.

Как правило, у колоколообразных, шлемовидных или дисковидных **сцифомедуз** гастральные септы и карманы редуцируются (илл. 234). Центральный желудок продолжается в многочисленные радиальные каналы, которые в онтогенезе развиваются как выросты верхней и нижней стенок единой гастральной полости. Радиальные каналы могут многократно ветвиться. Кольцевой канал может присутствовать (например, *Aurelia*, илл. 236) или отсутствовать (например, *Cyanea*). **Гастральные филаменты** находятся с внутренней (кишечной) стороны эктодермальных впячиваний (**субгенитальных полостей**), происходящих от септальных воронок полипов. Край колокола, несущий в субумбрелле мощную кольцевую мускулатуру, расчленяется вырезами на краевые лопасти. Нервные кольца отмечены только у Coronata; у других сцифомедуз за ритмику сокращений при плавании отвечает нервный комплекс, находящийся возле ропалий. Для плавательного движения характерны удары краевых лопастей.

Поскольку у сцифомедуз отсутствует диафрагмоподобная складка по краю отверстия субумбреллярного пространства, подобная велариуму кубомедуз или парусу гидромедуз, они лишены возможности направленно отклонять струю воды, выталкиваемую из-под субумбреллы. Изменения направления движения совершаются посредством неравномерных ударов краевых лопастей и асимметричных сокращений колокола, и из-за этого сцифомедузы плавают весьма неуклюже по сравнению с кубо- и гидромедузами.

Органы чувств (краевые тельца, **ропалии**) (илл. 234) находятся между краевыми лопастями и имеют форму колбочек, по краям колокола. Каждый ропалий прикрыт лопастями, состоящими из эпидермиса и мезоглеи; в него заходит канал гастроваскулярной системы, выстланный энтодермой. Гастродермальные клетки преобразованы из-за минеральных включений: вершина канала содержит многочисленные кристаллы, совокупность которых функционирует как статолит. При этом маятниковые движения колбочки воспринимаются чувствительными клетками. У *Aurelia*, кроме того, в каждой ропалии имеются одно глазное пятно и один бокаловидный глазок. «Обонятельным ямкам», находящимся в непосредственной близости от краевых телец, приписываются хеморецепторные функции, в то время как ропалий рассматривается как комплексный световой, вку-

http://jurassic.ru/



Илл. 234. Сцифомедуза (Scyphozoa). Схема организации. Эпидермис белый, гастродермис обозначен клеточками, мезоглея серая. По данным разных авторов.

совой и гравитационный рецептор. Несмотря на их сложность, ропалии представляют собой весьма примитивные органы чувств, поскольку все их чувствительные клетки повёрнуты наружу.

Сцифомедузы питаются, главным образом, рачками и мелкими рыбами, которых они ловят щупальцами. При плавательных движениях вода может фильтроваться с помощью щупалец (1 литр за 7,5 минут у *Aurelia aurita*). Некоторые сцифомедузы постоянно или дополнительно питаются и мелкими органическими частицами из толщи воды (Rhizostomeae, *Aurelia*) — тогда пищевые частицы, заключённые в слизь, реснички загоняют в гастральную полость, где они перевариваются ферментами, выделяемыми клетками гастральных филаментов, и, благодаря сократительным движениям, равномерно распределяются по гастральной полости.

Размножение и развитие

Почти все Scyphozoa раздельнополые. **Половые клетки** образуются из энтодермальных клеток, которые мигрируют в мезоглею над субгенитальными полостями. Сперматозоиды всегда выводятся в воду, а ооциты могут оплодотворяться в гастроваскулярной системе. Там, в гонадах или карманах ротовых лопастей, происходит вынашивание потомства. Scyphozoa имеют единый тип эмбрионального развития. Полное радиальное **дробление** через стадию целобластулы ведёт к инвагинационной гаструле, при образовании которой иммиграция может сочетаться с полярной иммиграцией. Обычно бластопор зарастает; безротая планула, равномерно покрытая ресничками, после пелагической фазы метаморфизирует в полипа. Сцифополипы размножаются бесполым путём через **латеральное почкование** или **образование подоцист**.

Медузы образуются другим способом — специфическим поперечным делением (терминальное почкование, **стробиляция**). Во время перехода к стадии деления (**стробиле**) (илл. 236) сцифополип рассекается кольцевыми бороздами на маленькие диски. В результате метаморфоза оральные органы полипа, например щупальца, превращаются в зачатки органов медузоидной личинки. Если закладывается только одна медуза, возникает монодисковая стробила; у полидисковой стробилы (илл. 236) одновременно образуется несколько зачатков медуз. Когда отделяется терминальная почка, она становится свободноплавающей **эфирой** (илл. 236).

Первая эфира сохраняет ротовой конус сцифополипа, который образует манубриум. Последующие эфиры образуют свои манубриумы из соединительных стебельков, через которые почки до их отделения связаны с полипом. После отделения всех эфир остаток полипа через короткое время снова восстанавливает своё ротовое поле с венцом щупалец и септальными воронками. В противоположность Cubozoa, у которых полип полностью превращается в медузу, от сцифополипа всегда остаётся фрагмент тела, который снова полностью регенерирует. Молодые эфиры плавают благодаря ритмичным ударам выдающихся первичных лопастей зонтика. В ходе дальнейшего развития в промежутках между первичными лопастями вырастают велярные лопасти, которые сильно расширяются, так что образуется замкнутый зонтик. Отклонения от типичного чередования поколений у разных видов могут возникать из-за потери как поколения полипов, так и медуз.

Систематика

Coronata рассматриваются как группа Scyphozoa с исходными признаками, поскольку: (1) перидермальные чаши их полипов (илл. 237A) напоминают ископаемых †Conulata (илл. 235), и (2) полип Coronata сочетает в себе как полипоидные (габитус, внутреннее устройство), так и медузоидные (система каналов, характерная для медуз) признаки. Положение Stauromedusida спорно: ультраструктура сперматозоидов, безресничная планула и отсутствие свободноплавающих медуз указывают на их сильную обособленность. Напротив, наличие клауструма (кольцевого валика, который также имеется, хотя и менее выражен, у Cubozoa), а также ультраструктура их ооцитов, которые содержат запасные вещества, сходные с таковыми у Octocorallia, представляют собой эволюционно исходные признаки. Поскольку эти признаки симплезиоморфные, они мало дают для прояснения положения группы. Несомненно, производными являются сестринские группы Semaeostomea и Rhizostomea, которые часто объединяются как «Discomedusae»; гастроваскулярная система достигает у них высшей степени сложности.

http://jurassic.ru/

†Conulata

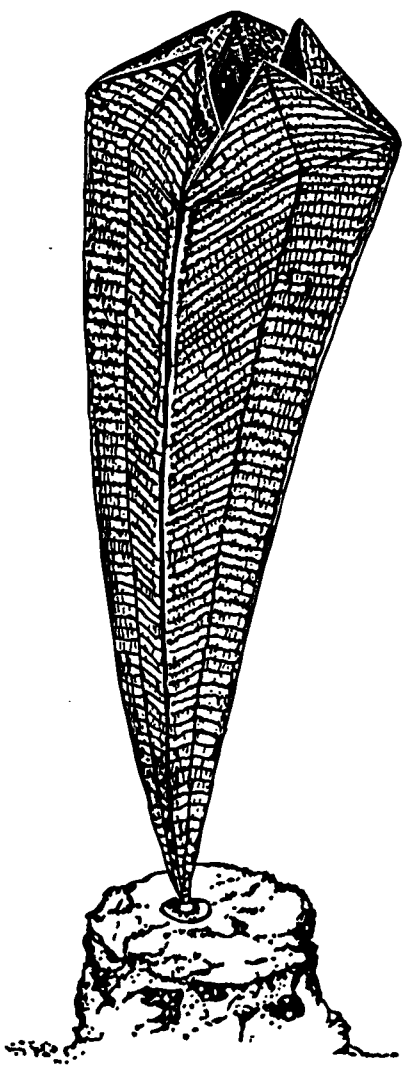
Ископаемые Cnidaria (кембрий – триас) часто с тетрамерным перидермальным домиком и крышечным аппаратом, который у четырёхгранных видов состоит из четырёх замыкающих клапанов (илл. 235). В основном это прикреплённые формы. Наружная сторона перидермы с продольными и поперечными бороздками, внутренняя стенка гладкая.

Сидячая †*Archaeoconularia fecunda* (Conulariidae), ордовик, 8–9 см в высоту, найдена в восточной Германии и Чехии.

3.1. Coronata

Одиночные или колониальные полипы живут в перидермальных трубках (илл. 237А), структура которых напоминает ископаемых †Conulata, хотя в поперечном сечении они круглые. Полипы, например, *Stephanoscyphus*, в дистальном отделе имеют систему каналов медузы: четыре радиальных канала, один кольцевой канал. Эксумбрелла куполовидных или конусовидных медуз с кольцевой бороздой (**корона**) (илл. 237В). Краевые лопасти расположены на равном расстоянии друг от друга.

Nausithoë punctata (Nausithoidae), диаметр зонтика медузы 1–2 см, Средиземное море (илл. 237В). — *Stephanoscyphus racemosus* (Nausithoidae), колониальный полип, западная Пацифика. Жизненный цикл многих видов долго был неизвестен, поэтому полипы и соответствующие им медузы часто относились к разным родам: в результате получилось, что полипы рода *Stephanoscyphus* производят медуз рода *Nausithoë*. — *Stephanoscyphus eumedusoides*, в средиземноморских пещерах, медузоидное поколение редуцировано. Хотя у полипа происходит стробиляция, свободные эфиры не образуются: они остаются как сидячие медузоиды на полипах и образуют зрелые половые продукты. Гермафродиты, возможно самооплодотворение. Оплодотворённые яйцеклетки развиваются в гастроваскулярной системе до планул, которые — после пелагической фазы — становятся сидячими полипами. — *Thecoscyphus zibrowii* (илл. 237А), считался «праполипом» из-за отсутствия медузы; у него, однако, обнаружена рудиментарная стробиляция. Партеногенез. Средиземное море.

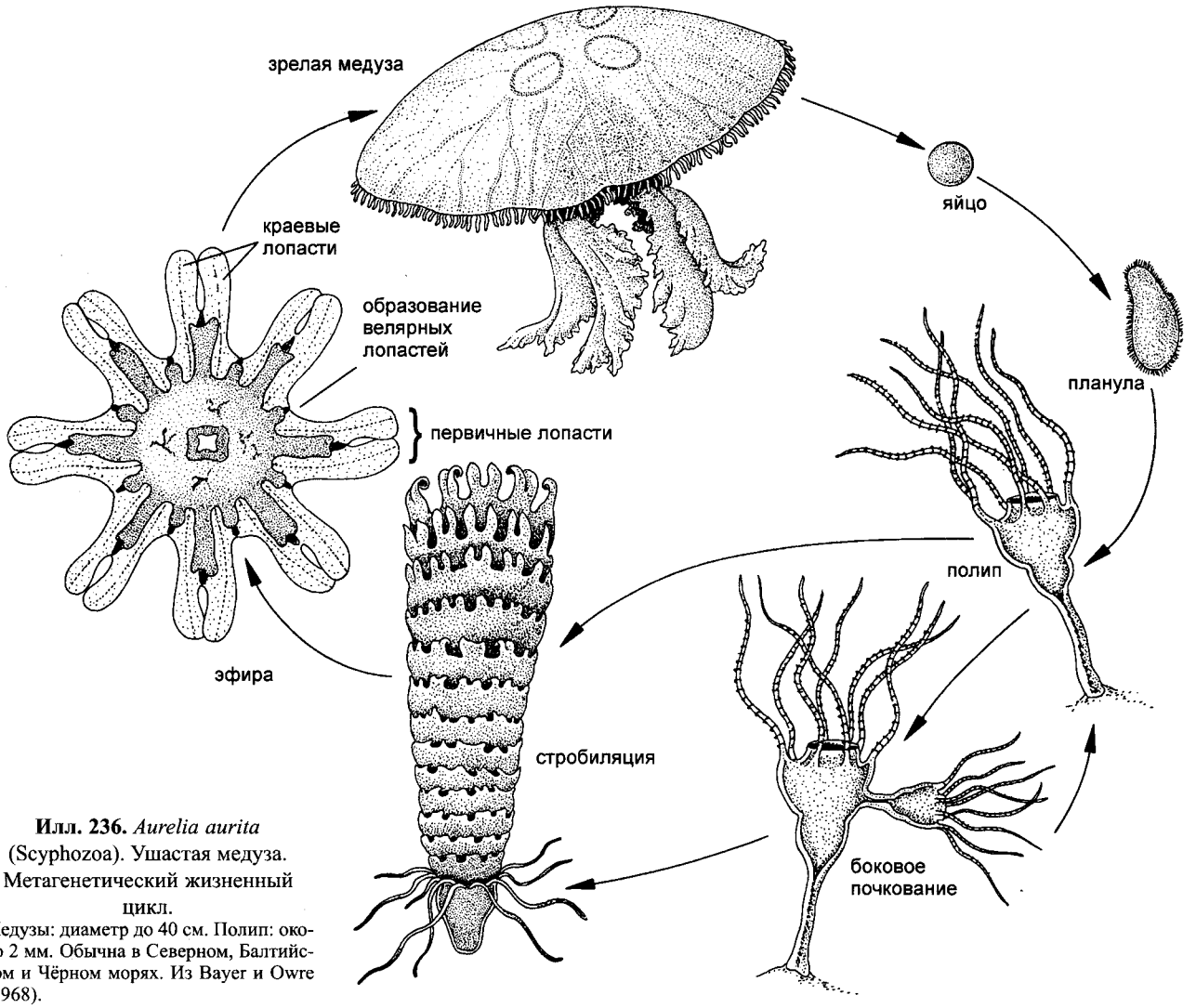


Илл. 235. †Conulata.
Реконструкция домика одного из видов †*Conularia*, верхний затвор из складчатых клапанов частично приоткрыт. Длина около 6 см. По Werner (1971).

3.2. Stauromedusida (Lucernariida), Ставромедузы

Эти полусидячие аберрантные Scyphozoa с полипоидным габитусом (илл. 238) обладают ножкой, которая четырьмя септами и септальными мускулами, проходящими в них, напоминает сцифополипов. Ножка расширяется на конце в диск, которым животное прикрепляется к субстрату (обычно к водорослям-макрофитам). Дистальная чашечка несёт (как у медузы) гастральные филаменты и гонады. Гастральная полость разделена четырьмя септами с отчётливыми септальными воронками. Каждый гастральный карман может разделяться клауструмом на наружный (экзогонный) и внутренний (мезогонный) отсеки. На краю зонтика могут находиться перрадиальные и интеррадиальные **прикрепительные органы (ропалоиды)**, выделяющие клейкую субстанцию. Они происходят от щупалец полипа, видоизменённых в ходе онтогенеза. Субумбреллярная кольцевая мускулатура развита слабо. Дифференцированные органы чувств отсутствуют, но у полипов имеются разбросанные рецепторные клетки. Адрадиально по краю зонтика выступают пучки щупалец (илл. 238), которые оканчиваются шаровидными батареями из стрекательных капсул. Они добывают пищу, главным образом мелких рачков, моллюсков, личинок, которые подводятся к ротовой трубке. Пучки

http://jurassic.ru/



Илл. 236. *Aurelia aurita* (Scyphozoa). Ушастая медуза. Метагенетический жизненный цикл.
Медузы: диаметр до 40 см. Полип: около 2 мм. Обычна в Северном, Балтийском и Чёрном морях. Из Bayer и Owre (1968).

щупалец служат также и для локомоции: животное может прикрепляться попеременно ими и ножным диском, сгибаясь и кувыркаясь, как акробат.

Эти организмы представляют собой монодисковые стробилы, то есть медуз, образовавшихся бесполым путём и не отделившихся от ротового поля полипа. Поскольку они несут половые клетки, их можно рассматривать как медузоиды (гонофоры).

Гонады расположены адрадиально как восемь лентовидных полос на внутренней стенке субумбреллы. Яйца выпускаются во внешнюю среду. В ходе **развития** яйца, бедные желтком, дробятся радиально. Гаструляция путём униполярной иммиграции ведет к появлению безресничной планулы, которая прикрепляется и может образовать до четырёх планулоидов, которые, как и материнская планула, преобразуются в бокаловидных медуз.

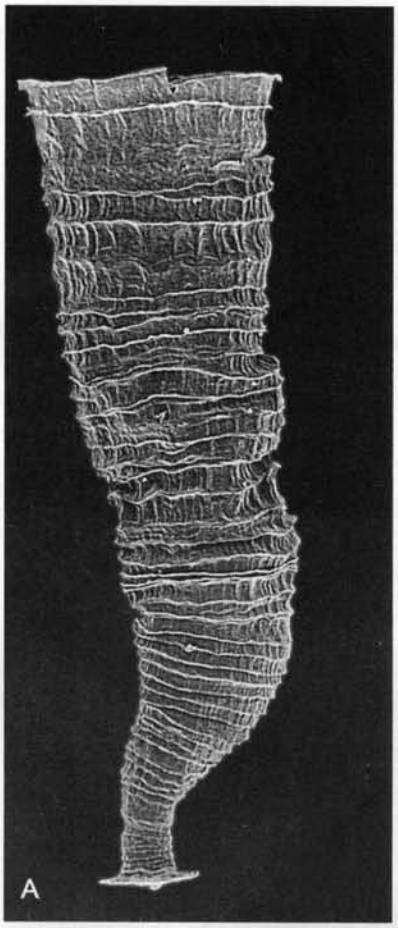
**Craterolophus tethys*, 4 см в высоту, диаметр зонтика 2,5 см, очень изменчив по окраске, поскольку посредством подошвы способен воспринимать пигменты водорослей, к которым прикреплён. Северное море. — **Lucernaria quadricornis*, до 6 см в высоту, вторичные щупальца отчетливо выражены, их пучки сближены попарно. — **Haliclystus octoradiatus*, 3 см в высоту, с яйцевидными ропалоидами. Северное море (илл. 238).

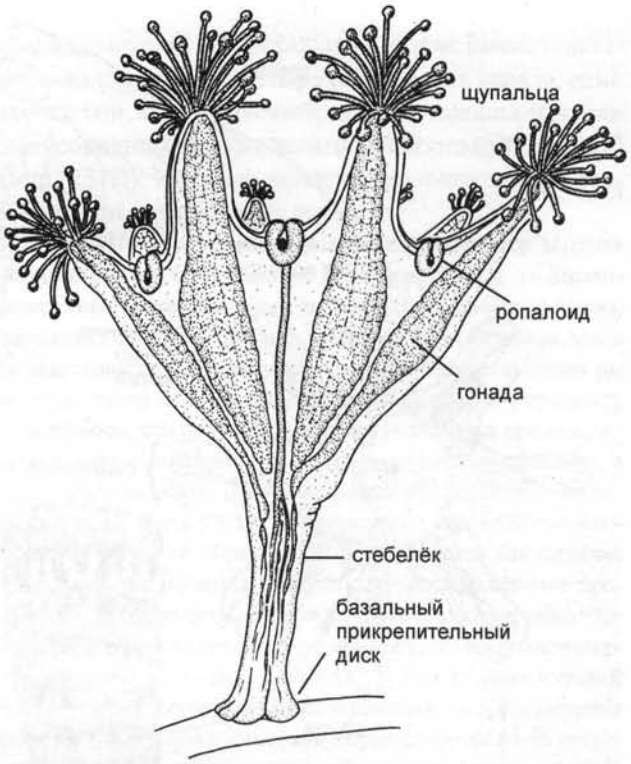
Строение и функции органов близкородственных Semaeostomea и Rhizostomea, раньше объединявшихся в Discomedusae, соответствуют описаниям Scyphozoa, приводимым в общей части, поэтому при обсуждении обеих групп будут указано только их особенности.

3.3. Semaeostomea

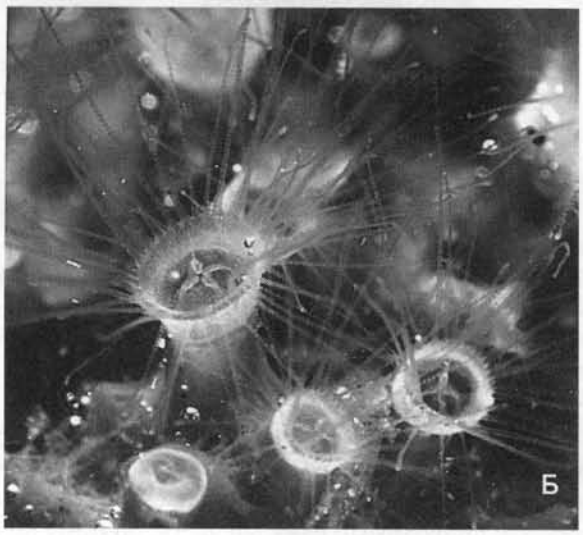
Это обычнейшие сцифомедузы наших морей. Края их манубриумов вытянуты в четыре длинные складчатые ротовые лопасти (илл. 234, 236). Край зонтика лопастной и несёт щупальца, длина которых может измеряться метрами.

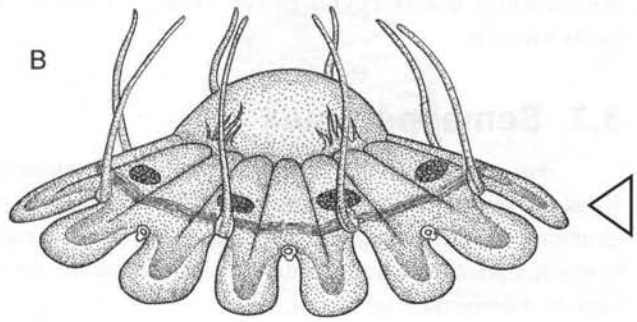
http://Jurassic.ru/





Илл. 238. *Haliclystus octoradiatus* (Scyphozoa, Stauromedusida). Вид сбоку.
Полипообразная прикреплённая медуза, которая, в зависимости от субстрата, имеет жёлтую, коричневую, зелёную или красноватую окраску. Диаметр 20–30 мм. По Clark (1878).





Илл. 237. Coronata (Scyphozoa). Полипы.
А — *Thecoscyphus zibrowii*. Хитиновая перидермальная трубка полипа, 15 мм длиной. Б — *Nausithoë punctata*. Колония полипов в губке, диаметр ротового диска полипов около 1 мм. Адриатическое море. В — *Nausithoë* sp., медуза, вид сбоку. А — оригинал W. Schäfer, Зиндельфинген; Б — оригинал A. Svoboda, Бохум; С — по Werner (1984).

**Cyanea capillata* и **C. lamarcki* (Cyaneidae) с тонкими, легко обрывающимися и чувствительно жалящими щупальцами метровой длины; причиняют ущерб пляжам Северного и Балтийского морей при случающихся время от времени массовых нашествиях. Диаметр зонтика до 30 см, в Антарктике — более 2 м (!). — *Pelagia noctiluca*, светящаяся медуза (Pelagiidae), диаметр зонтика до 8 см. В последние годы всё более обычна в Адриатике, вызывает сильные ожоги и обширные некрозы. При механическом или электрическом раздражении испускает голубоватый свет (длина волны 475 нм). Планулы нет: полипы прямо превращаются в эфир. — **Chrysaora hysoscella*, компасная медуза (Pelagiidae), диаметр колокола до 30 см, складчатые ротовые лопасти до 50 см длиной, на эксумбрелле имеется (иногда может отсутствовать) узор, напоминающий розу ветров. Медуза сначала проходит стадию самца, потом гермафродита и, в конце концов, превращается в самку, в гонадах которой содержатся эмбрионы на разных стадиях развития. — **Aurelia aurita*, ушастая медуза (Ulmaridae), диаметр зонтика 40 см, заметны фиолетовые просвечивающие подковообразные гонады («уши», илл. 236). Стрекательное действие безопасно для человека. Питается мел-

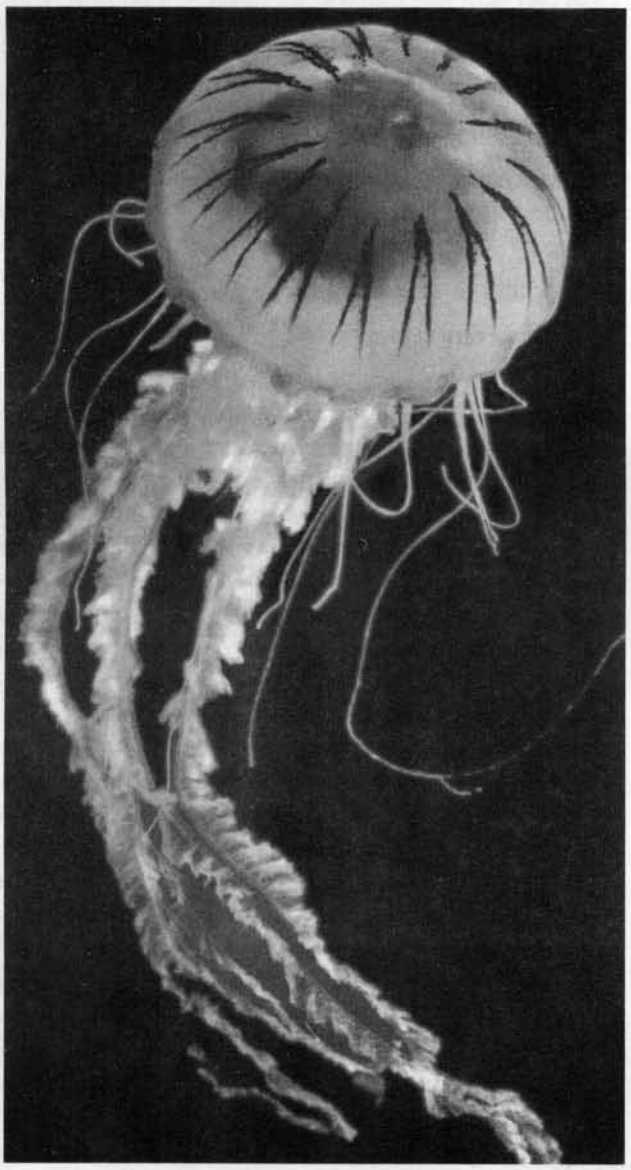
http://jurassic.ru/

кими частицами из планктона. Космополит, обычнейшая медуза Северного и Балтийского морей.

3.4. Rhizostomea, Корнеротые медузы

План строения изменён в связи с переходом к питанию мелкими частицами (микрофаги): ловчие щупальца на краю зонтика отсутствуют, рот рано зарастает. Манубриум состоит из системы каналов, которые с одной стороны через поры открыты во внешнюю среду, а с другой стороны впадают в центральную часть гастроваскулярной системы (илл. 240). Реснички подгоняют мельчайшие пищевые частицы к порам и далее в сильно разветвлённую гастральную полость. В этой области манубриума образуются изящные бахромчатые и ажурные складки (отсюда и название таксона). Стрекательный яд корнеротых медуз обычно безвреден для человека.

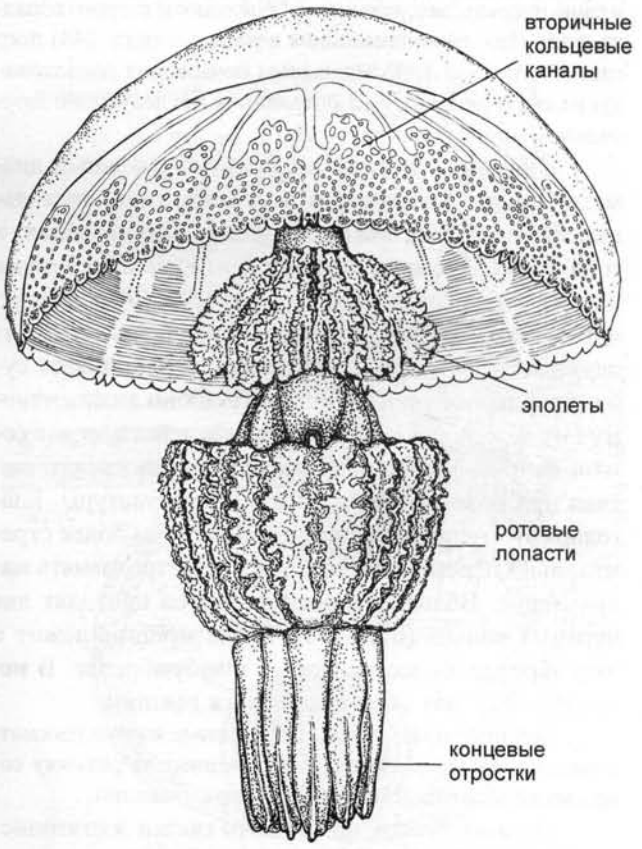
**Rhizostoma octopus* (Rhizostomidae), диаметр колокола 60 см, ротовые лопасти с эполетами у основания и с 8 ажурными концевыми отростками; Северное море (илл. 240). — *Rhopilema esculenta* (Rhizostomidae), наряду с другими медузами в Восточной Азии употребляется в пищу в сухом или маринованном виде. — *Cassiopeia xamachana*, мангровая медуза (Cassiopeidae), диаметр зонтика до 15 см; временно переходит к сидячему образу жизни, присасываясь эксумбреллой к субстрату и ажурным манубриумом вылавливая мельчайшие пищевые частицы, однако в любой момент может отделиться от места прикрепления и уплыть.



Илл. 239. *Chrysaora hysoscella* (Scyphozoa, Semaeostomea), компасная медуза с коричневым или красноватым узором. В Северном море обычна во второй половине лета. Диаметр 30 см. Оригинал F. Schensky, Гельголанд.

4. Hydrozoa

Hydrozoa — группа книдарий из 2 600 видов (некоторые из которых обитают в пресных водах), отличающаяся поразительным разнообразием форм. Полипы или медузы формируются путём латераль-



Илл. 240. *Rhizostoma octopus* (Scyphozoa, Rhizostomea), корнерот.
Синевато-молочно-белая медуза, ротовые лопасти синие. Массовый вид в Северном море. Диаметр зонтика 60 см. По Russel (1979) из Werner (1984).

http://jurassic.ru/

ного почкования; только приблизительно у одной трети видов образуются свободные медузы. С вторичной редукцией медуз связано вынашивание потомства, что лучше обеспечивает сохранение вида.

Строение

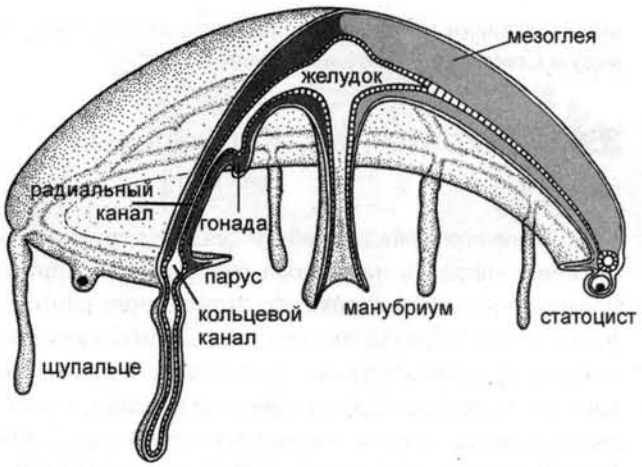
Полипы маленькие (обычно 0,2–1 см высотой). У них нет гастральных септ и ввёрнутой внутрь глотки (илл. 205), что трактуется как упрощение вследствие образования колоний и уменьшения размеров тела. Несмотря на это, полиморфизм Hydrozoa характеризуется наибольшим разнообразием. Туловище у колониальных форм может расширяться на дистальном конце, формируя чашевидных **гидрантов**, и может проксимально продолжаться в **гидрокаулюс**, несущий гидранты и связанный со стелющимися столонами, которые образуют обширные сплетения (**гидроризу**) (илл. 244, 246). Колонии гидроидов обычно покрыты хитинозной оболочкой (**перидермой**), обеспечивающей им стабильность и защиту.

Колонии образуются путём почкования новых полипов или на столонах гидроризы, или на гидрокаулюсе. При **моноподиальном** ветвлении на главной оси латерально возникают новые гидрокаулюсы первого порядка, на них, в свою очередь, латеральные гидрокаулюсы второго порядка и т.д. При **симподиальном** ветвлении (илл. 244) рост главного полипа затухает, а зоны почкования расположены на его гидранте, где и появляются последующие латеральные почки полипов.

В отличие от сцифомедуз, максимальный диаметр зонтика **гидромедуз** достигает лишь нескольких сантиметров. Мезоглея у них бесклеточная, а гонады расположены под эпидермисом манубриума или на радиальных каналах (илл. 241, 245). **Парус,** или велюм (velum), повёрнутая вовнутрь кайма из двух слоёв эктодермы и мезоглеи, ограничивает субумбреллярное пространство. Подобно аналогичному ему велариуму у Cubozoa, парус действует как сопло, направляющее воду, выжимаемую из-под зонтика при сокращении кольцевой мускулатуры. Благодаря этому при плавании гидромедузы более стремительно перемещаются и могут быстро менять направление. Вблизи основания паруса проходят два нервных кольца (илл. 211); более мощное лежит в эксумбрелле, более мелкое — в субумбрелле. В некоторых случаях обнаруживаются ганглии.

Крупные мультиполярные нервные клетки рассматриваются как пейсмекеры, ответственные за ритмику сокращений кольцевой мускулатуры при плавании.

Органы чувств, обычно это глазки и статоцисты (илл. 243), часто находятся по краю колокола на округлых утолщениях у основания щупалец. Пищу захватывают щупальца, при этом край колокола и манубриум (часто длинный) пригибаются друг к другу, направляя добычу в гастроваскулярную систему



Илл. 241. Гидромедуза (Hydrozoa). Схема организации. Слева срез через радиальный канал, справа — через интеррадиус. Эпидермис белый, гастродермис обозначен клетками, мезоглея — залита серым. Упрощено, по данным различных авторов.

для переваривания; гастральные филаменты отсутствуют. От центрального желудка обычно отходят четыре радиальных канала, которые впадают в кольцевой канал.

Размножение и развитие

Свободноживущие медузы имеются приблизительно у 700 видов; у остальных видов зачатки медуз, в разной степени редуцированные, остаются на колонии, образуя **сидячие гонофоры (медузоиды)** (илл. 242, 249). При этом обычно сохраняются структуры, в которых находятся половые клетки, такие как манубриум и радиальные каналы. — Гаметы эктодермального (!) происхождения; они собираются в шаровидные (илл. 244) или уплощенные скопления между эпидермисом и мезоглеей в районе радиальных каналов.

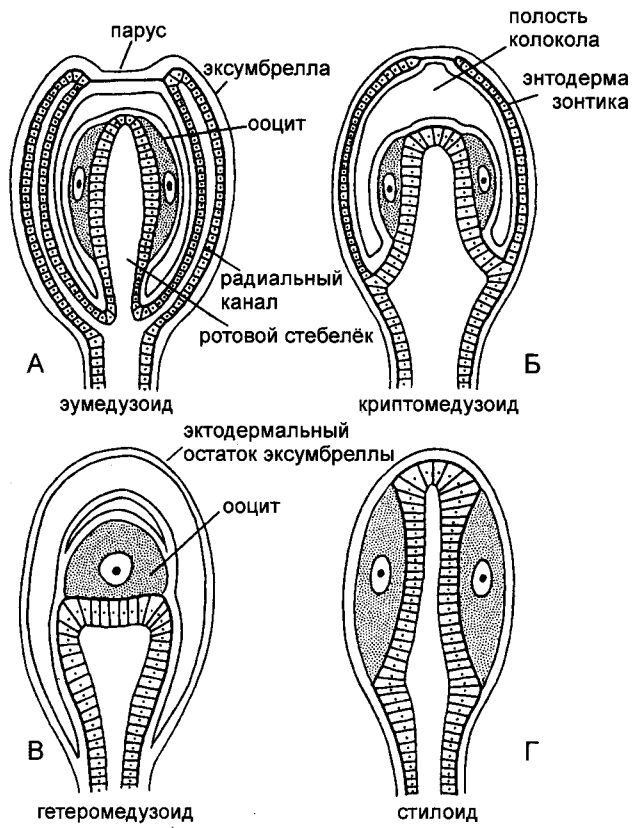
Онтогенез очень многообразен. Тип дробления варьирует от радиального (обычно сильно отклоняющегося) до неполного поверхностного. Наряду с целобластулой, распространена также и стерробластула в виде компактной клеточной массы. Закладка энтодермы происходит путём униполярной или мультиполярной иммиграции или же деляминации. Грушевидная или булавовидная планула с ресничками (илл. 213) во время пелагической фазы не имеет бластопора и, как правило, лецитотрофна. Ротовое отверстие прорывается только во время метаморфоза. Ресничный покров планулы лучше выражен на аборальном полюсе (сенсорные реснички?), однако султан из ресничек отсутствует. У видов с сидячими гонофорами распространена забота о потомстве: зародыши развиваются, главным образом, в субумбреллярном пространстве медузоидов. У пелагических

http://jurassic.ru/

медуз зародыши могут вынашиваться в гастроваскулярной системе.

Систематика

Всё больше и больше распространяется представление о том, что Hydrozoa — сильно отклоняющаяся группа Cnidaria. Оно обусловлено, среди прочего, разнообразием их форм, строением их органов чувств (с чувствительными клетками, находящимися внутри, илл. 243) или их сложным книдомом. Не существует, однако, единого мнения о родственных связях субтаксонов гидрозоев. Отнесение родов и семейств к высшим таксонам часто оказывается невозможным, поскольку циклы развития остаются невыясненными. До сих пор некоторые семейства Trachylida и Siphonophora пытаются включить в **Hydroida**. В противоположность Hydroida, **Trachylida** следует, возможно, понимать как отклонившиеся формы, поскольку у них больше нет поколения полипов. Производными представляются и высокодифференцированные полиморфные **сифонофоры**.



Илл. 242. Сидячие женские гонофоры (медузоиды) гидроидов; ряд упрощения организации.

Продольные срезы; эктодерма белая, энтодерма обозначена клетками, мезоглея — как толстая чёрная линия между ними; половые клетки — точками. А — у эумедузоида ещё сохраняется зонтик, различимы радиальные каналы, полость колокола и манубриум (с половыми клетками). Парус не разрывается, поэтому питание извне невозможно. Эумедузоиды переходят к самостоятельной жизни только в исключительных случаях. Б — у криптомедузоида нет радиальных каналов; энтодерма зонтика сохраняется только как однослойная пластинка; ещё имеется полость колокола и манубриум. В — у гетеромедузоида полностью отсутствует энтодерма зонтика. Полость колокола заменена небольшим, вторично возникшим пространством. Г — у стилоида больше нет никаких медузных структур: он представляет собой мешковидное образование с полой энтодермальной осью и эктодермальной оболочкой, между которыми развиваются половые клетки. Обычно из гонофоров выходят не половые клетки, а личинки планулы. По Kühn (1913).

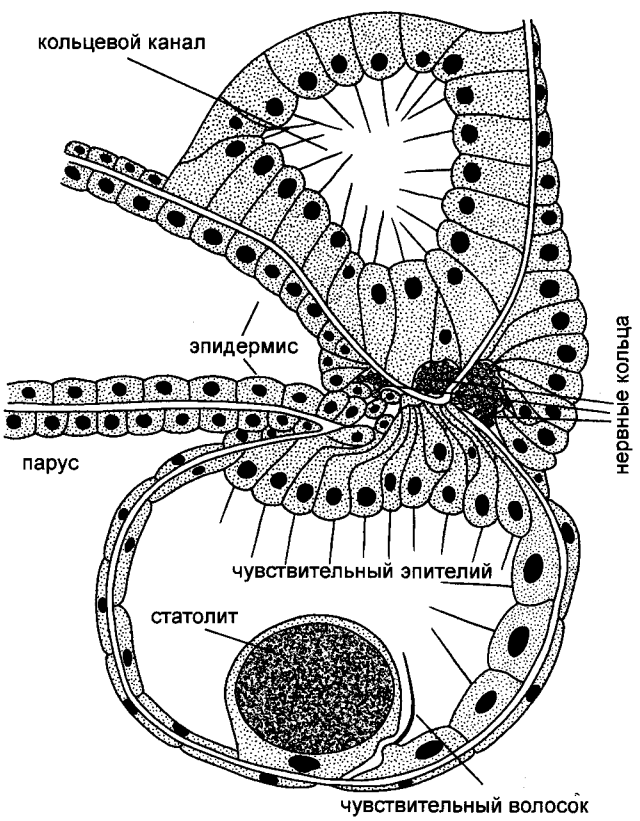
4.1. Hydroida

В этом крупнейшем таксоне Hydrozoa (около 2300 видов) полипы обычно образуют колонии, но есть и одиночные; медузы же в большинстве случаев редуцированы до сидячих гонофоров. Hydroida подразделяют на два крупных (Thecata и Athecata) и четыре небольших субтаксона. Thecata имеют более простой книдом, чем Athecata.

Цикл развития многих видов был или остаётся ещё плохо изученным, поэтому полипы и их медузы нередко имеют разные научные названия.

4.1.1. Thecata/Leptomedusae

Перидерма вокруг полипов имеет форму чашевидной оболочки (теки). Сидячие гонофоры (илл. 249) или медузные почки (илл. 244) располагаются



Илл. 243. Замкнутый статоцист гидромедузы, относящейся к Thecata.

Статолит эктодермального происхождения. По Singla (1975) из Werner (1984).

http://jurassic.ru/

группами на особых полипах (бластостилях), окружённых бутылковидной гонотекой. Медузы обычно уплощённые, с гонадами на радиальных каналах. Имеются статоцисты.

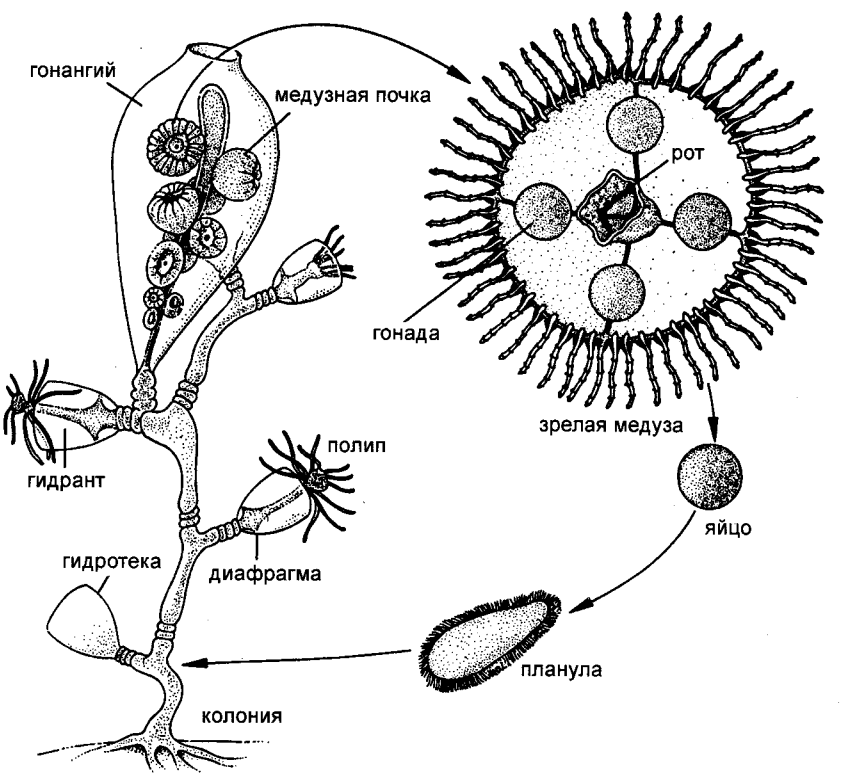
**Sertularia cupressina* (Sertulariidae), колонии до 50 см высотой, в высушенном виде поступают в продажу как «морской мох» для декоративных изделий и аквариумов (как субстрат для нереста). — **Plumularia pinnata* (Plumulariidae), перистые колонии 8 см в высоту, растущие на водорослях, подводных сваях, затенённых скальных стенках. — **Laomedea geniculata* (Campanulariidae), образует прямостоячие колонии 4 см высотой, отходящие от прямых ползучих столонов. Обычна в Северном, Балтийском и Средиземном морях, в Атлантике. Медуза (*Obelia geniculata*) размером несколько миллиметров; у неё отсутствует парус (илл. 244, 245). — **Phialidium hemisphaericum* (Campanularidae), (полип *Clytia johnstoni*) с полукруглым зонтиком до 2,5 см в диаметре, почти круглогодично встречается в планктоне Северного моря. — **Aequorea aequorea* (Campanulinidae) (полип *Campanulina paracuminata*), одна из крупнейших гидромедуз диаметром до 17 см, имеет 60–100 радиальных каналов (!) и щупалец, характерна биолюминесценция (фотопротеин экворин из энтодермальных клеток). Атлантика, Средиземное море, изредка в Северном море.

4.1.2. Athecata/Anthomedusae

Перидерма у полипов может покрывать гидрокаулюс, но никогда не образует теки вокруг гидрантов. Сидячие гонофоры или медузные почки обычно находятся на столонах по-отдельности. Медузы обычно сильно выпуклые, с гонадами на манубриуме; имеются глазки.

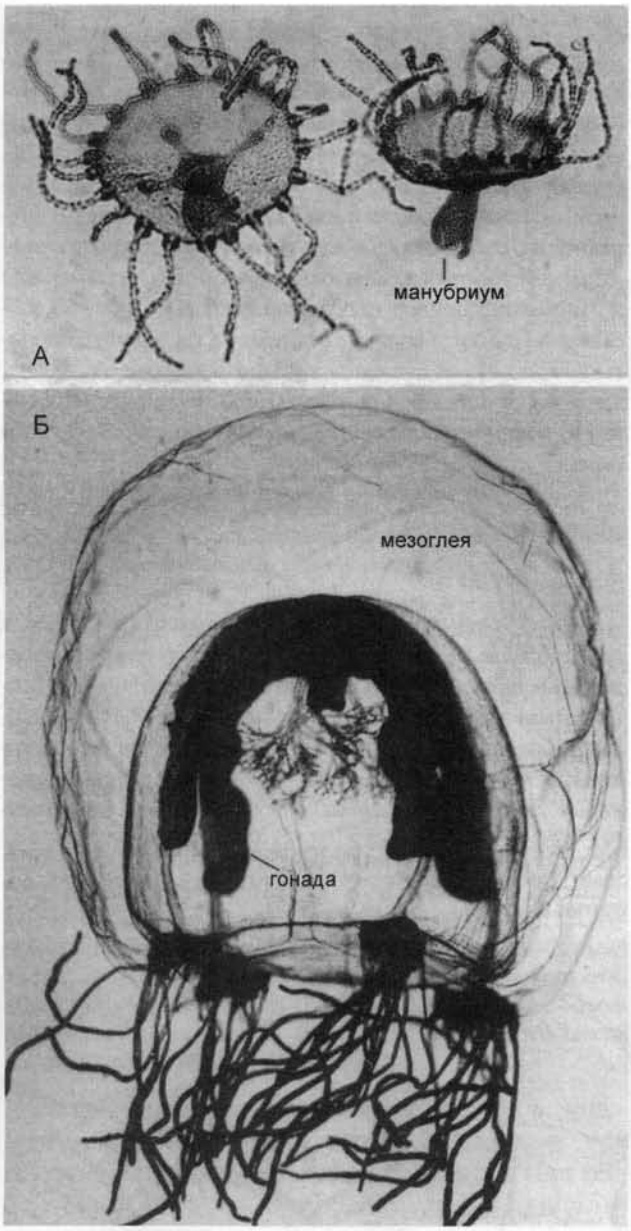
По структуре щупалец различают Filifera (щупальца нитевидные с неравномерно распределёнными батареями стрекательных капсул) и Capitata (щупальца с концевыми головками, в которых сконцентрированы стрекательные капсулы).

Filifera — **Hydractinia echinata* (Hydroactiniidae), плотные полиморфные колонии, у которых сеть столонов покрыта перидермальным слоем с шипами (илл. 246). Часто живут на раковинах брюхоногих моллюсков. Если раковина заселяется раком-отшельником, в колонии образуются спирально закрученные защитные полипы (спиралозоиды), которые редуцируются в том случае, если рак удалён. — **Clava multicornis* (Clavidae), 2,5 см; щупальца нерегулярно распределены в верхней части продолговатых овальных гидрантов. Северное и Балтийское моря. — **Eudendrium rameum* (Eudendriidae), разветвлённая колония до 15 см в высоту; Северное и Средиземное моря, Атлантика (илл. 247). — **Cordylophora caspia* (Clavidae), моноподиально ветвящаяся колония до 8 см в высоту; Балтийское море и Кильский канал, заходит в солоноватые и пресные воды (окрестности Берлина, канал Майн–Дунай). — *Corymorpha nutans*, 15 см высотой (илл. 248). — **Bougainvillia britannica* (Bougainvilliidae) с колоколом высотой почти 1,2 см и ротовыми щупальцами на манубриуме (илл. 245Б). Северное море. — **Tubularia larynx* (Tubulariidae), 7 см, с терминальными полипами; образует гонофоры, в субумбреллярных полостях которых происходит оплодотворение яйцеклеток. Стадия подвижной планулы выпадает, из яйца сразу выходит щупальцевая личинка актинула (илл. 249). Северное море, Атлантика. — *Stylaster* spp. (Stylasteridae), колониальные Hydrozoa с известковым скелетом, который

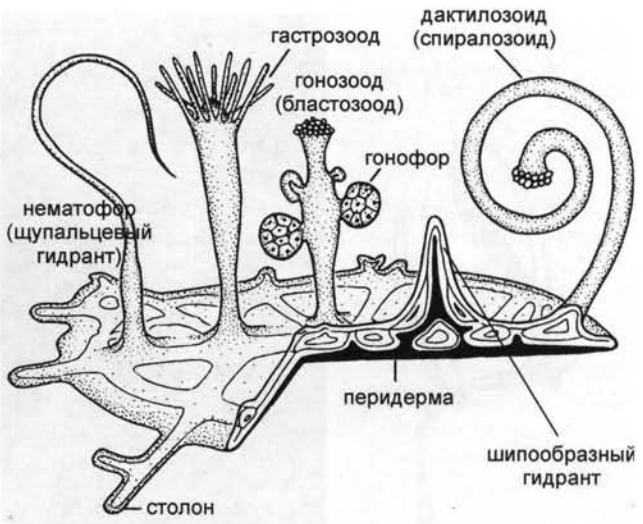


Илл. 244. *Laomedea* (*Obelia*) *geniculata* (Hydroida, Thecata). Жизненный цикл метагенетического вида. По Наумову (1960) из Bayer и Owre (1968).

http://Jurassic.ru/



Илл. 245. Гидромедузы Hydroida.
А — *Obelia geniculata* (Thecata-Leptomedusae). Б — *Bougainvillia britannica* (Athecata-Anthomedusae). А, Б — оригиналы W. Schäfer, Зиндельфинген.



Илл. 246. *Hydractinia echinata* (Hydroida, Athecata).
Фрагмент молодой колонии с полиморфными полипами и закладкой столонов гидроризы, которая становится пластинчатой на более позднем этапе. Перидерма обозначена чёрным. Колонии растут на раковинах улиток, заселённых раками-отшельниками. По Müller (1974).

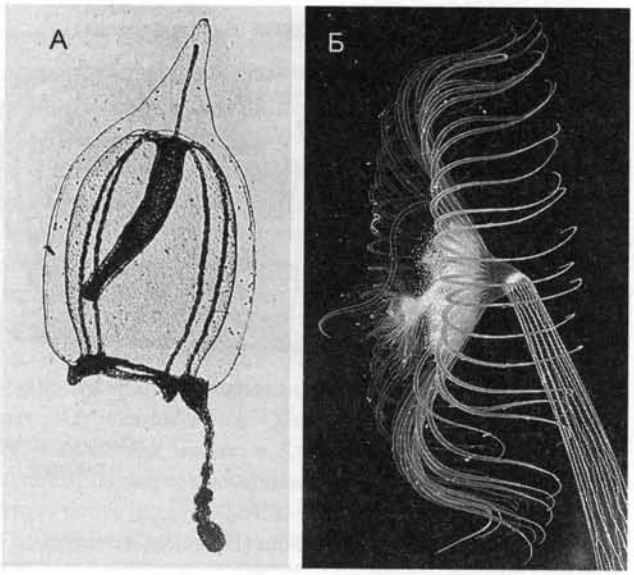
выделяется эпидермисом столонов и окрашен в фиолетовый, оранжевый или красноватый цвет. От ценосарка отпочковываются сильно редуцированные медузы, которые образуют половые клетки. Питающийся полип (гастрозоид) и несколько защитных полипов (дактилозоидов) располагаются в общем углублении (в отличие от *Millepora*, см. ниже). Могут принимать участие в рифообразовании.

Capitata — **Coryne sarsi* (Corynidae), 2,5 см высотой, с головчатыми щупальцами, беспорядочно расположенными в верхних частях продолговатых гидрантов. Медуза описана под названием *Sarsia*, диаметр колокола 1 см. Северное и Балтийское моря (илл. 212А). — Виды, часто заносимые в пресноводные аквариумы: **Cladonema radiatum* (Cladonemidae), до 2,5 см в высоту, с разветвлёнными щупальцами, которые время от времени используются для перемещения. — **Margelopsis haeckeli* (Margelopsidae), партеногенетически размножается весной посредством субитанных (быстро развивающихся) яиц, из которых выходят пелагические полипы, снова производящие медуз



Илл. 247. *Eudendrium* sp. (Hydroida, Athecata).
Моноподиальная колония из полипов, без свободных медуз. Оригинал A. Svoboda, Бохум.

http://jurassic.ru/

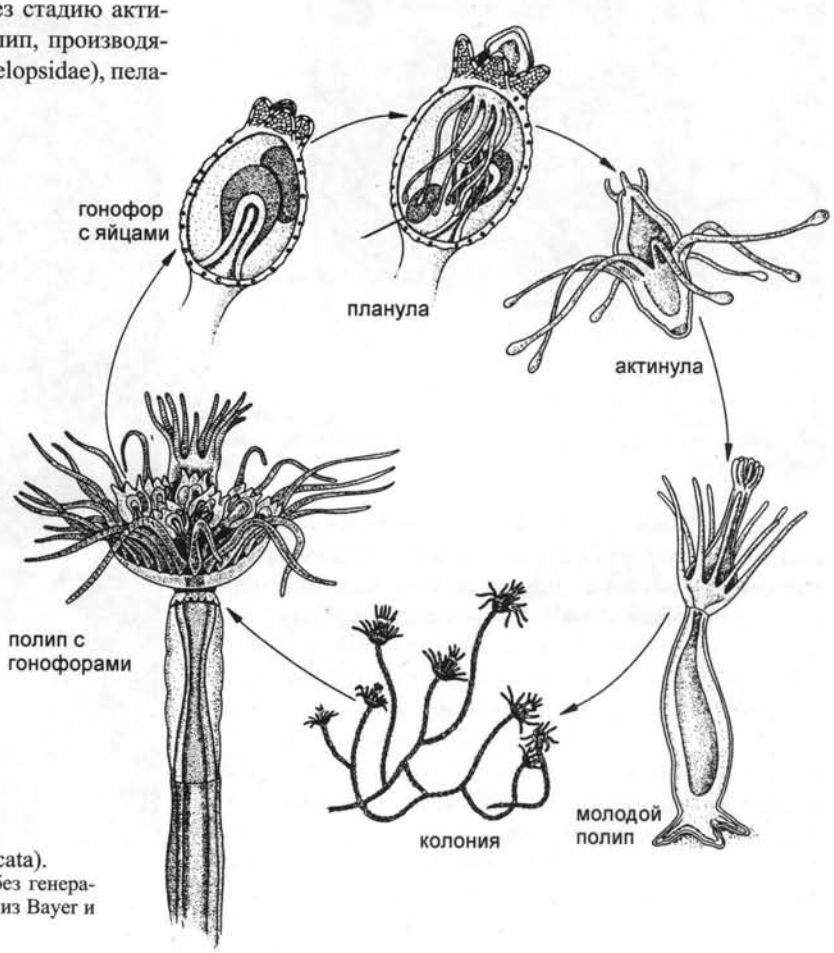


Илл. 248. *Corymorpha* sp. (Hydroida, Athecata).
А — медуза, около 5 мм. Б — одиночный полип 15 см с редуцированной перидермой, оральным и аборальным венчиками щупалец, крепится в мягком субстрате. Оригинал A. Svoboda, Бохум.

путём почкования. В середине лета образуются более крупные яйца; они развиваются без оплодотворения в стерробластулы, которые прикрепляются к грунту, покрываются перидермой и, таким образом, формируют покоящуюся стадию. Из стерробластулы, проходя через стадию актинулы, снова появляется пелагический полип, производящий медуз. — *Pelagohydra mirabilis* (Margelopsidae), пелагический полип с аборальным шаровидным плавательным пузырём (диаметр 2,5 см), несущим щупальца. До настоящего времени найдено лишь несколько экземпляров у Новой Зеландии; цикл развития неизвестен. Медузы образуются на поверхности поплавка. — Виды *Millepora* (Milleporidae, огненные кораллы); известковые покровы, выделяемые плотным сплетением столонов (ценосарком) сливаются в единую твёрдую кору (ценостеум), покрытую эпидермисом; каждый из питающихся полипов (гастрозоидов) и защитных полипов (дактилозоидов) выступает из собственной лунки (в отличие от *Stylaster*, см. выше). Гоноциты мигрируют от столонов в полипы, которые превращаются в короткоживущих медуз. Ценосарк с зооксантеллами. Колонии входят в состав тропических рифов; сильное стрекательное действие, напоминающее ожог. *Millepora* и *Stylaster* ранее ошибочно объединялись в общий таксон «**Hydrocorallina**».

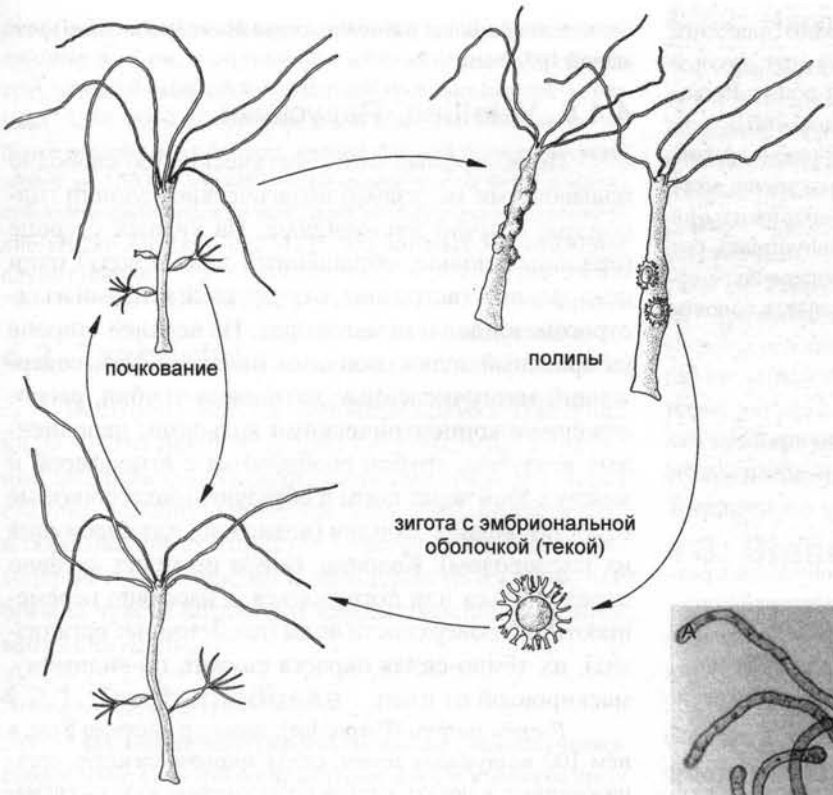
4.1.3. Hydrina

Гидра обыкновенная **Hydra vulgaris* (Hydridae) и гидра зелёная (из-за присутствия симбиотических водорослей-зоохлорелл) **Hydra viridissima* (Hydridae) широко распространены в Германии в пресных водоёмах на погружённых растениях. При хорошем питании гидры размножаются путём почкования. При голодании они образуют половые клетки, а в экстремальных случаях — единствен-

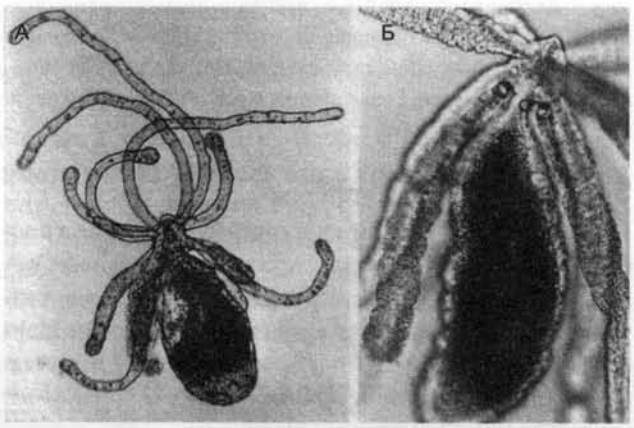


Илл. 249. *Tubularia* sp. (Hydroidea, Athecata).
Жизненный цикл вида с сидячими гонофорами, без генерации свободноплавающих медуз. По Allman (1872) из Bayer и Owre (1968).

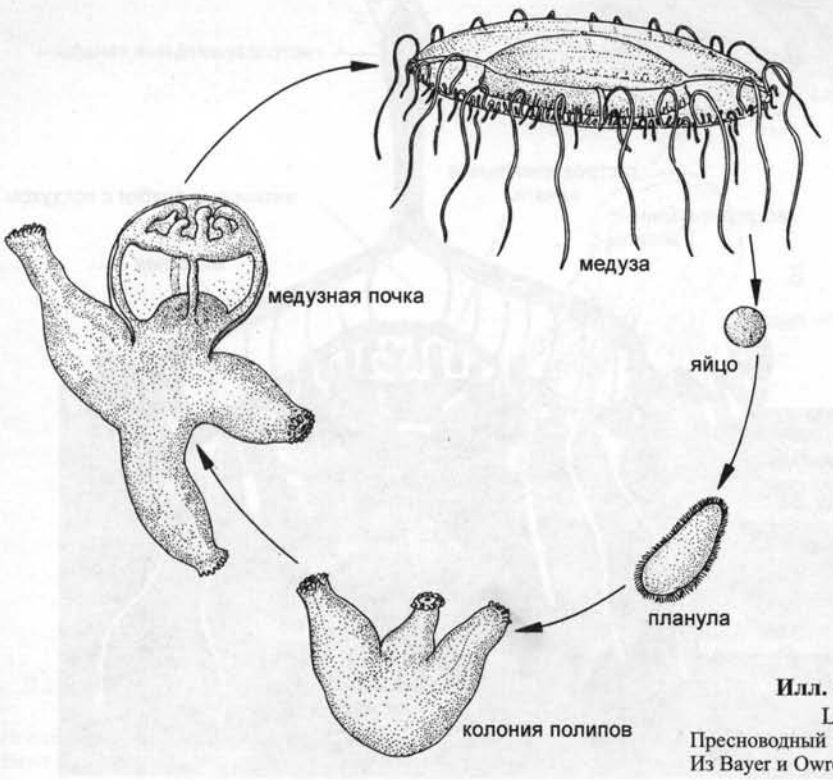
http://jurassic.ru/



Илл. 250. *Hydra* sp. (Hydrozoa, Hydroida). Жизненный цикл.
По Наумову (1960) из Bayer и Owre (1968).



Илл. 251. *Halammohydra* sp. (Hydrozoa, Halammohydrina), около 400 мкм, обитает в порах между песчинками.
А — общий вид. Б — аборальная часть с апикальным прикрепительным органом и статоцистами. Оригиналы: А — R. Rieger, Инсбрук; Б — W. Westheide, Оснабрюк.



Илл. 252. *Craspedacusta sowerbyi* (Hydrozoa, Limnohydrina). Жизненный цикл.
Пресноводный вид с чередованием поколений полипов и медуз. Из Bayer и Owre (1968).

http://jurassic.ru/

ную яйцеклетку, покрытую оболочкой (**оотекой**) (илл. 250); молодые яйцеклетки (ооциты), фагоцитируя друг друга, в конечном итоге сливаются в единственный ооцит. Развитие идёт внутри оотеки, откуда выходит маленький полип. Гидры имеют большое значение как лабораторные животные, прежде всего для экспериментов по изучению морфогенеза, физиологии оплодотворения и функциональной морфологии. — **Protohydra leuckarti* (Protohydridae), без щупалец, может размножаться бесполым поперечным делением. Морские интерстициальные животные, в солоноватых водоёмах и на литорали.

4.1.4. Halammohydrina

Сильно отклоняющиеся, вероятно прогенетические формы медуз, не имеющие полипоидного поколения и обитающие в порах между песчинками (илл. 251).

**Halammohydra octopodides* (Halammohydridae), размер без щупалец 0,3–0,4 мм, всё тело покрыто ресничками. Щупальца и манубриум, на котором образуются гонады, являются основной частью тела. Живут между песчинками. Берега Зильта, Гельголанда, Кильской бухты [Северное и Балтийское моря].

4.1.5. Limnohydrina

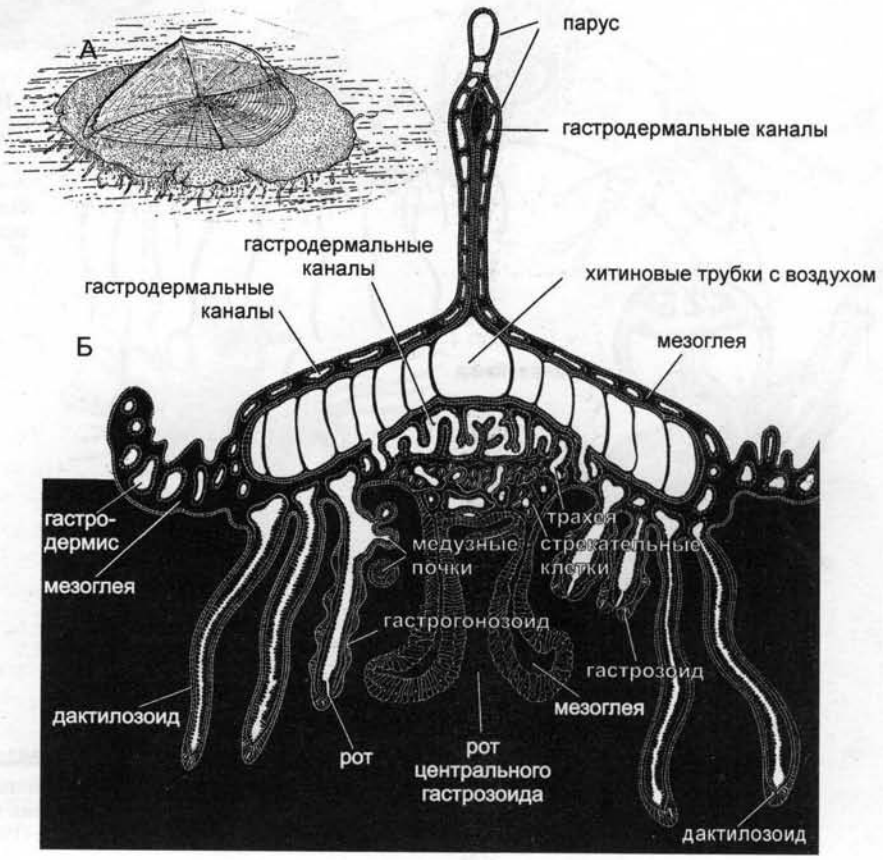
Метагенетические гидроиды, обитающие в пресных и солоноватых водах, а также в шельфовых областях морей. Полипы, если известны, мелкие, размножаются бесполым путём через образование фрустул.

**Craspedacusta sowerbyi*, пресноводная медуза (Trachynemidae), обитает в канавах, прудах, бассейнах в оранжереях, весной часто становится массовым видом. Распространена также в Центральной Европе, завезена из Южной Америки (илл. 252). Единственный пресноводный вид с чередованием поколений и свободноплавающими медузами. Медузы образуются путём латерального почкования на бесщупальцевых полипах (описанных как *Microhydra ryderi*) размером 0,5–2 мм.

4.1.6. Velellina, Парусники

Полиморфные метагенетические (со свободно плавающими медузами) пелагические колонии гидроидов; обычно дисковидные. На нижней стороне (оральный полюс, обращённый вниз в воду) один центральный гастрозоид, окружённый венцами из гастрогонозоидов и нематофоров. На верхней стороне (аборальный полюс) поплавок (пневматофор), содержащий многочисленные хитиновые трубки, расположенные концентрическими кольцами, наполненные воздухом; трубки сообщаются с атмосферой и между собой через поры и образуют трахееобразные отростки вблизи зооидов (возможно, для снабжения их кислородом). Колонии *Velella* не могут активно передвигаться или погружаться, а пассивно перемещаются по поверхности воды (плейстонные организмы); их тёмно-синяя окраска служит, по-видимому, маскировкой от птиц.

Porpita porpita (Porpitidae), диаметр диска до 5 см, в нём 100 воздушных колец; снизу многочисленные, организованные в девять кругов щупальцевые зооиды (нематофоры), которые регулярно изгибаются и прочесывают воду в поисках добычи. Индо-Пацифика, Атлантика, из-



Илл. 253. *Velella velella* (Hydrozoa, Hydroida), парусник.
А — плавающая колония на морской поверхности. Б — схематизированный разрез через колонию. Из подошвы полипа образуется поплавок, состоящий из хитиновых колец, заполненных воздухом; другие полипы находятся на нижней стороне поплавка. Медузы свободноплавающие. Из Bayer и Owre (1968).

http://jurassic.ru/

редка в Средиземном море. — *Velella velella* (Velellidae), диаметр до 8 см, имеют только один круг нематофоров и треугольный (вид сбоку) «парус», улавливающий ветер (илл. 253). Иногда встречается в Средиземном море, но более обычна в Атлантике, где иногда наблюдаются скопления до 160 км длиной. — Большие массы велелл часто сопровождают морские черепахи, альбатросы и пелагические улитки *Janthina* (илл. 423), для которых эти книдарии служат пищей.

4.2. Trachylida

Все относящиеся в настоящее время к Trachylida виды — это исключительно гидромедузы. Поколение полипов отсутствует, развитие проходит через стадию, подобную актинуле (илл. 254). Глазков нет; в образовании статоцистов участвуют не только эктодерма и мезоглея, но и энтодерма (возможно, эти органы чувств возникают как высокоспециализированные щупальца).

4.2.1. Trachymedusae

**Aglantha digitalis* (Rhopalonematidae), колокол напёрстковидный, высотой 4 см; ведущая форма в североатлантических водах, а также в Северном море. — *Aglaura hemistoma*, диаметр 4 мм (илл. 254).

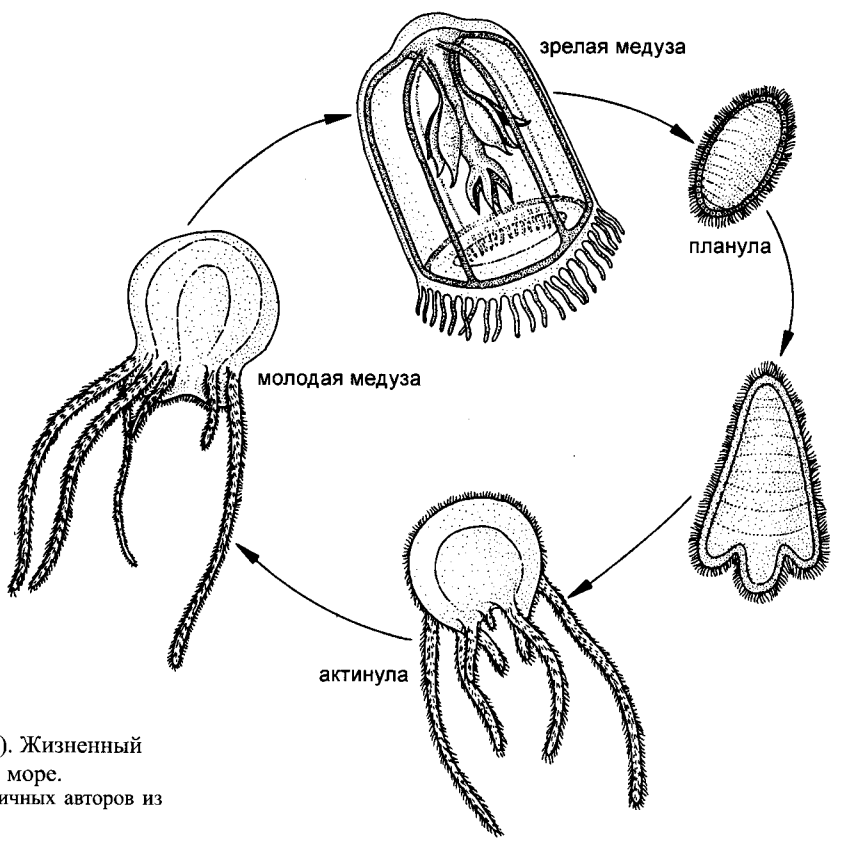
4.2.2. Narcomedusae

Cunina octonaria (Cuninidae); число карманов желудка соответствует числу щупалец (до 14); между двумя щупальцами одна краевая лопасть, на которой до четырёх краевых органов чувств. Из яиц развиваются актинулы, которые паразитируют на других гидромедузах, вводя свою ротовую трубку в тело хозяина. На их аборальной стороне вегетативно образуются медузы, и, в конце концов, они сами метаморфизируют в медуз. — *Polypodium hydriforme* — развитие до планулы и, соответственно, столона, протекает в ооцитах осетров (Chondrostei); после вымётывания икры развиваются свободные полипоидные стадии, которые размножаются половым путём*. Возможно, Myxozoa, обитающие внутри клеток, представляют собой книдарий, которые могли развиться из подобных форм.

4.3. Siphonophora

Пелагические колонии Hydrozoa без свободноплавающих медуз, но с наиболее сильно выраженным **полиморфизмом** среди всех книдарий (илл. 255, 256, 257). Полипоидные и медузоидные зооиды настолько высоко специализированы, что их можно рассматривать как «органы» надындивидуального объе-

* По распространённой ныне трактовке это не полипы, а сильно упрощённые медузы, ведущие донный образ жизни (*прим. ред.*).



Илл. 254. *Aglaura* sp. (Hydrozoa, Trachylida). Жизненный цикл вида, обитающего в открытом море.
Поколение полипов отсутствует. По данным различных авторов из Bayer и Owre (1968).

http://jurassic.ru/

динения. Колония также может приравниваться к вновь возникшему организму; её основной элемент — это неветвящийся ствол, гомологичный ценосарку колоний гидроидов; его полярность соответствует оси планулы. В направлении от аборального к оральному полюсу можно различить следующие «органы»: **пневматофор** (поплавок, иногда газовый пузырь с газовыми железами как результат дифференциации аборального полюса ствола); **нектофоры** (медузоидные плавательные колокола, студенистый материал которых увеличен для придания плавучести); **филлозоиды** (кроющие пластинки, защищающие зооидов, находящихся под ними); **дактилозоиды** (защитные полипы, превращённые в «органы пищеварения», со стрекательными нитями и иногда с «выделительными порами»); **гастрозоиды/автозоиды** (питающиеся полипы), у оснований которых находятся щупальца (арканчики), иногда имеющие боковые ответвления (**тентиллы**) со стрекательными капсулами; **гонозоиды** (половые полипы с почкующимися медузоидными гонофорами). Колония обычно обоеполая; мужские и женские гонофоры имеют своё специфическое расположение. При размножении сифонофоры выпускают яйца, оплодотворение происходит в окружающей воде, развитие идёт через стеррогаструлу к плануле, на которой быстро начинается почкование, специфичное для каждого таксона. Из-за разнообразия схем почкования у сифонофор особенно много личиночных форм (например, каликонула и др.).



Илл. 255. *Physalia physalis* (Siphonophora, Cystonectida), португальский кораблик.
Поплавок на поверхности воды — газовый пневматофор с парусирующим гребнем; колония дрейфует по поверхности океана под углом 40° к направлению ветра. Под пневматофором находятся многочисленные стебли с кормидиями. Щупальца со стрекательными капсулами достигают длины 50 м (!). По Totton (1960) из Werner (1984).

Возможно, сифонофоры состоят в более близком родстве с Margelopsidae из Athecata, которые также могут образовывать плавательные пузыри. В отличие от Physophorida и Calycophorida, Cystonectida, не имеющие плавательных колоколов и кроющих пластинок, рассматриваются как исходные формы.

4.3.1. Cystonectida

Сифонофоры без нектофоров и филлозоидов, но иногда с высокодифференцированным пневматофором, имеющим пору.

Physalia physalis, португальский кораблик (илл. 255) (Physaliidae) с особенно крупным пневматофором (длиной 30 см), возвышающимся над поверхностью воды и несущим продольный гребень в виде паруса. Щупальца до 50 м длиной. Стрекательный яд опасен для человека; известны случаи поражения купальщиков с летальным исходом, хотя не всегда ясна подлинная причина их смерти (опьянение, судороги, боли, паника или же сам стрекательный яд). При поимке добычи арканчики укорачиваются, спирально закручиваясь, и подводят пищу к питающимся полипам. Известны рыбы и рачки, живущие в тесной ассоциации с *Physalia* и кормящиеся на колонии, но иногда сами поедаемые сифонофорой. Вероятно, они заманивают свою жертву поблизости от ловчих щупалец.

4.3.2. Physophorida

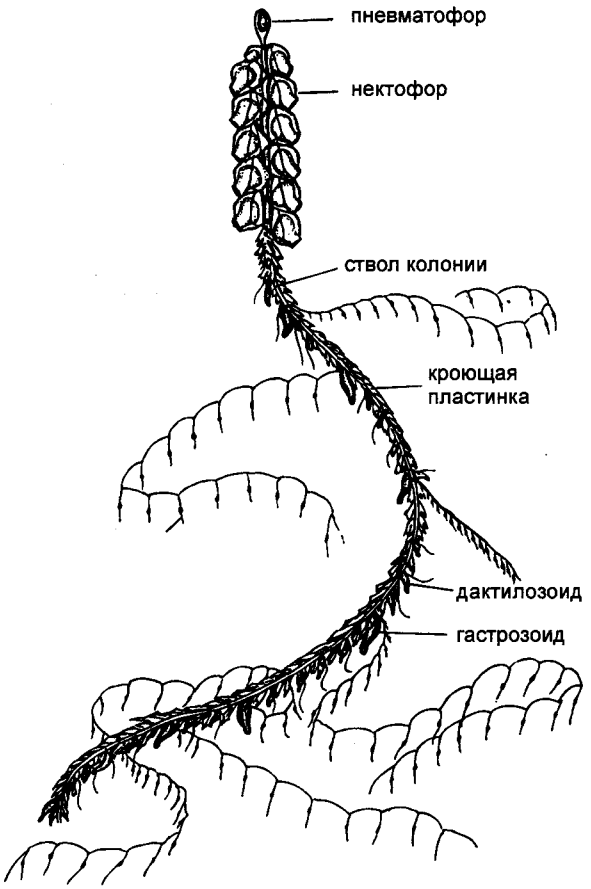
Сифонофоры с пневматофором, нектофоры отсутствуют только у глубоководных форм, женские гонофоры только с одной яйцеклеткой (илл. 256).

Physophora hydrostatica (Physophoridae), на вершине стволового полипа 6 см длиной имеется маленький пневматофор и два ряда плавательных колоколов по бокам. Гастро- и гонозоиды могут синхронно сокращаться и, взаимодействуя с дактилозоидами, выталкивать воду, помогая нектофорам при плавании. Атлантика, Средиземное море, изредка в Северном море. — *Nanomia cara* (Forskaliidae) (илл. 256).

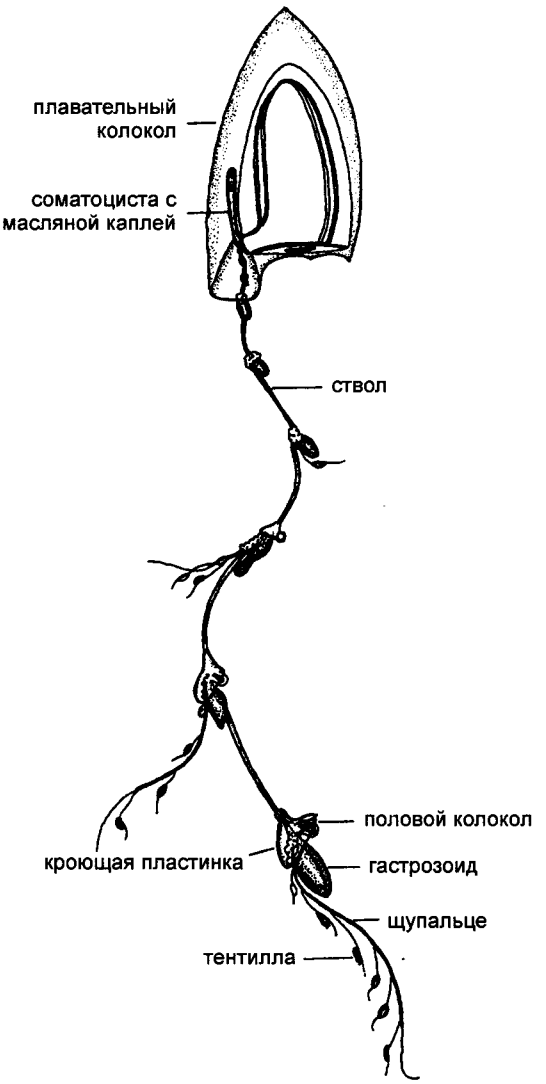
4.3.3. Calycophorida

Сифонофоры без пневматофора, но всегда с плавательными колоколами, в которых образуются гонады; под ними отпочковываются группы зооидов сходного состава (**кормидии**) (илл. 257).

http://jurassic.ru/



Илл. 256. *Nanomia cara* (Siphonophora, Physophorida). Парящая в воде колония с газовым пузырём (пневматофором) и плавательными колоколами (нектофорами). По Mackie (1964) из Werner (1984).



Илл. 257. *Muggiaea kochii* (Siphonophora, Calycophorida). Парящий в воде плавательный колокол со стволом, от которого ответвляются однородные кормидии. Из Werner (1984).

Личинка каликонула (calyconula), характерная для многих представителей этой группы, представляет собой позднюю планулу, на которой почкуются зооиды разных типов. Латерально закладываются медузоидные почки (первичные плавательные колокола без щупалец и манубриума), а под ними — ловчие щупальца. В основной части планулы образуется гастральная полость. За счёт продольного роста формируется ствол колонии. Первичный плавательный колокол замещается новым. Каждая боковая ветвь, латерально начинающаяся от ствола, производит по группе зооидов (кормидии, илл. 257), состав которых видоспецифичен; в результате на стволе находится несколько кормидиев. Самый старый на данный момент кормидий может отделяться, некоторое время плавать отдельно (эта стадия называется евдоксия) и дать начало новой колонии.

Sphaeronectes kollikeri (Sphaeronectidae), диаметр колокола 8 см, обитает в прибрежных водах Средиземного моря, иногда обычен. — *Chelophyes appendiculata* (Diphyidae), имеет два плавательных колокола (3 мм), скорость плавания одна из самых высоких среди сифонофор; Средиземное море (илл. 257). Из-за своей нежной консистенции многие Calycophorida очень чувствительны; часто при поимке они распадаются на куски или отбрасывают группы зооидов (автотомия). — *Muggiaea kochii* (Sphaeronectidae), жизненный цикл с прикреплённой стадией, состоящей из маленького фрагмента ствола с кормидием. У неё имеются дактилозоид и гастрозоид, а плавательный колокол образуется позже.

http://Jurassic.ru/

Ctenophora, Гребневики

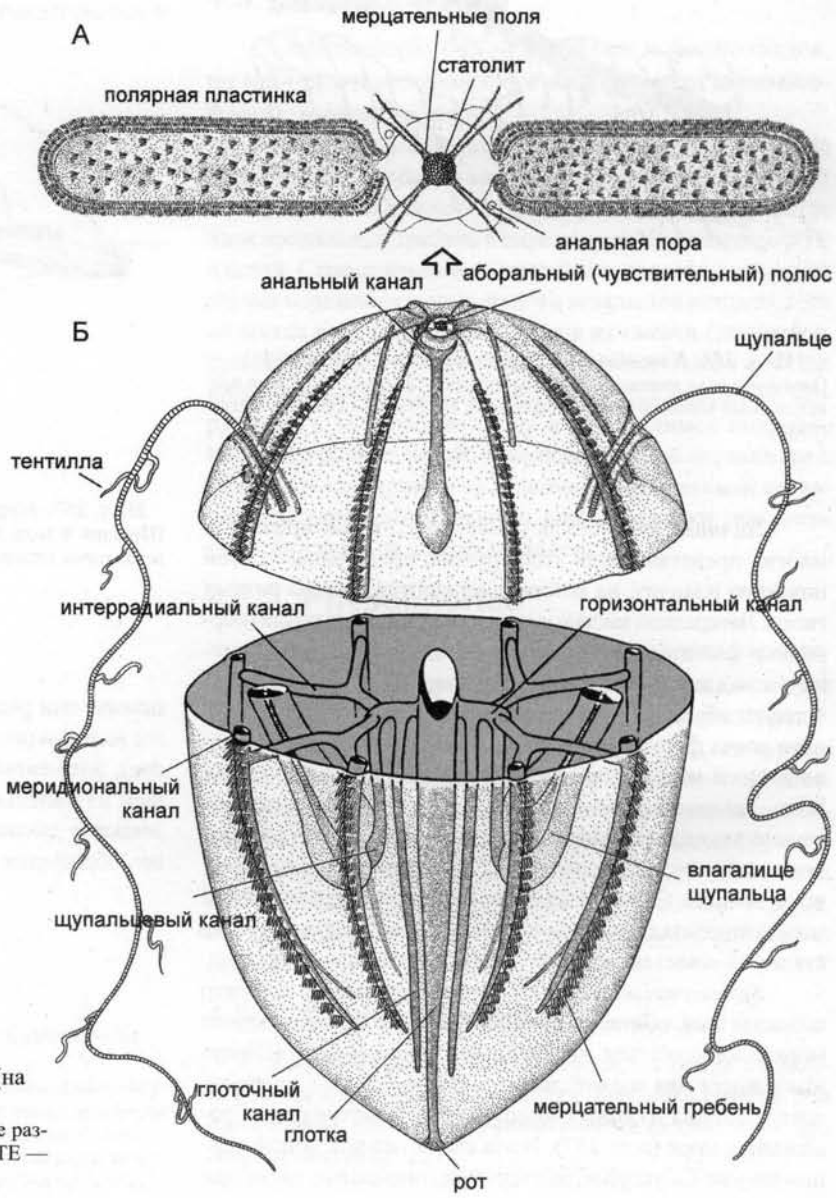
Ctenophora — небольшая (около 80 видов), исключительно морская группа. При едином и ясно различимом плане строения они демонстрируют, однако, замечательное разнообразие форм. Все гребневики — бесскелетные одиночные животные. Образуя массовые скопления в пелагиали, некоторые виды (например, *Pleurobrachia pileus* в Северном море) забивают рыбацкие сети и тем самым мешают прибрежному рыболовству.

Строение

План строения тела определяется осью, проходящей от орального (рот, вегетативный полюс эмбриона) к аборальному полюсу (статоцист, анимальный полюс эмбриона). Самые заметные структуры тела, число которых равно восьми, упорядочены вокруг этой оси (илл. 258). Вертикально через ось тела проходит две плоскости симметрии, каждая из которых разделяет две зеркальные половины (двулучевая симметрия). Одна плоскость проходит через пару щупалец («щупальцевая плоскость»), другая — через большой диаметр ротового отверстия, эллиптического или щелевидного в поперечном сечении («глоточная или сагиттальная плоскость») (илл. 259).

План организации рассмотрим на примере рода *Pleurobrachia* (илл. 258). Очень сходную с ним фазу постэмбрионального развития (цидиппоидную стадию, напоминающую представителей рода *Cydippe*) проходят и гребневики, сильно отклоняющиеся в своем внешнем и внутреннем строении. Локомоторный аппарат представляет собой восемь рядов («рёбер») гребных пластинок (мембранелл), расположен-

Wolfgang Schäfer, Зиндельфинген



Илл. 258. Схема организации Ctenophora (на примере *Pleurobrachia*).
А — аборальный полюс. Б — анатомия. Животное разрезано посередине. SE — глоточная плоскость; TE — щупальцевая плоскость. Из Bayer и Owre (1968).

http://jurassic.ru/

ных меридионально. Каждая такая пластинка состоит из многочисленных ресничек. Они расположены в одну линию и склеены друг с другом, образуя, таким образом, гребенчатую структуру. Животное двигается оральным полюсом вперёд, благодаря метахрональному биению ресничек. Ближе к аборальному полюсу ряды гребных пластинок соединяются по два в мерцательные шнуры (бороздки).

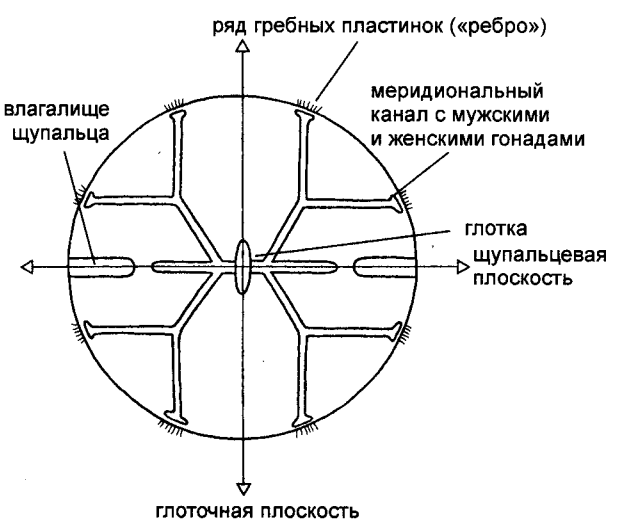
В **статоцисте** (аборальном органе) каждая мерцательная бороздка оканчивается приподнимающейся **дужкой** (циррусом). Минеральное тело (статолит) прочно связан с четырьмя дужками и пружинит на них. К элементам конструкции статоциста принадлежит и прозрачный колпачок, который также образован модифицированными ресничками. В сагиттальной плоскости к статоцисту примыкают полярные поля (иначе называемые полярными пластинками) — два пятна неизвестной функции, густо покрытых ресничками (илл. 258А).

Статоцист служит, прежде всего, для восприятия гравитации, причём животные стремятся к поддержанию равновесия при вертикальном направлении оси их тела. Если механическое воздействие (растяжение или давление) статолита на четыре дужки становится неравным, например, если гребневик выходит из равновесного положения, эта информация может передаваться к рядам гребных пластинок (вероятно, от клетки к клетке посредством электрической деполяризации). В этом случае биение гребных пластинок в некоторых рядах усиливается, в других — ослабевает, благодаря чему происходит мгновенная балансировка животного в предпочтительном положении.

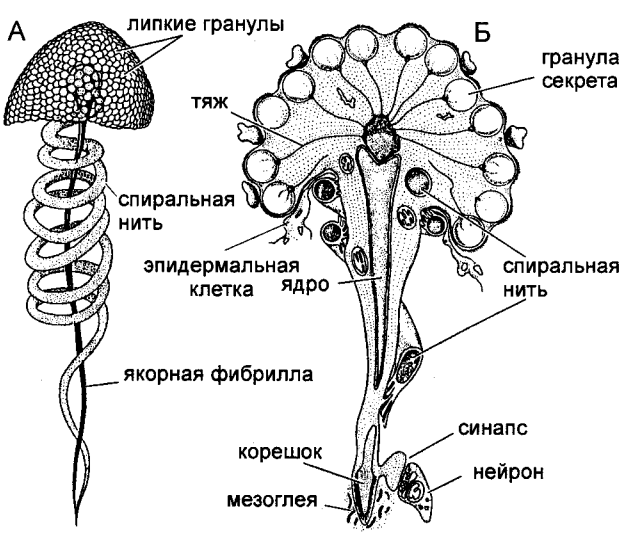
Кроме того, у гребневиков имеются хемо- и терморецепторы, которые рассеяны по всей поверхности тела и концентрируются вокруг ротового отверстия. **Нервная система** представляет собой диффузную сеть (плексус), лежащую под эпидермисом. Под каждым из 8 рядов гребных пластинок проходят по 2 тяжа, соединённых между собой поперечными мостиками. Нервные волокна контактируют синапсами с клетками гребных пластинок. Биения гребных пластинок моментально останавливаются при воздействии на гребневика сильного внешнего раздражения.

Для добывания пищи служат два крайне растяжимых и сократимых **щупальца**, которые могут полностью втягиваться в щупальцевые влагалища (илл. 258). Щупальца состоят из эпидермиса, мезоглеи, а также мускульных и нервных волокон. Щупальца вытягиваются при облове окружающего пространства, а их многочисленные боковые нити (**тентиллы**) образуют подобие парящей сети (илл. 263). Тентиллы снабжены клейкими клетками (**коллобластами**), которые содержат липкий секрет, однако лишены убивающего яда. Коллобласт (илл. 260) представляет собой видоизменённую эпидермальную клетку.

Коллобласт состоит из: (1) головки, имеющей более или менее полусферическую форму, с липкими гранулами у поверхности; внутри головки находятся другие гранулы, которые соединены радиальными тяжами с центральным «звездчатым телом»; (2) стержневидной якорной фибриллы, верхняя часть которой вмещает продолговатое клеточное ядро, а базальная часть заякорена в мезоглее тентиллы; (3) спиральной нити, которая выходит из головки у основания якорной фибриллы и спирально обвивает её до кончика. Добыча удерживается благодаря липким зёрнышкам; её попытки освободиться ведут к отделению головки коллобласта из ткани тентиллы. При этом якорная фибрилла растягивается, а спиральная нить расправляется на несколько витков. Когда жертва устанет — а между тем её конечности и другие наружные структуры тела слипаются — спиральная нить снова сокращается. Добыча подносится щупальцем ко рту и заглатывается.



Илл. 259. Отношения симметрии у гребневиков. Вид с оральной стороны. По Brusca и Brusca (1990) с изменениями.



Илл. 260. Ctenophora. Коллобласты. А — общий вид. Б — продольный разрез по ультраструктурным данным. По данным разных авторов из Brusca и Brusca (1990).

http://jurassic.ru/

У гребневиков нет своих собственных стрекательных клеток. *Haeckelia rubra* имеет просто устроенные щупальца без тентилл и коллобластов. Она пожирает медуз Hydrozoa и встраивает их книды в свои щупальца («клептокниды», ср. Nudibranchia, Plathelminthes), где они располагаются в два ряда, остаются дееспособными и используются для добывания пищи.

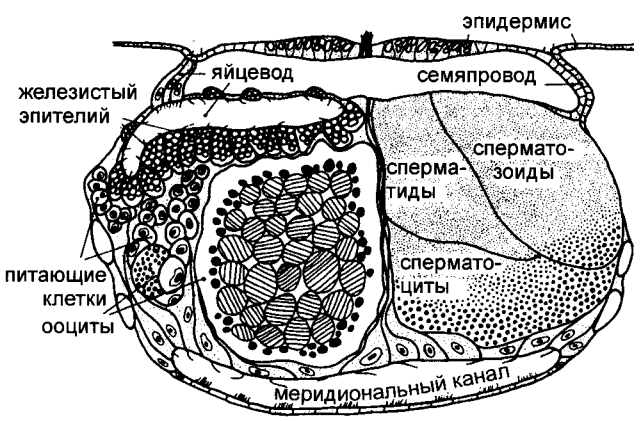
Ротовое отверстие, вытянутое в сагиттальной («глоточной») плоскости, через эктодермальную глотку ведёт в **гастроваскулярную систему**, выстланную мерцательным эпителием (илл. 258, 259). Она состоит из меридиональных («рёберных»), щупальцевых и глоточных каналов, которые связаны друг с другом через центральный желудок. От желудка отходит канал, ведущий к апикальному полюсу, где он разветвляется в четыре трубочки, две из которых выходят наружу и служат для выведения непереваренных остатков пищи. Между гастроваскулярной системой и мезоглеей находятся «розеточные клетки», несущие реснички и сквозные отверстия в середине; вероятно, они служат для **экскреции** и для обмена жидкостью между обеими системами.

Мезоглея обычно прозрачная, это, прежде всего опорный аппарат между внутренними системами и поверхностью тела. Её основное вещество (матрикс) до 99% состоит из воды и тончайших волокнистых филаментов. Мезоглея также содержит соединительнотканные волокна (коллаген), отдельные свободные клетки и гладкие синцитиальные мускульные клетки.

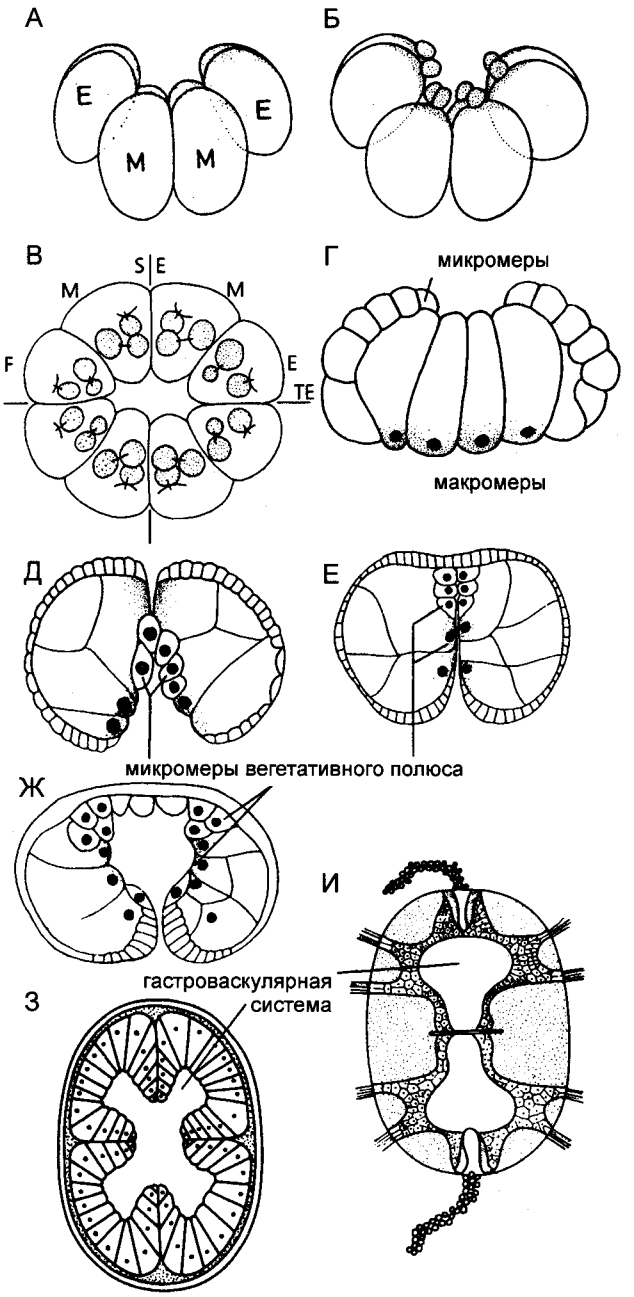
Размножение и развитие

Как правило, гребневики **гермафродиты**; у них возможно самооплодотворение. Половые клетки энтодермального происхождения; они образуются в стенках восьми меридиональных каналов гастроваскулярной системы. В большинстве случаев каждый канал содержит мужские и женские гаметы, отделённые друг от друга (илл. 261). На повёрнутых друг к другу сторонах двух соседних каналов находятся гонады одинакового пола. В женских гонадах иногда встречается комплекс из питающих клеток и ооцитов.

Некоторые гребневики демонстрируют феномен **диссогонии,** состоящий в том, что в ходе своей индивидуальной жизни особь дважды становится половозрелой: первый раз — в ювенильной фазе (например, на цидиппоидной стадии), и второй раз во



Илл. 261. Ctenophora. Мужские и женские гонады в меридиональном канале.
Из Siewing (1985).



Илл. 262. Ctenophora. Двулучевое дробление.
А–В — неравномерное дробление, вид сбоку (А–Б) и с анимального полюса (В). Г — стерробластула. Д–Ж — гаструляция путём эпиболии; вид сбоку. З–И — образование гастроваскулярной системы. SE — глоточная плоскость; TE — щупальцевая плоскость. По Мечникову и другим авторам, из Siewing (1985).

http://jurassic.ru/

взрослой фазе, когда развиваются вдвое более крупные ооциты.

Из гастроваскулярной системы половые продукты попадают наружу обычно через разрыв гастродермиса; выводные протоки закладываются редко (у бентосных форм, например, у *Coeloplana*). Чаще наружу выпускаются яйца, реже наблюдается рождение личинок и забота о потомстве (например, у *Tjalfiella* яйца развиваются в выводковых сумках).

Вегетативное размножение также представляет собой исключение; оно имеет место у донных ползающих форм (*Ctenoplana*, *Coeloplana*). Базальные части тела отделяются и регенерируют в самостоятельных животных. Участки тела со статоцистами регенерируют быстрее, чем не имеющие этих органов.

В зиготах желток сосредоточен, главным образом, в центре (эндоплазма); по периферии находится цитоплазма с меньшим количеством желтка, а также ядро (эктоплазма). Три первых полных дробления приводят к восьмиклеточной стадии, у которой уже устанавливаются щупальцевая и глоточная плоскости (илл. 262А). Такое сильно детерминированное **двулучевое дробление** уникально для животного мира. Дальнейшее развитие идёт через стерробластулу (илл. 262Г) к эпиболической гаструле (илл. 262Д–Ж). Затем на вегетативном полюсе гаструлы ещё раз отделяются микромеры. Через первичную кишку они попадают в бластоцель и дают начало соединительнотканным и мышечным клеткам в мезоглее. Из постепенно расширяющейся первичной кишки развивается гастроваскулярная система. На ранних стадиях развития гребневики некоторое время имеют четыре гастральных кармана. Типичная личинка с метаморфозом отсутствует. Цидиппоидную фазу следует рассматривать скорее как ювенильную стадию (илл. 264); через неё проходят и гребневики с сильно изменёнными типами организации (Platyctenida).

Систематика

Ctenophora и медузы Cnidaria находятся примерно на одном уровне организации: Eumetazoa без мезодермы, цефализации нет, гастроваскулярная система без настоящего анального отверстия, органы чувств имеются (например, статоцисты, сильно различающиеся по строению), студенистая мезоглея, заполняющая основной объём тела, тип жизненной формы — «хищник со щупальцами». Нами уже обсуждались «за» и «против» объединения Ctenophora и Cnidaria в супертаксон «Coelenterata». Сейчас возобновились дискуссии о Ctenophora и Bilateria как о сестринских группах. В пользу этого говорит наличие только одного крупного акросомного пузырька и субакросомной структуры (перфораториума) у сперматозоидов гребневиков, в то время как кончики спермиев Cnidaria содержат многочисленные маленькие пузырьки. Правда, тому факту, что у гребневиков нет эпителиально-мышечных клеток, а их мускулы в мезоглее образованы миоэпителиальными или синцитиальными волокнистыми чисто мышечными клетками, не следует придавать слишком большое значение как свидетельству тесного родства с Bilateria: погружение эпителиально-мышечных клеток имеет место уже у Cubozoa и Scyphozoa (илл. 192). Представление о гребневиках, ползающих по субстрату (например, *Coeloplana* (илл. 265Г)), как о промежуточном звене между двуслойными Eumetazoa и исходными Bilateria, прежде всего Plathelminthes («теория *Coeloplana*»), имеет лишь исторический интерес. Сходство внешнего облика *Coeloplana* и Plathelminthes объясняется приспособлением некоторых гребневиков к бентосному образу жизни, явно вторичному для них. Что касается оснований для систематического деления Ctenophora, то обсуждается значение двух главных конструктивных элементов: (1) отсутствие или наличие щупалец и (2) вытянутость животного в глоточной или щупальцевой плоскости. В приводимой ниже системе сделана попытка совместить оба эти комплекса признаков. Отсутствие щупалец рассматривается здесь как вторичное состояние; другие филогенетические гипотезы постулируют происхождение Ctenophora от бещупальцевого хищного предка.

1. Tentaculifera

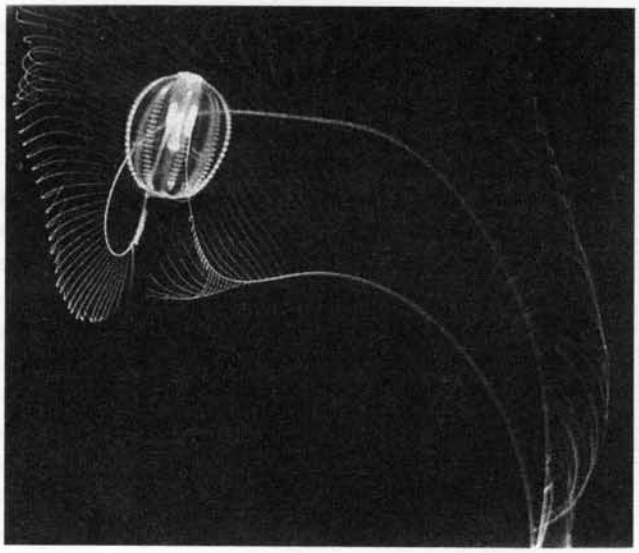
Гребневики с двумя щупальцами и сравнительно узкой глоткой. В поперечном сечении они более или менее округлые или же сильно вытянутые в глоточной (*Cestus*) либо в щупальцевой плоскости (бентосные таксоны Platyctenida и Tjalfiellida).

1.1. Cydippida

Пелагические Tentaculifera, более или менее округлые в поперечном сечении, передвигаются с помощью гребных пластинок и в наибольшей мере соответствуют плану строения Ctenophora (илл. 258).

**Pleurobrachia pileus* (Pleurobrachiidae), 3 см в высоту и 1 см в диаметре, с сетевидно развернутыми щупальцами (более 70 см длиной); имеет место биолюминисценция, особенно вдоль меридиональных каналов; космополитический вид, весной и летом образует массовые скопления в юго-восточной части Северного моря (илл. 263). — *Haeckelia rubra* (Euchloridae), высотой до 10 см, эпителий тела зеленоватый, щупальцевые влагалища красно-оранжевые (отсюда видовое название), щупальца без тентилл и

http://jurassic.ru/



Илл. 263. *Pleurobrachia pileus* (Ctenophora) с расправленной щупальцевой сетью.
Рот наверху. Оригинал W. Greve, Гамбург.

коллобластов, но с клептокнидами; Средиземное море, восточное побережье Японии.

1.2. Thalassocalycida

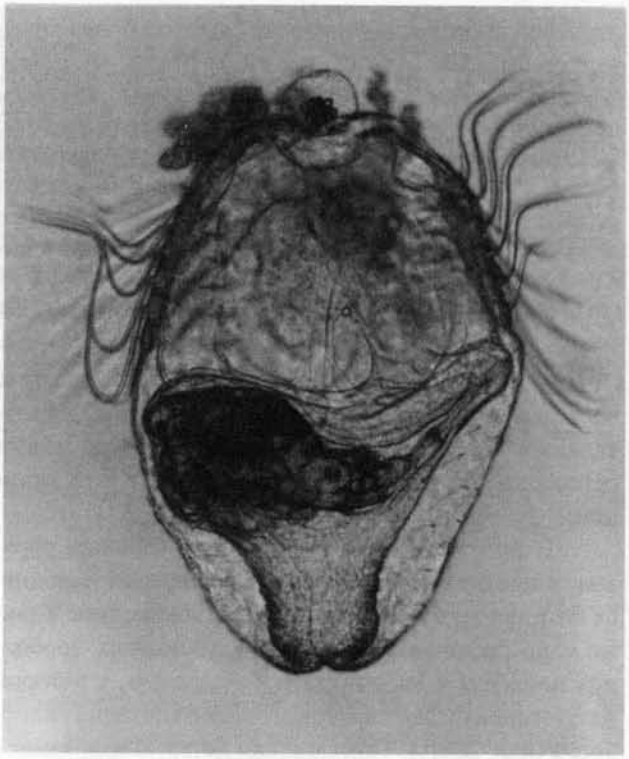
Пелагические Tentaculifera, имеющие медузный облик, но плавающие открытой частью «зонтика» вперёд, без щупальцевых влагалищ, имеют ротовой конус, напоминающий манубриум гидромедуз.

Единственный вид: *Thalassocalyce inconstans* (Thalassocalycidae), открыт в 1978 г. в Саргассовом море, до 15 см в диаметре; вероятно, обитает, главным образом, на больших глубинах.

1.3. Lobata

Пелагические Tentaculifera с безмускульными ротовыми лопастями, которые ориентированы параллельно глоточной плоскости. По углам рта находятся лопастные подвижные придатки (аурикулы), помогающие при приёме пищи. Щупальца хорошо развиты только у молодых особей; у взрослых они укорочены, иногда лишены главного ствола или полностью отсутствуют.

**Bolinopsis infundibulum*, 15 см (илл. 265Б); могут двигаться не только благодаря гребным пластинкам, но и выталкивая воду ударами ротовых лопастей; питаются планктоном; взрослые особи с короткими щупальцами, их рот почти не способен расширяться; статоцисты глубоко погружены; имеет место диссогония (первый период размножения у животных размером от 1 мм). Северное море, западная часть Балтийского моря.



Илл. 264. Цидиппоидная стадия *Pleurobrachia pileus* с копеподой в центральном желудке.
Оригинал W. Westheide, Оснабрюк.

1.4. Cestida

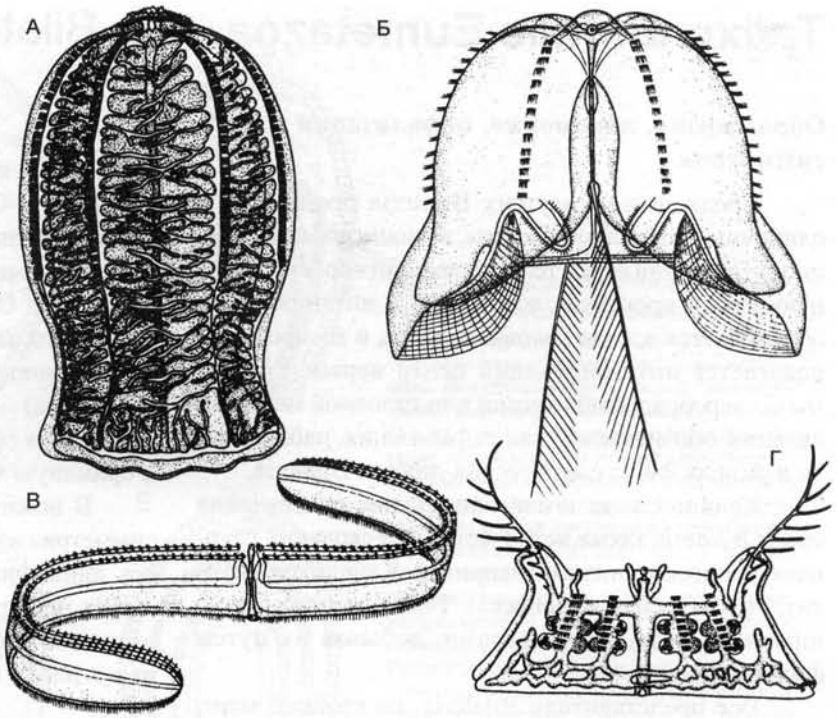
Лентовидные пелагические Tentaculifera, очень сильно вытянутые в глоточной плоскости. «Рот» растянут на всю длину ленты, поэтому четыре ряда гребных пластинок крайне длинные, а четыре другие очень короткие; им соответствует длина каналов гастроваскулярной системы.

Cestus veneris, пояс Венеры (Cestidae) (илл. 265В), в спокойном состоянии малоподвижен, подобно отвесно висящей ленте, пребывает в открытой воде, влагалища щупалец по обеим сторонам вытянуты в длинные бороздки, после каждого сокращения тентиллы выступают из этих бороздок как более или менее длинные ловчие нити; локомоция путём змеевидных движений; псевдометамерно расположенные гонады; имеет место биолюминесценция; до 1,5 м длиной; тропический и субтропический вид, иногда встречается в Средиземном море.

1.5. Platyctenida

Бентосные Tentaculifera, обращённые к субстрату ротовой стороной и слегка вытянутые в щупальцевой плоскости (овальные при виде сверху); на верхней стороне имеются папиллы, в которые протягиваются отростки гастроваскулярной системы. Меридиональные каналы сильно анастомозируют и образуют систему, пронизывающее тело. Platyctenida за-

http://jurassic.ru/



Илл. 265. Ctenophora. Общий вид. А — *Beroe* sp; Б — *Bolinopsis* sp., молодая особь. В — *Cestus veneris*. Г — *Coeloplana* sp. По данным разным авторам.

ботятся о потомстве, прикрывая подошвой яйца в слизистых оболочках и защищая их.

Ctenoplana kowalevskii (Ctenoplanidae), может медленно плавать благодаря ундулирующим движениям краёв тела, до 8 мм длиной; обитатель морского шельфа, Новая Гвинея. — Виды *Coeloplana* часто живут на кораллах и препятствуют разрастанию полипов (илл. 265Д). *Coeloplana bocki* (Coeloplanidae) размером 6 см встречается у восточного берега Японии (о теории целопланы см. выше).

1.6. Tjalfiellida

Эти гребневики бентосные, но не ползающие (в отличие от Platyctenida), а сидячие. Тело вытянуто в щупальцевой плоскости, а оральная сторона преобразована в прикрепительный диск. Верхняя сторона с двумя вторично появившимися отверстиями на двух выступах, торчащих вверх наподобие дымовых труб, которые связаны со ртом и из которых выступают щупальца.

Tjalfiella tristoma (Tjalfiellidae), глубоководная форма (500 м) с заботой о потомстве (яйца развиваются в выводковых сумках); размер 7 мм; живёт на *Umbellula* (Pennatularia), северные моря (Западная Гренландия).

2. Atentaculata (Beroida)

Небольшая группа бесщупальцевых Ctenophora, ведущих только пелагический образ жизни. Очень растяжимая глотка ведет в сложную, сильно разветвлённую гастроваскулярную систему с множеством слепо замкнутых каналов. Щупальца и коллобласты отсутствуют; глотка занимает большую часть объема тела и несёт «крючковидные щетинки» (вероятно, для удерживания добычи). Растяжимое мышечное тело напоминает мешок, который при плавании ртом вперёд заглатывает жертву, достигающую (а иногда — превосходящую) его по размерам. Питается преимущественно макропланктоном, особенно студенистыми организмами (сальпами, гидромедузами, щупальцевыми гребневиками).

Виды *Beroe* (морские огурцы) распространены всесветно (илл. 265А). — **Beroe cucumis* (Beroidae), 16 см длиной, космополитический вид. — **Beroe gracilis* (Beroidea), 3,5 см, эндемик юго-восточной части Северного моря. Примечательны отношения хищник–жертва с другими гребневиками: *B. gracilis* охотится на *Pleurobrachia pileus*, в то время как пищей для *B. cucumis* служит *Bolinopsis infundibulum*.

http://jurassic.ru/

Трёхслойные Eumetazoa, или Bilateria

Образ жизни, локомоция, цефализация и симметрия

Среди ныне живущих Bilateria преобладают одиночные подвижные формы, активно добывающие пищу. Передний отдел тела, играющий особенно важную роль в процессах локомоции и питания, часто обособляется в виде головной части, в которой располагается интегрирующий центр нервной системы — церебральный ганглий или головной мозг. Это явление, обозначаемое как цефализация, наблюдается в разных филогенетических линиях Bilateria.

Колониальная и/или клональная организация среди Bilateria также встречается в нескольких группах сидячих организмов (например, Kamptozoa, Bryozoa, Pterobranchia, Ascidiacea). Такие формы обычно питаются мелкими частицами, добывая их путём фильтрации.

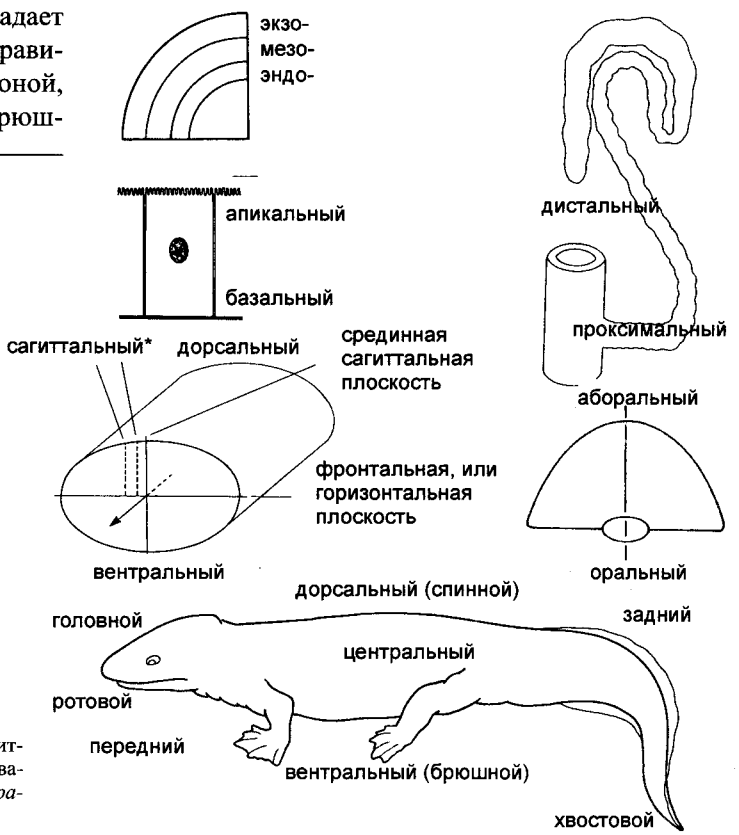
Все представители Bilateria, по крайней мере, на личиночной стадии, обладают двусторонней (билатеральной) симметрией. Это означает, что правая и левая половины тела (и только они!) зеркально соответствуют друг другу (илл. 266). Единственная плоскость симметрии (срединная, или сагиттальная плоскость) проходит сверху вниз через передний и задний концы тела. Направление движения животного в большинстве случаев (за исключением, например, ресничных личинок и сидячих форм) совпадает с этой плоскостью. При локомоции тело, как правило, обращено к субстрату определённой стороной, которую обозначают как вентральную, или брюшную, она часто несёт специализированные локомоторные структуры (конечности, ползательную подошву и т.п.). Сторону тела, противоположную вентральной, называют дорсальной, или спинной. Таким образом, имеются три взаимно перпендикулярные плоскости. Сагиттальная плоскость разделяет тело животного на правую и левую части, трансверсальная или поперечная плоскость (плоскость поперечного среза) — на переднюю и заднюю части, а горизонтальная (фронтальная) плоскость — на спинную и брюшную части.

В некоторых группах исходная билатеральная симметрия взрослых животных нарушена. Например, ось движения каракатиц морфологически соответствует не передне–задней, а дорсовентральной оси; взрослые особи иглокожих вторично приобретают радиальную симметрию.

Первичноротые и вторичноротые формы

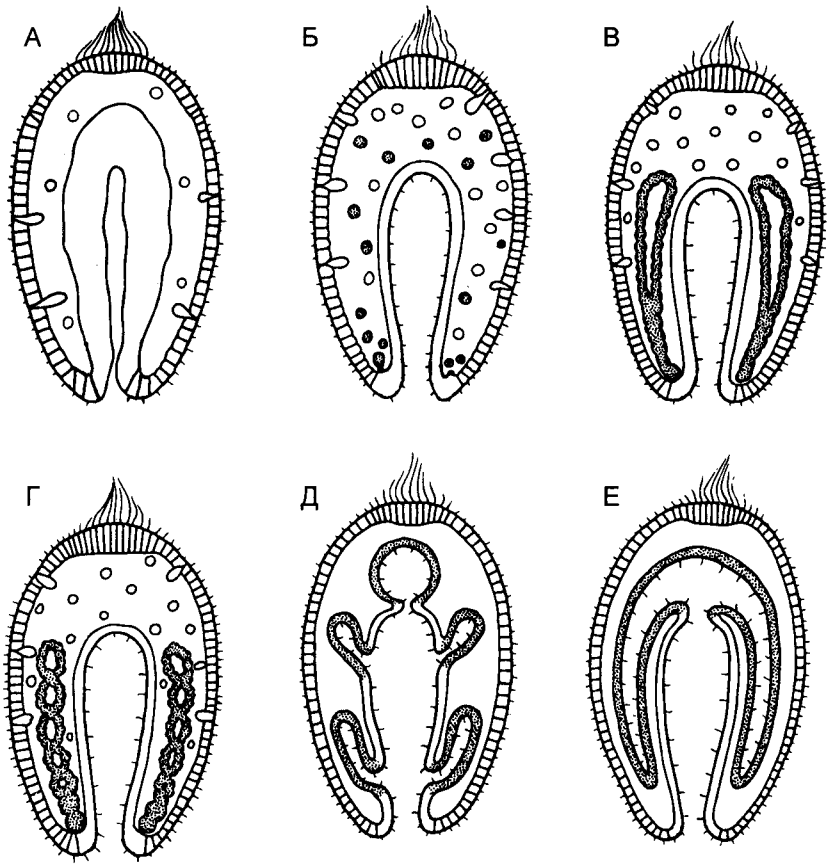
Интересно, что в развитии Bilateria ротовое отверстие возникает различными способами. Уже в начале XX века было обнаружено (Grobben, 1908), что бластопор (первичный рот) гаструлы в одних случаях превращается в дефинитивный рот (прото-

Reinhard Rieger, Инсбрук



Илл. 266. Термины, используемые при описании ориентации и взаимного расположения структур билатерально-симметричного животного.
[*В русскоязычной литературе *медианную*, или *срединную* сагиттальную плоскость (плоскость симметрии тела) обычно называют просто сагиттальной, а параллельные ей плоскости — *пара*-сагиттальными. — *прим. перев.*]

http://jurassic.ru/



Илл. 267. Различные способы образования третьего зародышевого листка (энтомезодермы) на стадии гаструлы. Эктодермальные клетки обозначены клеточками, энтодермальные — белые, энтомезодермальные выделены точками. А — исходная двуслойная стадия: показано формирование эктомезенхимы за счёт мультиполярной иммиграции эктодермальных клеток в первичную полость тела. Б–Е — становление трёхслойной организации при участии эктомезенхимы (Б–Г, например, у Spiralia) или без него (Д и Е: Deuterostomia). Б — униполярная иммиграция энтомезодермальных клеток, которую некоторые авторы считают первичным способом закладки мезодермы у Plathelminthes, Nemertini и Mollusca. В и Г — образование парных энтомезодермальных тяжей и вторичной полости тела (целóма) путем расхождения клеток (схизоцелии) у Echiura и Sipuncula (В) и у Annelida (Г). Д и Е — образование энтомезодермы из «карманов» первичной кишки (энтероцелия) у некоторых Hemichordata (Д) и у некоторых Hemichordata и Echinodermata (Е). По Salvini-Plawen и Splechtna (1979), с изменениями.

стомия), а в других случаях в анальное отверстие (дейтеростомия). Соответственно этому признаку все Bilateria были разделены на **Protostomia** и **Deuterostomia**.

В действительности процессы образования рта и анального отверстия гораздо сложнее и разнообразнее, чем обычно описывается в учебниках. В частности, у некоторых представителей Protostomia как ротовое, так и анальное отверстия могут возникать из щелевидного первичного рта, боковые края которого смыкаются по медиальной линии (илл. 1039В,Г). Это наблюдается, например, у *Polygordius* (Annelida). У *Turbanella* (Gastrotricha) щелевидный бластопор замыкается сзади наперед, вследствие чего ротовое отверстие оказывается спереди. Похожие процессы известны у форонид, некоторых полихет и немертин. У других форм округлый первичный рот перемещается вперед и превращается там в дефинитивное ротовое отверстие, в то время как анальное отверстие прорывается заново приблизительно в том месте, где исходно располагался бластопор.

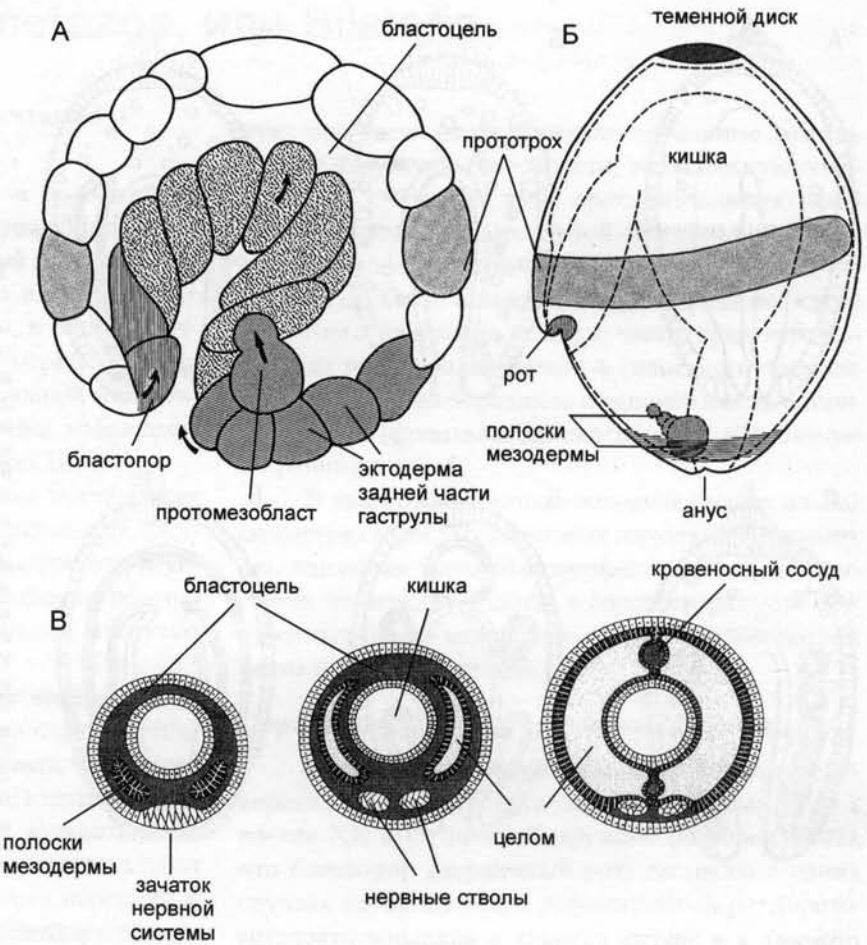
Напротив, у Deuterostomia образование рта и анального отверстия более упорядочено. Первичный рот, расположенный в задней части вентральной поверхности гаструлы, превращается в анус, а дефинитивный рот чаще всего прорывается в передней части вентральной поверхности эмбриона. У Protostomia и у Deuterostomia в ходе развития бластопор может вообще замыкаться на некоторое время, а затем на его месте прорывается ротовое или анальное отверстие. «Вторичноротость» наблюдается также в некоторых группах, которые таксономически относятся к Protostomia (например, Penaeidae среди десятиногих раков; брюхоногие моллюски рода *Viviparus*). Монофилетический характер Deuterostomia подтверждается целым рядом признаков.

Группы, традиционно относимые к Protostomia, можно подразделить на три крупные таксономические группировки (илл. 116): (1) **Spiralia**, для которых характерно спиральное дробление и закладка мезодермы в виде клеточных тяжей, (2) **Tentaculata**, имеющие целомический щупальцевый аппарат — лофофор, (3) **Nemathelminthes** — гетерогенная группа, объединяющая в основном мелких червеобразных Bilateria ацеломического или псевдоцеломического строения. Родственные связи Nemathelminthes и Spiralia пока остаются неясными.

Трёхслойная организация

Все Bilateria — трёхслойные животные. В ходе гаструляции у них образуется третий зародышевый листок (мезодерма, «истинная» мезодерма, или энтомезодерма), который располагается между двумя первичными зародышевыми листками — эктодермой

http://Jurassic.ru/



Илл. 268. Закладка мезодермы и образование целóма у червеобразных представителей Annelida.
А — продольный срез гаструлы *Eupomatus* (Serpulidae) с развитым мезентобластом. Б — схема строения трохофоры *Podarke* (Hesionidae). В — схематичные поперечные срезы молодого червя, на которых показано схизоцельное образование вторичной полости тела (светлый пунктир) и вытеснение первичной полости тела (тёмный пунктир). Производными первичной полости тела у взрослого животного являются жидкая составляющая соединительной ткани, кровеносная система и базальные пластинки эпителиев. А и Б — по Anderson (1973) из Siewing (1985); В — по Grüner et al. (1980).

и энтодермой (илл. 267). Обычно этот третий зародышевый листок является производным энтодермы. Мезодерма занимает место полости бластоцеля, которая при этом сильно уменьшается или даже полностью исчезает (илл. 268). Мезодерма замещает, по крайней мере, частично, эктомезенхиму, которая образуется путём вселения эктодермальных клеток внутрь зародыша. Эктомезенхима имеется уже у Coelenterata, однако сейчас считают, что она не гомологична эктомезенхиме Bilateria.

Мускулатура, соединительная ткань и эпителиальная выстилка вторичной полости тела у Bilateria формируются либо только из мезодермы, либо из мезодермы и эктомезенхимы. Органы выделения и гонады также развиваются в тесной связи с мезодермой.

У Spiralia мезодерма образуется из двух протомезодермальных клеток, которые, в свою очередь, развиваются из мезобластов (бластомеров 4d) (илл. 268А,Б). У других форм мезодерма может формироваться путём иммиграции клеток одновременно с образованием первичной кишки или за счёт выпячивания её стенок. У Spiralia значительная часть тканей, расположенных между эпидермисом и стенкой кишки, образуется из эктомезенхимы. В частности, эктомезенхимную природу, скорее всего, имеют глоточная мускулатура Polyclada и кольцевая мускулатура Sipuncula. Для Spiralia очень характерно формирование эктомезенхимы из 2-го и 3-го квартетов микромеров; из неё формируются прежде всего ларвальные миоциты. Согласно новым данным, часть мышечных клеток нематод также развивается из эктомезенхимы.

В свете этих данных, а также потому, что во многих случаях не удаётся чётко различить структуры эктомезенхимного и энтомезодермального происхождения, многие исследователи предлагают вернуться к чисто топографическому определению мезодермы, то есть рассматривать все клетки и ткани, расположенные между эпидермисом и гастродермисом, как мезодермальные. Такой подход был предложен эмбриологами (Korschelt, Heider) ещё в начале XIX века. Сейчас уже ясно, что прежние представления о строгом соответствии каждой ткани Bilateria тому или иному зародышевому листку ошибочны. В то же время чисто топографическое определение мезодермы также нельзя считать удовлетворительным, поскольку при его использовании трудно ана-

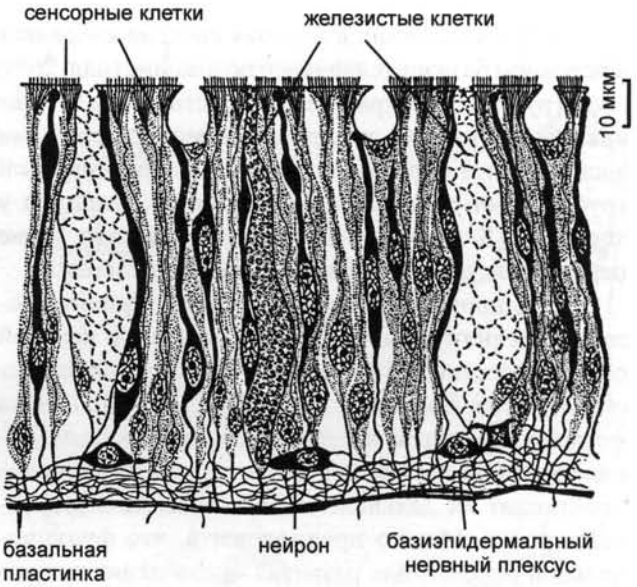
http://jurassic.ru/

лизировать филогенетически значимые различия в характере закладки мезодермальных тканей у отдельных таксонов Bilateria.

Энтомезодерма может формироваться разными способами. Эмбриональные мезодермальные клетки могут располагаться поодиночке или группами по периферии первичной полости тела (псевдоцеломическая организация) или полностью вытеснять её (ацеломическая организация, см. илл. 267Б). У целомических животных, имеющих ресничную личинку, встречаются два основных способа развития мезодермы. (1) Эмбриональные клетки мезодермального зачатка дают начало парным клеточным тяжам, расположенным по бокам от первичной кишки, — так наз. мезодермальным полоскам (илл. 267В,Г, 268В). Вторичная полость тела (см. ниже) возникает путём расслоения этих полосок. Такой вариант развития, обозначаемый как **схизоцелия**, особенно характерен для моллюсков и членистоногих (илл. 267Г, 268В). У моллюсков мезодермальные полоски быстро превращаются в мезенхиматозную ткань. (2) Мезодерма образуется путём выпячивания «карманов» первичной кишки (**энтероцелия**). При этом образуются эпителиальные мешки, полость которых и представляет собой вторичную полость тела. Такой способ часто встречается у вторичноротых (илл. 267Д,Е, 1060, 1096). Существуют разнообразные модификации и комбинации этих двух способов, особенно у организмов с прямым развитием (в том числе у позвоночных). Однако даже для форм, имеющих ресничную личинку, многие детали развития мезодермы остаются неясными.

Исходные варианты строения нервной системы

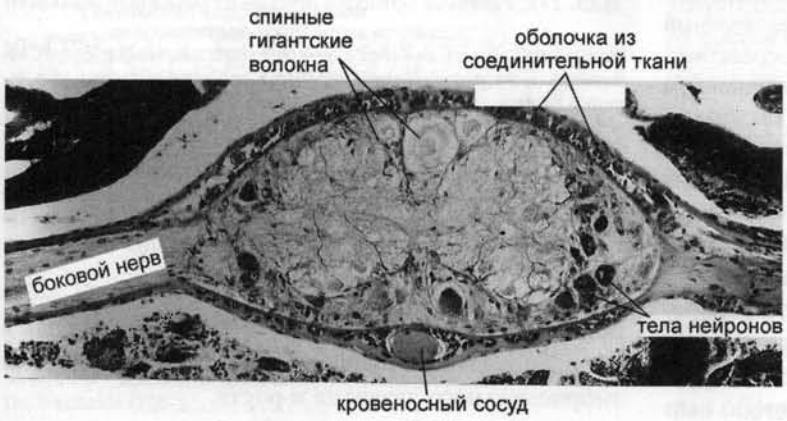
Как было сказано ранее, для эволюции Bilateria очень характерно обособление центральной нервной системы и развитие головного мозга. Мозг возникает в результате концентрации нервных клеток на переднем конце тела. Одновременно с этим исходно равномерная периферическая сеть нейронов (нервный плексус) преобразуется в систему продольных нервных стволов, соединённых поперечными тяжами. Вне Bilateria подобная концентрация нервных элементов известна только у отдельных представителей Metazoa.



Илл. 269. Базиэпителиальная нервная система *Saccoglossus* (Hemichordata).
По Bullock и Horridge (1965).

В исходном для Bilateria варианте вся нервная система, включая головной мозг, располагается базиэпителиально. Периферическая нервная система, по-видимому, развивается из нескольких нервных сетей (сенсорной и моторной, бази- и субэпителиальной). Уже у примитивных форм в пределах Bilateria может возникать частичное пространственное разделение тел нейронов и плотных сплетений отростков. Такие базиэпителиальные нервные системы со слабо выраженным мозгом и нерегулярным периферическим плексусом встречаются у различных личинок, а также у некоторых взрослых бескишечных турбеллярий, Tentaculata, Pterobranchia и *Xenoturbella bocki* (Enteropneusta, илл. 1069).

В дальнейшей эволюции нервной системы можно различить два основных направления:



Илл. 270. Поперечный срез погружённого вентрального нервного ствола *Lumbricus* (Annelida) с боковыми нервами.
Исходно нервная система напоминала верёвочную лестницу; в дальнейшем её продольные коннективы практически слились. Погружение нервной системы происходило без впячивания покровов. W. Westheide, Оснабрюк.

http://jurassic.ru/

1. У Deuterostomia нервная система сохраняет в основном базиэпителиальное положение (илл. 269); её погружение внутрь тела осуществляется за счёт впячивания участка эпидермиса вместе с нервными элементами и образования эпидермальной нервной трубки. Этот процесс особенно хорошо выражен у хордовых. К данному варианту принадлежат также нервные системы Echinodermata и Hemichordata.

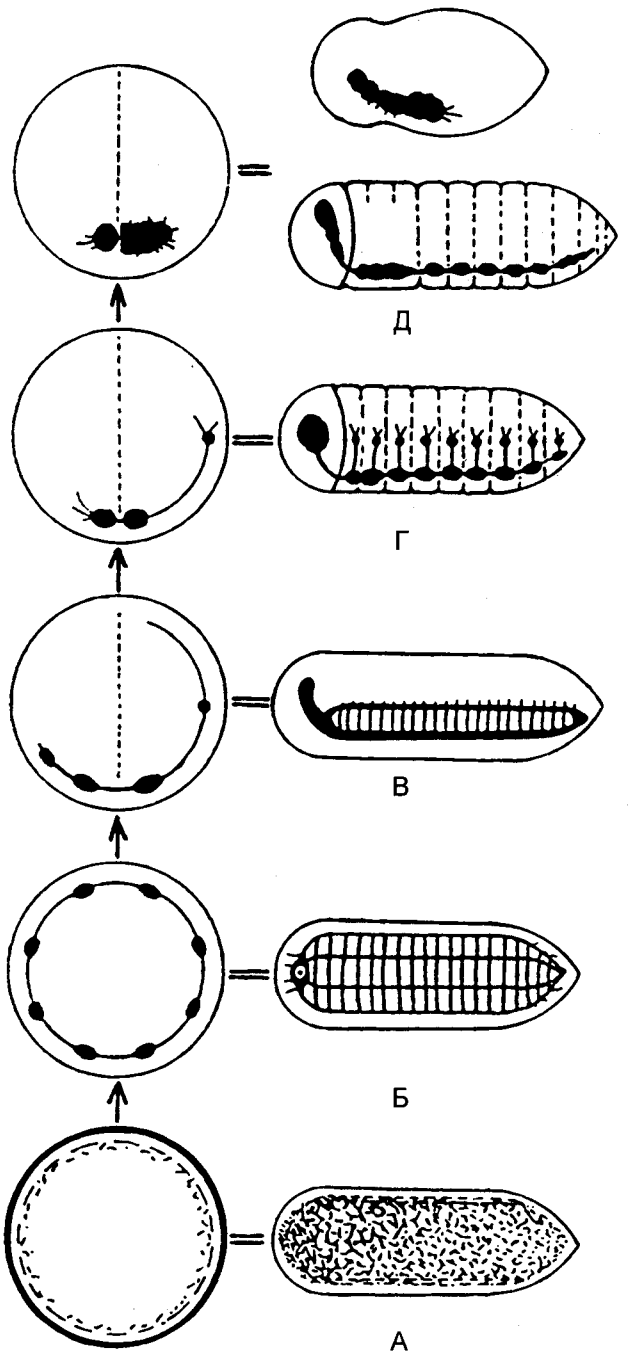
2. В противоположность этому, у Spiralia обособляется погружённая часть центральной нервной системы, состоящая из продольных стволов и комиссур и обозначаемая как ортогон (илл. 270, 271). Она формируется путём выселения клеток бластемы (поодиночке или группами) под слой эпидермиса, где происходит их дальнейшее размножение и дифференцировка. Можно предположить, что функциональной основой для развития ортогона послужило ортогональное расположение мышечных элементов у червеобразных Spiralia.

У Nemathelminthes головной мозг располагается в виде кольца вокруг передней кишки. Отходящие от него продольные нервные стволы также могут формировать подобие ортогона. Однако, в отличие от Spiralia, продольные стволы и сам мозг Nemathelminthes в большинстве случаев остаются в базиэпителиальном положении.

В типичной ортогональной центральной нервной системе Spiralia тела нейронов (перикарионы) располагаются в основном по периферии центрального сплетения нервных волокон (нейропиля). У Deuterostomia пространственное разделение тел нейронов и их отростков обычно выражено менее отчётливо.

Иммуноцитохимическими и электронно-микроскопическими методами показано, что большинство нейронов связано с другими нейронами и эффекторными органами (например, мускулатурой, железами) поляризованными химическими синапсами. Уже у примитивных форм («Turbellaria») в одном нейроне, и даже в одном и том же секреторном пузырьке часто обнаруживаются несколько различных медиаторов. Наряду с тем, что имеются прямые синаптические связи между нейронами и эффекторными структурами, известны многочисленные случаи существования так называемой паракринной секреции. В последнем случае медиаторы выделяются во внеклеточный матрикс недалеко от клеток-мишеней, а не непосредственно на клеточные мембраны последних. В эволюционном отношении этот вариант можно рассматривать как начальную ступень дифференцировки настоящих нервных клеток, нейросекреторных клеток и, возможно, эндокринных клеток.

В настоящее время иммуноцитохимические исследования примитивных Bilateria выявили наличие у них многих нейроактивных веществ (нейротрансмиттеров, нейромодуляторов и т.п.), свойственных позвоночным. Можно предполагать, что, по крайней мере, у некоторых форм («Turbellaria») нейроактивные вещества играют существенную роль в регуляции деления и дифференцировки клеток в ходе эмбрионального развития и роста.



Илл. 271. Развитие ортогона Spiralia из базиэпителиального плексуса кишечнополостных.
Поперечные срезы и вид сбоку. А — базиэпителиальный плексус Coelenterata. Б — концентрация элементов плексуса в продольные нервные стволы, образование ортогона и головного мозга. В — погружение нервной системы и концентрация продольных стволов ортогона на брюшной стороне тела: становление тетраневральной системы, свойственной примитивным Mollusca. Г — сегментированная тетраневральная система Annelida. Д — дальнейшая концентрация ортогона на брюшной стороне тела у некоторых Euarthropoda. По Reisinger (1972), упрощено.

http://Jurassic.ru/

Типы личинок Bilateria

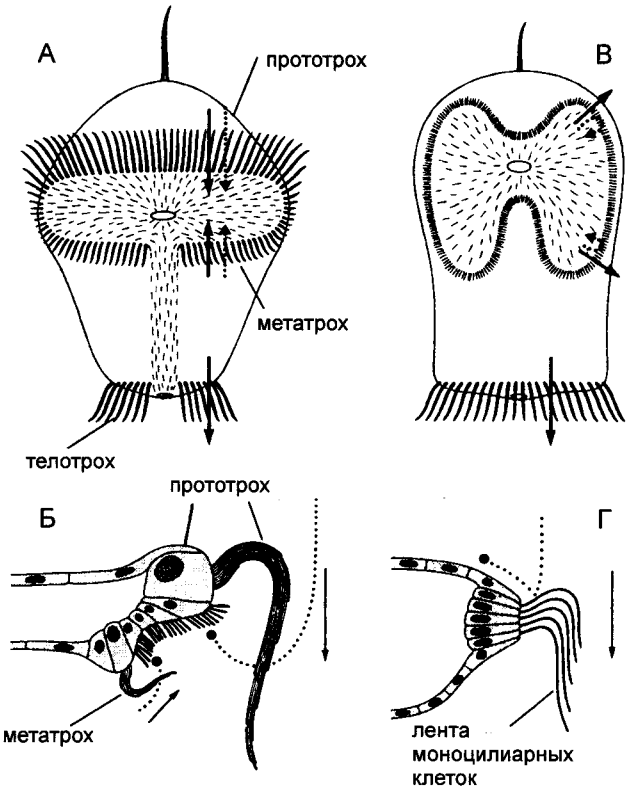
Среди морских Bilateria широко распространен двухфазный жизненный цикл с микроскопически мелкой личинкой и макроскопической взрослой формой (илл. 134, 272). Большинство личинок относится к одному из двух типов, различаемых по характеру локомоции и питания (илл. 273): трохофороподобные личинки Spiralia и торнарие- или диплевруло-подобные личинки Deuterostomia.

1. У личинок типа **трохофоры** имеются два ресничных пояска — прототрох и метатрох, расположенные приблизительно в средней части тела и образованные мультицилиарными клетками (илл. 273А, 521). Реснички прото- и метатроха бьют навстречу друг другу; создаваемый ими ток воды приносит пищевые частицы в пространство между двумя поясками, а расположенные там ресничные клетки подгоняют пищу к ротовому отверстию («downstream collecting system», илл. 273Б). На вентральной поверхности тела имеется ресничная полоска — невротрох, также образованная мультицилиарными клетками. Невротрох тянется назад от ротового отверстия и может достигать терминально расположенного анального отверстия, сливаясь с ещё одним ресничным пояском — телотрохом.

2. У личинок типа **торнарии** и **диплеврулы** (илл. 1061, 1093) имеется одна сильно извилистая лента из моноцилиарных клеток (так называемый «ресничный шнур»), окружающая ротовое отверстие, причём биение ресничек направлено ото рта наружу. Эти реснички служат как для локомоции, так и для улавливания пищевых частиц из воды. Однако, в отличие от трохофоры, частицы улавливаются во время «замаха», а не удара реснички («upstream collecting system», илл. 273В,Г). У торнарии имеется также задний поясок из мультицилиарных клеток, сходный с телотрохом трохофоры. У диплеврулы телотрох отсутствует. Форма околоротового ресничного шнура очень сильно варьирует; иногда он распадается на отдельные ресничные кольца.



Илл. 272. Двухфазный жизненный цикл на примере червеобразных представителей Spiralia и прогенетическое происхождение новых таксонов от ювенильных форм, временно обитающих в толще грунта.
По Westheide (1987).



Илл. 273. Два основных типа личинок Bilateria: общие схемы строения (А, В) и организация ресничных лент на срезе (Б, Г).
А и Б — трохофора (Spiralia). В и Г — диплеврула (Deuterostomia). Ресничные ленты трохофороподобных личинок образованы мультицилиарными клетками (исключение — митрарии). В ресничных шнурах диплевруло-подобных личинок преобладают моноцилиарные клетки (исключение — телотрох у торнарий Enteropneusta). У трохофоры пищевые частицы улавливаются в направлении биения ресничек прото- и метатроха. У диплеврулы частицы улавливаются во время обратного движения ресничек. Направление биения ресничек показано сплошными стрелками, а движение пищевых частиц — пунктирными линиями. По Nielsen (1987).

Органы пищеварения и типы питания

Преобладание активной локомоции у Bilateria способствовало появлению разнообразных способов питания и совершенствованию органов пищеварения. Во многих эволюционных линиях в области ротового отверстия и эктодермальной передней кишки развиваются особые органы, служащие для добычи пищи. К ним относятся, в частности, мускульные образования в виде языка или сосущей глотки

http://jurassic.ru/

со стилетами или без таковых (у многих Nemathelminthes, Annelida и высших Plathelminthes), твёрдые ротовые части (радула Mollusca, мастакс Rotatoria, челюсти Annelida или Gnathostomulida), а также челюсти высших позвоночных.

Многие водные Bilateria, подобно многим «Coelenterata», питаются мелкими взвешенными в воде частицами. Добыча пищи у них сводится к отсортировыванию съедобных частиц от частиц, непригодных для питания. Bilateria используют различные механизмы извлечения пищевых частиц из воды, которые могут быть основаны на работе ресничек, выделении слизи или сокращении мышц. Реснички, создающие ток воды, обычно располагаются на боковой поверхности щупалец (например, Tentaculata, некоторые сидячие полихеты) или жабр (например, двустворчатые моллюски, асцидии). При использовании мускулатуры для прокачки воды всегда развиваются фильтрующие аппараты (например, видоизмененные конечности у Cirripedia, жаберные выросты у рыб).

Животные, которые сами создают ток воды, обозначаются как активные фильтраторы (например, Polychaeta, многие Crustacea). Напротив, пассивные фильтраторы (многие сидячие полихеты) подставляют свои щупальца течению. Пассивный и активный способы питания часто сочетаются (например, у многих Cirripedia). Другие животные добывают пищевые частицы не из воды, а из рыхлого грунта (ила или песка); их называют детритофагами.

За немногими исключениями (Plathelminthes, Gnathostomulida), пищеварительный тракт Bilateria имеет не только ротовое — как у «Coelenterata» — но и анальное отверстие. Наличие ануса позволяет, во-первых, осуществлять транспорт пищи по кишке только в одном направлении, а во-вторых, разделить процессы поглощения пищи и выделения непереваренных остатков. У многих животных наблюдается функциональная специализация отдельных участков сквозного кишечника.

Отсутствие анального отверстия у Plathelminthes и Gnathostomulida обычно рассматривают как примитивный признак, а анальные поры, возникающие у отдельных представителей Plathelminthes, — как вторичное приобретение. Следует заметить, что у многих (возможно, у всех) гнатостомулид задний конец кишки находится в тесном контакте с дорсальным эпидермисом; вероятно, в этой области располагается временное анальное отверстие. В некоторых группах Bilateria (например, у различных представителей Echinodermata) анус вторично исчезает.

Для многих таксонов характерно развитие вспомогательных железистых органов, обеспечивающих внеклеточное (например, поджелудочная железа и печень позвоночных) или внутриклеточное (например, печень моллюсков) пищеварение.

Основные типы полости тела

В теле Bilateria различают две системы полостей, расположенных между кишкой и эпидермисом: (1) первичная полость тела (псевдоцель), соответствующая эмбриональному бластоцелю и дающая начало кровеносным сосудам, и (2) вторичная полость тела, или целóм (илл. 274).

Жидкое или гелеобразное содержимое **первичной полости тела** (вместе с находящимися в нем отдельными клетками) в примитивном случае ограничено базальными пластинками эпидермиса и гастродермиса; иными словами, эпителиальные клетки, ограничивающие первичную полость, обращены к ней **базальной** частью. Напротив, **вторичная полость тела** (целомическая жидкость и плавающие в ней клетки-целомоциты) располагается с **апикальной** стороны ограничивающего её целомического эпителия (илл. 274). Поскольку апикальная и базолатеральная части мембраны эпителиальных клеток имеют различный состав мембранных белков и ионных насосов, указанное топологическое различие имеет определенные функциональные последствия.

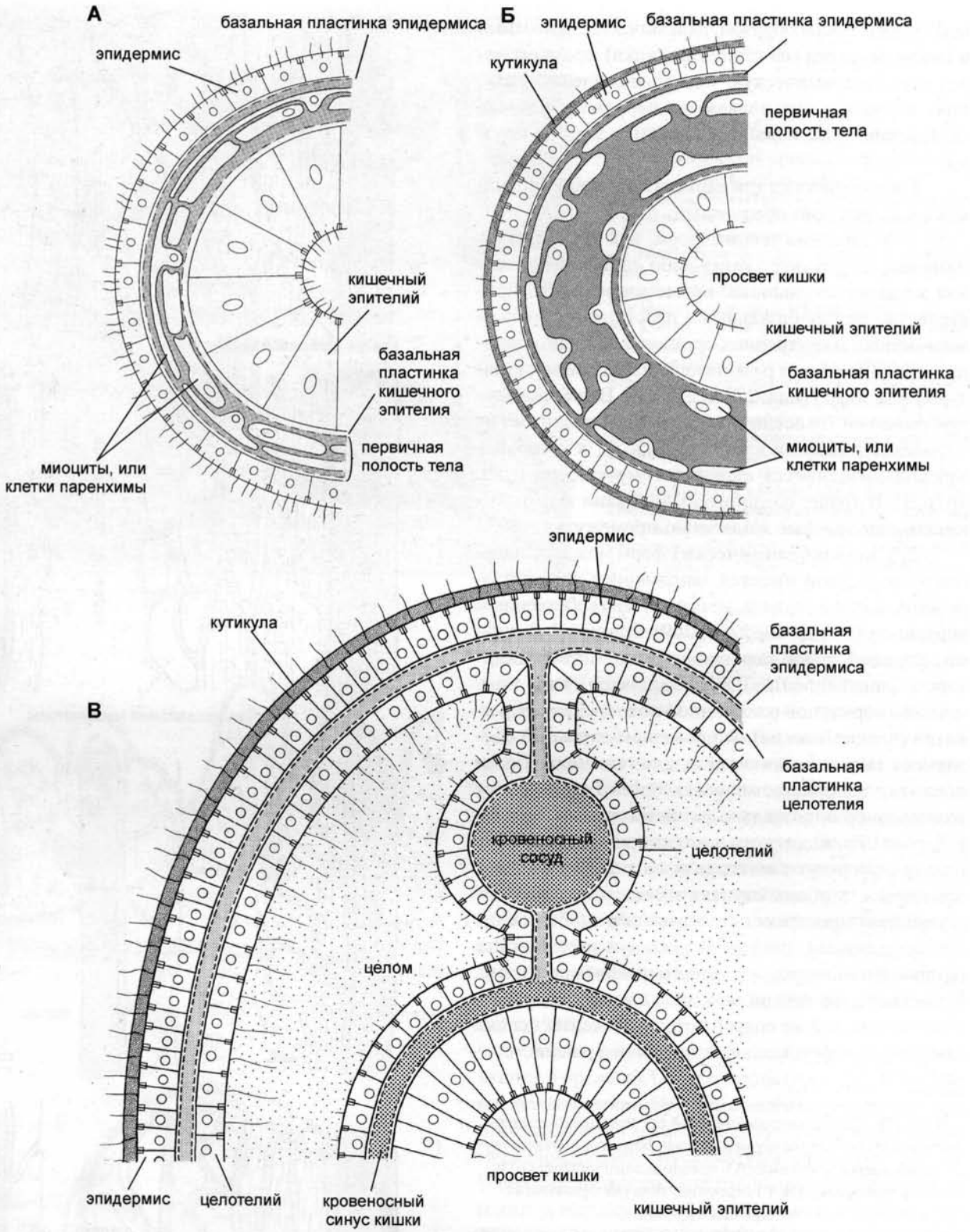
В зависимости от отсутствия или наличия вторичной полости, различают три типа организации тела Bilateria: **ацеломический**, **псевдоцеломический** (включая такие варианты, как миксоцель или гемоцель — см. ниже) и **целомический**.

Псевдоцеломический и ацеломический варианты могут быть гистологически сопоставлены со строением эмбрионального бластоцеля (илл. 275А,Б, 276А). Различие между ними состоит в наличии или отсутствии достаточно обширного заполненного жидкостью пространства в составе внеклеточного матрикса между кишкой и стенкой тела. По расположению и гистологической организации этот матрикс соответствует мезоглее «Coelenterata» и мезохилу Porifera. Целомическая организация, напротив, подразумевает наличие вторичной полости тела мезодермальной природы — целóма (илл. 274, 275В,Г, 276Б).

Вторичная полость тела исходно ограничена мезодермальным (частично также эктомезенхимным) эпителием (илл. 274, 275В,Г). В ходе развития она вытесняет бластоцель (илл. 268В), от которого у примитивных целомических форм остаются только кровеносные сосуды и тканевая жидкость межклеточного матрикса, заключенного между эпителиальными пластами эпидермиса, гастродермиса и целомической выстилки (целотелия) (илл. 274В, 276Б).

Личинки Bilateria обладают псевдоцеломической или ацеломической организацией. В большинстве случаев у них имеются только зачатки мезодермы, хотя целомические полости в этих зачатках уже могут быть дифференцированы (например, у поздних личинок Polychaeta, Phoronida, Hemichordata, Echi-

http://jurassic.ru/



Илл. 274. Гистологическая организация червеобразных Bilateria (поперечные срезы).
Ацеломическая (А), псевдоцеломическая (Б) и целомическая (В). У ацеломических форм (А) пространство между базальными пластинками эпидермиса и гастродермиса, т.е. первичная полость тела, заполнено мезодермальными (а у Spiralia также эктомезенхимными) клетками. У целомических организмов (В) первичная полость тела вытесняется вторичной полостью, сохраняясь только в пространствах между целомическим эпителием и стенкой тела или стенкой кишки. Кровеносные сосуды исходно возникают как система пустот в межклеточном матриксе. У псевдоцеломических форм (Б) первичная полость тела сохраняется в виде заполненного жидкостью пространства между стенкой тела и кишкой. Клетки, лежащие в первичной полости тела у примитивных ацеломических и псевдоцеломических Bilateria, представлены в основном миоцитами. Иногда, особенно у ацеломических форм, клетки соединительной ткани образуют обширную паренхиму (см. илл. 299В). В редких случаях («Turbellaria»-Acoelomorpha) внеклеточный матрикс полностью замещается клеточной соединительной тканью. А и Б — О. Манылов, R. Rieger, Инсбрук; В — W. Westheide, Оснабрюк и R. Rieger, Инсбрук.

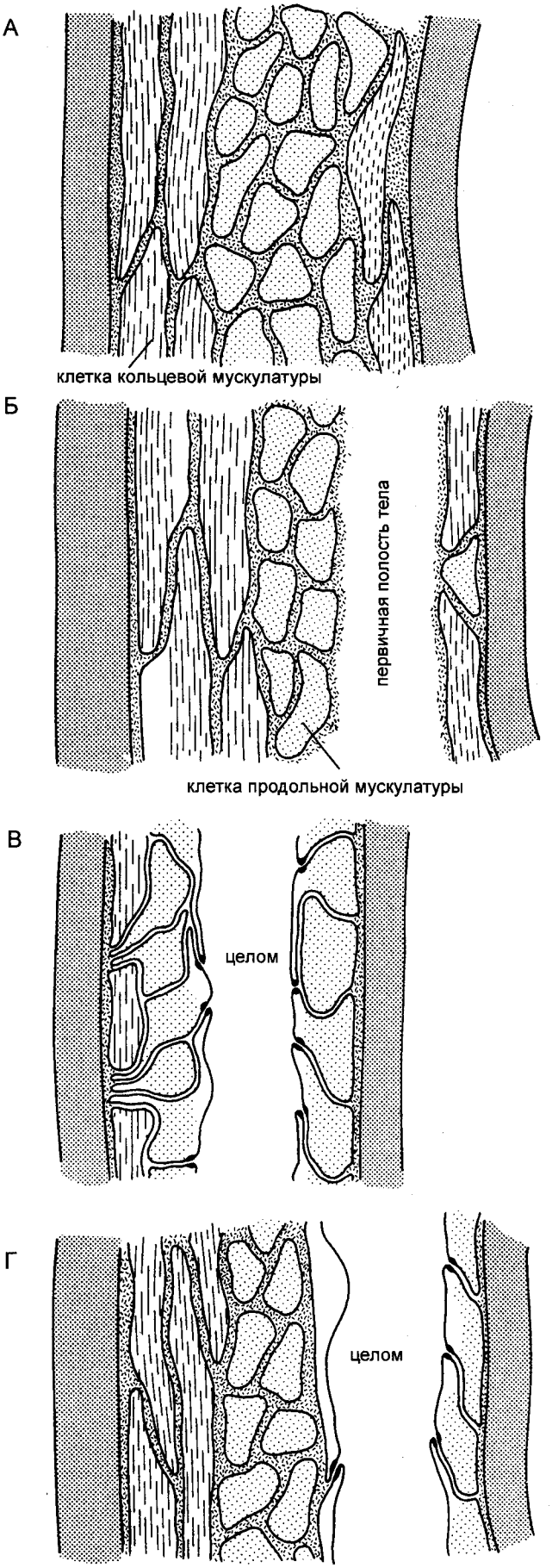
http://jurassic.ru/

nodermata). Таким образом, целомические животные в своем развитии (на стадии личинки) проходят через псевдоцеломическую или ацеломическую стадию: вначале у них появляется первичная полость тела, а затем уже в ней формируются зачатки целóма.

Гистологически три варианта строения отличаются следующими признаками:

1. У **ацеломических** форм, как и следует из названия, отсутствует какая-либо единая заполненная жидкостью полость, кроме кишечника. Пространство между базальными пластинками эпидермиса, кишки и внутренних органов заполнено соединительной тканью и развивающейся из неё мускулатурой (см. ниже) (илл. 274А, 275А,Б). В эмбриональном развитии эта соединительная ткань возникает из энтомезодермальной клеточной массы, к которой у Spiralia добавляется ещё и эктомезенхима (илл. 267Б,В). В толще соединительной ткани могут возникать заполненные жидкостью промежутки.

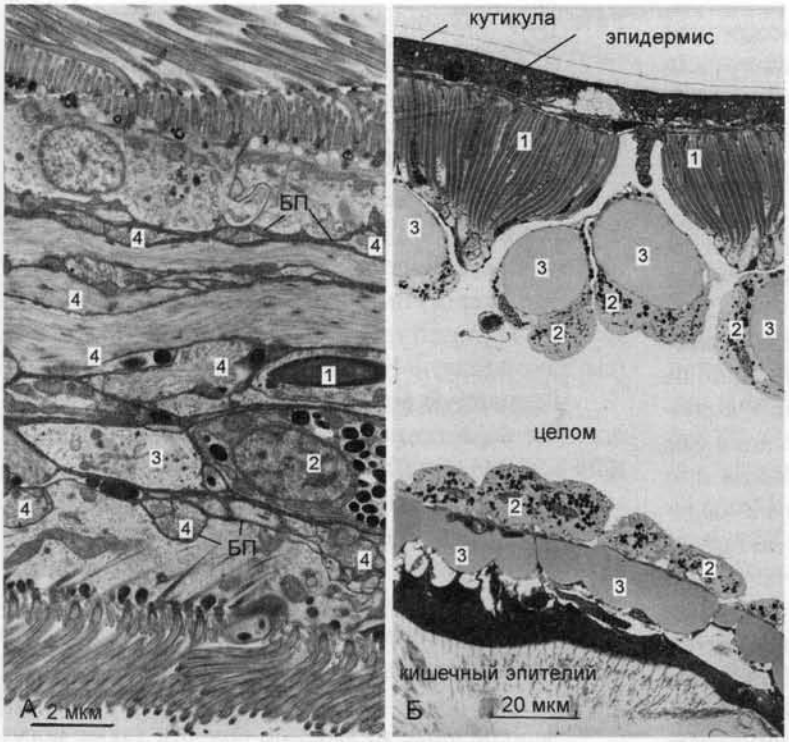
2. У **псевдоцеломических** форм между эпидермисом и кишкой имеется заполненная жидкостью полость, которая, однако, не ограничена собственным эпителием (илл. 274Б, 275Б, 299). Эта полость либо представляет собой первичную полость тела (некоторые Nemathelminthes), либо возникает путём объединения первичной и вторичной полостей в ходе развития (членистоногие). В последнем случае её обозначают также как **миксоцель** или **гемоцель**. Таким образом, псевдоцеломическая организация может возникать принципиально разными путями. Однако у взрослого животного «истинный» псевдоцель нельзя отличить от миксоцеля по гистологическим признакам: в обоих случаях имеется заполненное жидкостью пространство, ограниченное базальными пластинками эпидермиса, кишки и различных органов (метанефридиев, гонад и половых протоков). У большинства организмов, обладающих гемо- или миксоцелем, всё же сохраняются рудименты целóма (например, нефридиальные мешочки у членистоногих).



Илл. 275. Схемы гистологической организации мезодермальной мускулатуры червеобразных Bilateria, соответствующей ацеломическому (А), псевдоцеломическому (Б) и целомическому (В, Г) строению тела (на фрагментах поперечного среза).

У ацеломических форм (А) объём внеклеточного матрикса между мышечными клетками сильно варьирует. Чисто клеточное строение наблюдается редко (у Acoelomorpha). Могут присутствовать немышечные паренхимные клетки. Размножение клеток в примитивном случае происходит за счёт стволовых клеток (необластов). У других примитивных Bilateria (Б) внеклеточный матрикс располагается между базальными пластинками эпидермиса и кишки. У целомических форм вторичная полость тела может быть выстлана эпителиально-мышечными клетками различного строения (В) или плоским эпителием из немышечных клеток (перитонеум, Г) (см. также главу о Eumetazoa). По Bartolomaeus (1994).

http://jurassic.ru/

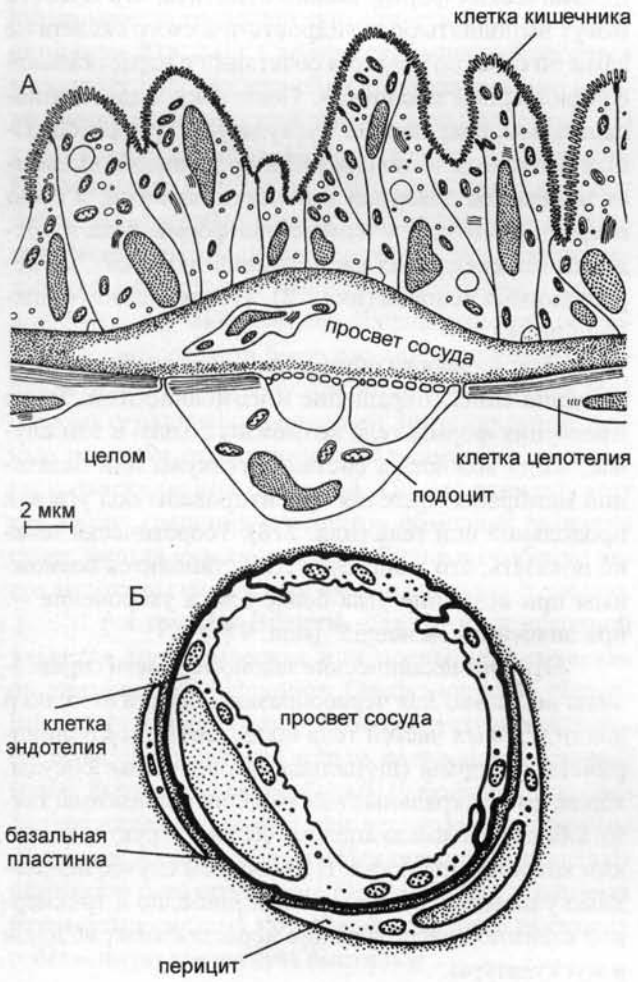


Илл. 276. Альтернативные варианты гистологической организации взрослых трёхслойных Metazoa.

А — ацеломическая организация: продольный срез в области передней части кишки *Paromalostomum* sp. («Turbellaria»-Rhabditophora). Между базальными пластинками (БП) двух ресничных эпителиев (вверху — эпидермиса; внизу — кишки) располагаются погруженные эпидермальные железы (1, 2, 3) и мышечные волокна (4). Там же лежат стволовые клетки, гаметы и протонефридиальная система. Псевдоцеломическая организация в гистологическом отношении сходна с ацеломической. Б — целомическая организация: фрагмент поперечного среза *Lumbriculus variegatus* (Annelida). Вторичная полость тела лежит между кутикулярным эпидермисом (вверху) и частично ресничным эпителием кишки (внизу) и выстлана собственным мезодермальным эпителием (2). Видны также продольная мускулатура (1) и кровеносные сосуды (3). Собственная эпителиальная выстилка кровеносных сосудов, свойственная, например, позвоночным, у кольчатых червей отсутствует. А — D. Doe, Вестфилд, США; Б — J. Klima, W. Salvenmoser, Инсбрук.

3. У **целомических** форм полость тела ограничена настоящим целомическим эпителием, или **целотелием** (илл. 274, 275В,Г, 276Б). Первоначально целомический эпителий, вероятно, представлял собой миоэпителий из моноцилиарных эпителиально-мышечных клеток, подобных тем, которые встречаются уже у Cnidaria. Как уже упоминалось, новые данные указывают на то, что простой миоэпителий мог трансформироваться в многослойный (илл. 193). Следующий эволюционный шаг, вероятно, состоял в дифференцировке многослойного эпителия на мышечные волокна и немышечные перитонеальные клетки. Наконец, при дальнейшем погружении мускулатуры сформировался полностью лишённый миофибрилл целомический эпителий — **перитонеум** (илл. 193В, 194).

Эти изменения особенно отчетливо прослеживаются в пределах Deuterostomia (илл. 193, 194). Среди целомических Spiralia подобные эволюционные преобразования можно продемонстрировать на примере продольной мускулатуры кольчатых червей. Напротив, целомический гоноперикардиальный комплекс у моллюсков сформировался, вероятно, вне связи с эволюцией мускулатуры.



Илл. 277. Строение кровеносных сосудов Bilateria.

А — примитивный вариант строения на примере Enteropneusta: эндотелиальная выстилка отсутствует. Показаны форменные элементы крови и подоциты метанефридиальной системы. Б — капилляр позвоночного животного с эндотелиальной выстилкой. А — по Benito et al. (1993); Б — по Ruppert и Barnes (1993).

http://jurassic.ru/

В некоторых группах целотелий может частично или полностью утрачивать признаки эпителиальной ткани (в частности, апикальные ленточные контакты), что означает вторичный переход к ацеломическому или псевдоцеломическому состоянию. Подобное наблюдается, например, у мелких кольчатых червей из интерстициальной фауны. Преобразование и редукция целомических полостей хорошо известны также для пиявок. Во всех этих группах наблюдаются переходы от чисто целомического к псевдоцеломическому или ацеломическому строению.

Целóм развивается либо из мезенхимной массы (или мезодермальных клеточных тяжей), либо из эпителизованных мезодермальных мешков. У взрослых животных производными целóма являются сам целотелий, связанная с ним эпителиальная или погруженная субэпителиальная мускулатура и соединительная ткань. Кроме того, целомическую природу имеют мезентерии (в большинстве случаев спинной и брюшной) и диссепименты (перегородки), заключающие в себе кровеносные сосуды или синусы (илл. 274, 277). Клетки целомического эпителия могут выходить из эпителиального пласта в апикальном направлении, образуя плавающие в полости тела целомоциты, или в базальном направлении, проникая в кровеносные сосуды и давая начало форменным элементам крови. У высокоорганизованных форм, таких как позвоночные, мигрирующие клетки могут формировать вторичную эпителиальную выстилку кровеносных сосудов — **эндотелий** (илл. 277Б).

Расположение целомических полостей у Bilateria может быть различным. **Олигомерные** формы имеют 1–3 пары полостей, расположенных одна за другой по сторонам от кишки (Echiura, Sipuncula, Tentaculata, Chaetognatha, Echinodermata), причём передний целóм может быть непарным (Hemichordata). У **полимерных** форм с истинной сегментацией имеется большое число попарно расположенных целомических мешков (Articulata, Acrania, Craniota).

У Nemertini, помимо системы кровеносных сосудов (которую сейчас рассматривают как производное парных туловищных целóмов), имеется непарная дорсальная целомическая полость, окружающая хобот. У Mollusca целóм сохраняется в области гонад и сердца (гоноцель и перикард). По характеру морфогенеза эти полости отличаются от парных целомических мешков (см. выше), что дает основание предполагать независимое и неоднократное развитие целомических полостей.

С целомическими полостями у Bilateria часто бывают связаны выделительная (метанефридии) и половая системы (илл. 280, 285).

Развитие опорного аппарата

В главе, посвящённой Eumetazoa, мы уже рассматривали скелетную функцию внеклеточного матрикса, мускулатуры, а также вне- и внутриклеточных полостей. Поскольку считается, что предки Bilateria были мелкими червеобразными организмами, следует более подробно охарактеризовать функциональный комплекс, состоящий из элементов внеклеточного матрикса (кутикула и базальные пластинки эпителиев), мускулатуры и гидростатического скелета (см. также главу о Nemathelminthes).

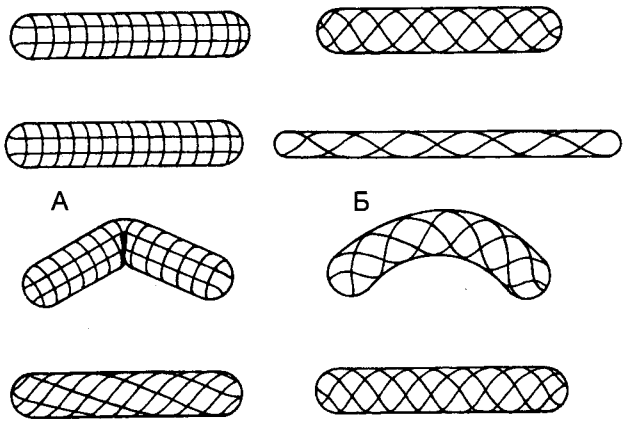
Решающую роль играет специфическое расположение нерастяжимых волокон в слоях, окружающих всё тело или отдельные органы животного. Эти волокна могут быть как внеклеточными (коллаген), так и внутриклеточными (микрофиламенты цитоскелета). Системы с различным расположением волокон имеют разные механические характеристики (илл. 278). Чаще всего волокна в соседних слоях располагаются ортогонально или спирально (см. илл. 200).

Заполненные жидкостью полости также могут быть внутриклеточными (у ацеломических животных) или внеклеточными (у псевдоцеломических и целомических форм). Важно отметить, что полости могут выполнять роль гидростатического скелета не сами по себе, но только в сочетании с нерастяжимой фибриллярной оболочкой. Поскольку жидкости несжимаемы, сокращение мускулатуры (у червеобразных животных — кольцевой и продольной) вызывает изменение давления в полости, которое, в свою очередь, приводит к изменению формы тела в пределах, определяемых расположением гибких, но нерастяжимых волокон (илл. 121, 199; см. также Nemathelminthes).

Для червеобразного животного особенно важны удлинение, сокращение и изгибание тела. Такие изменения формы тела возможны только в том случае, когда волокна в составе кутикулы или базальной мембраны эпителия ориентированы под углом к продольной оси тела (илл. 278). Теоретически можно показать, что удлинение тела становится возможным при величине угла более 55°, а укорочение — при значениях менее 55° (илл. 971).

Эти биомеханические закономерности справедливы не только для червеобразных организмов, но и для отдельных частей тела более или менее цилиндрической формы (щупальца, кровеносные сосуды, хорда, амбулакральные ножки). Они приложимы также к более сложным ацеломическим структурам, таким как нога моллюска. В последнем случае необходимо учитывать не только послойное, но и трёхмерное взаимное расположение нерастяжимых волокон и мускулатуры.

http://jurassic.ru/



Илл. 278. Варианты расположения нерастяжимых волокон, окружающих цилиндрическое тело с жидкостью под давлением.
А — ортогональное расположение (продольные и кольцевые волокна). Б — спиральное расположение (под углом к продольной оси тела). Во втором случае тело может вытягиваться и сокращаться, а также изгибаться без «излома». Оба варианта расположения волокон допускают скручивание тела вокруг продольной оси. По Wainwright (1988).

Циркуляторные системы

У взрослых «Coelenterata» имеется единственная заполненная жидкостью полость — гастроваскулярная система, возникающая на основе кишки и выполняющая транспортную и гидроскелетную функции (илл. 218, 241). Сходная ситуация наблюдается у крупных плоских червей. У Bilateria, помимо кишки, могут возникать ещё три системы полостей: (1) кровеносная система, (2) псевдоцель и (3) целóм. Кровеносные сосуды и псевдоцель представляют собой заполненные жидкостью пустоты во внеклеточном матриксе и служат, прежде всего, для распределения питательных веществ, газообмена и транспорта отходов метаболизма. Их значение как гидростатического скелета было рассмотрено выше. В отличие от первых двух систем, вторичная полость тела (целóм) ограничена настоящей эпителиальной тканью и в этом отношении принципиально сходна с гастроваскулярной системой. Целóм используется как место хранения продуктов обмена и развития гамет, иногда участвует в газообмене и особенно часто выполняет гидростатическую опорную функцию.

В тех группах Bilateria, для которых исходной является ацеломическая или псевдоцеломическая организация (Plathelminthes, Gnathostomulida, Nemathelminthes и Kamptozoa), либо отсутствуют все три системы, либо имеется только псевдоцель, который может быть слабо выраженным (у большинства свободноживущих нематод) или достаточно обширным (Rotatoria, Acanthocephala). Исключение составляют некоторые паразитические Plathelminthes, у которых развивается система каналов, иногда даже имеющих собственную клеточную выстилку.

Кровеносная система гистологически является производным от первичной полости тела, которая у некоторых групп преобразуется в очень сложную систему каналов. Отличие кровеносной системы от псевдоцеля чисто топографическое: псевдоцель представляет собой единое внеклеточное пространство между стенкой тела и кишкой, в то время как кровеносная система соответствует этому же внеклеточному пространству, но редуцированному до отдельных лакун, синусов и сосудов. В зависимости от степени дифференцировки сосудов различают замкнутые и незамкнутые кровеносные системы. В замкнутой кровеносной системе гемолимфа течёт по хорошо оформленным приводящим и отводящим сосудам, связанным капиллярами. В незамкнутой системе приводящие и отводящие сосуды связаны лакунами в межклеточном матриксе соединительной ткани.

Кровеносная система и каналы целомического происхождения могут быть по-разному развиты в различных группах целомических Bilateria. В частности, у иглокожих имеется обширная система целомических каналов, пронизывающих тело наряду с кровеносными сосудами. У Euhirudinea целóм редуцируется до системы каналов, которые у Gnathobdelliformes и Pharyngobdelliformes полностью замещают настоящие кровеносные сосуды. Однако у большинства целомических животных обе системы хорошо развиты и работают согласованно, особенно при обеспечении газообмена.

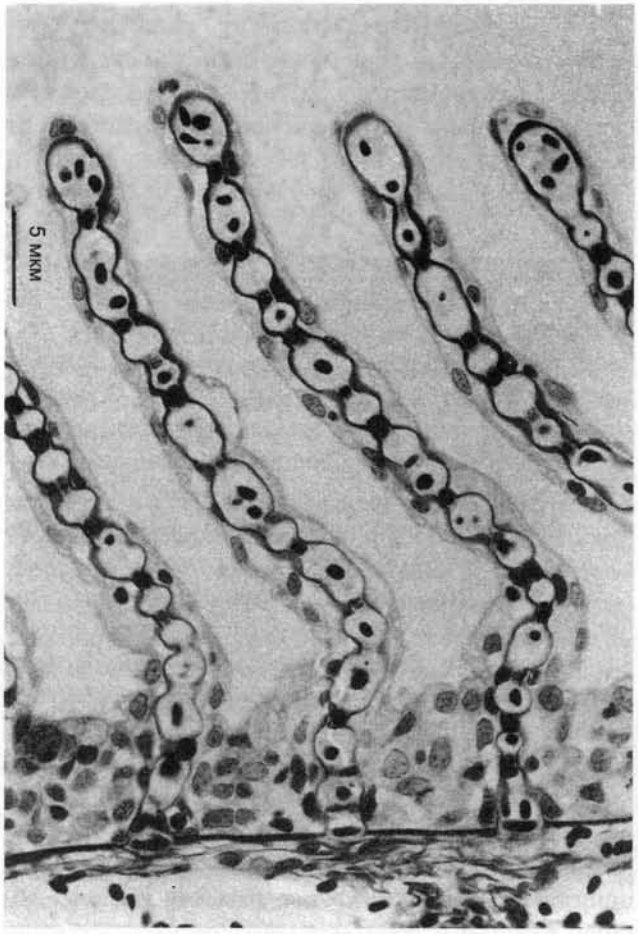
В тех группах (например, членистоногие), где первичная и вторичная полости тела сливаются на ранних этапах развития, происходит также частичное объединение полости тела и кровеносной системы. Как сказано выше, такое состояние часто обозначают как гемоцель или миксоцель.

Органы дыхания

В дыхательных органах Bilateria происходит обмен O_2 и CO_2 между внешней средой (водой или воздухом) и гемолимфой. Диффузия газов осуществляется через легко проницаемые мембраны. Те же физические принципы лежат в основе транспорта газов циркуляторной системой от органов дыхания к тканям: газы переносятся вместе с током гемолимфы, а газообмен с тканями происходит путём диффузии через мембраны.

Известно, что объём тела животного увеличивается пропорционально кубу (третьей степени) линейных размеров, в то время как поверхность тела, через которую происходит диффузия газов, увеличивается медленнее, пропорционально квадрату (второй степени) линейных размеров. Поэтому увеличение размеров тела должно сопровождаться появлением дополнительных поверхностей газообмена. У

http://jurassic.ru/



Илл. 279. Гистологический продольный срез через жаберную нить с боковыми жаберными лепестками у форели. Очень тонкий эпидермис обеспечивает лучшие условия газообмена. W. Salvenmoser, Инсбрук.

крупных представителей Metazoa многократно и независимо возникают специализированные органы дыхания. При этом органы, обеспечивающие транспорт газов (например, жаберные крышки, лёгочная мускулатура, воздушные мешки трахейной системы) могут быть анатомически отделены от структур, в которых происходит собственно газообмен (например, жаберные лепестки (илл. 279), лёгочные альвеолы, трахеолы).

Напротив, мелкие Bilateria обладают более выгодным с точки зрения газообмена соотношением поверхности и объёма, что позволяет им обходиться более простыми органами дыхания. В то же время при малых размерах тела более острыми становятся проблема осморегуляции для водных форм и проблема сохранения влаги — для наземных Bilateria.

У крупных представителей Plathelminthes дистанция диффузии газов сокращается благодаря уплощению тела и наличию сильно разветвлённой кишки. Активная локомоция (например, путём изгибания тела) способствует перемешиванию наружной среды и внутренних жидкостей тела, что также благоприятствует газообмену.

Органы выделения

Строение органов выделения и осморегуляции у Bilateria тесно связано с организацией полости тела и с размерами животного. Эти органы, выполняющие функции регуляции водного баланса и ионного состава жидкостей тела, а также выведения различных отходов метаболизма, необходимы всем Bilateria.

Простейшим способом удаления конечных продуктов метаболизма является, по-видимому, отложение их в особых клетках (например, «конкрементные гранулы» у бескишечных турбеллярий) или специализированных тканях (у пауков). Так называемые дермонефридии, недавно найденные у *Paratomella rubra* (Acoelomorpha), возможно, также представляют собой примитивные выделительные клетки.

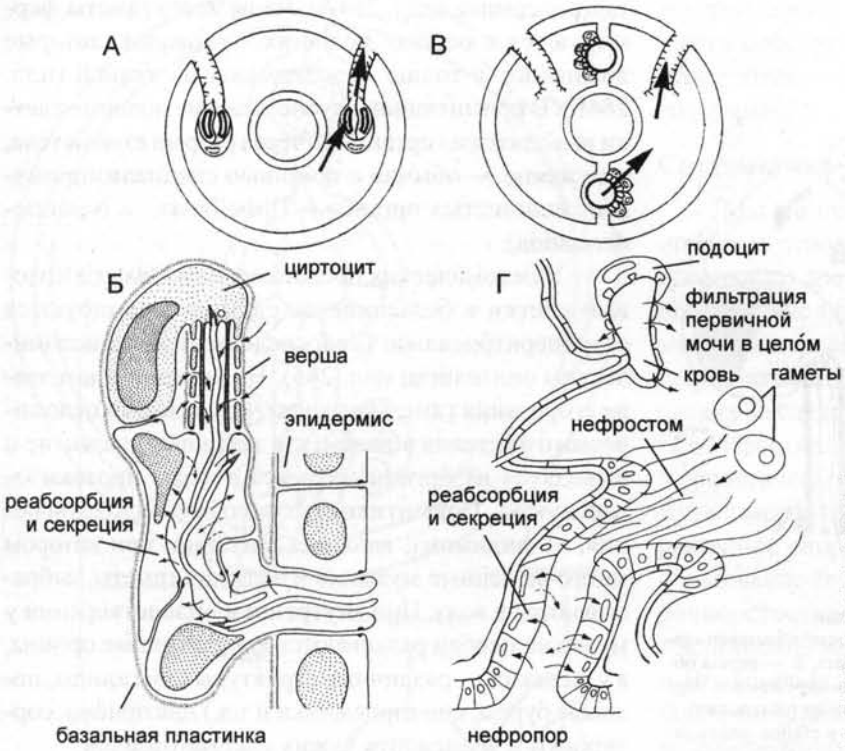
Имеются два принципиально различных типа органов выделения: (1) фильтрующие почки, которые могут быть представлены протонефридиями или метанефридиями (илл. 280, 282, 283), и (2) секретирующие почки — придатки пищеварительного тракта Arachnida и Antennata, так называемые мальпигиевы сосуды (илл. 281).

Для работы **фильтрующих почек** обычно необходим большой объём жидкости. В них вначале образуется первичная моча, состав которой перед окончательным выведением из организма изменяется благодаря реабсорбции и секреции в выводящих каналах.

В метанефридиальной системе первичная моча образуется путём фильтрации под давлением из кровеносной системы в полость целума. Фильтром служит внеклеточный матрикс специализированных клеток целомического эпителия — подоцитов (илл. 277А, 280В,Г). Повышенное давление в кровеносных сосудах создаётся сокращением их мускулатуры. В протонефридиальной системе моча фильтруется в выводящий канал протонефридия прямо из тканевой жидкости (а не из кровеносных сосудов) через внеклеточный матрикс терминальной или канальной клетки (илл. 280А,Б, 282). Предполагают, что разность давления, необходимая для фильтрации, возникает благодаря работе жгутиков терминальных клеток (циртоцитов). Последние могут быть мультицилиарными или моноцилиарными (так наз. соленоциты).

В исходном варианте метанефридиальной системы структуры, обеспечивающие фильтрацию, топографически не связаны с собственно выделительными органами (илл. 280В,Г). Это означает, что первичная моча выделятся непосредственно в целóм, смешиваясь с целомической жидкостью. Затем содержимое целóма поступает через ресничную воронку в выводящий канал метанефридия, где осуществляются реабсорбция и секреция, т.е. формируется вторичная моча. Каналы метанефридиев обычно окружены кровеносными сосудами.

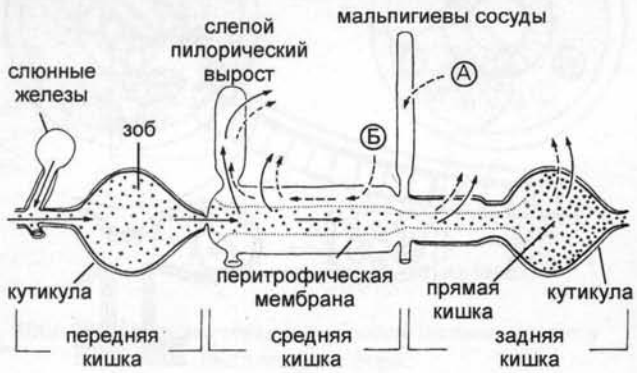
http://jurassic.ru/



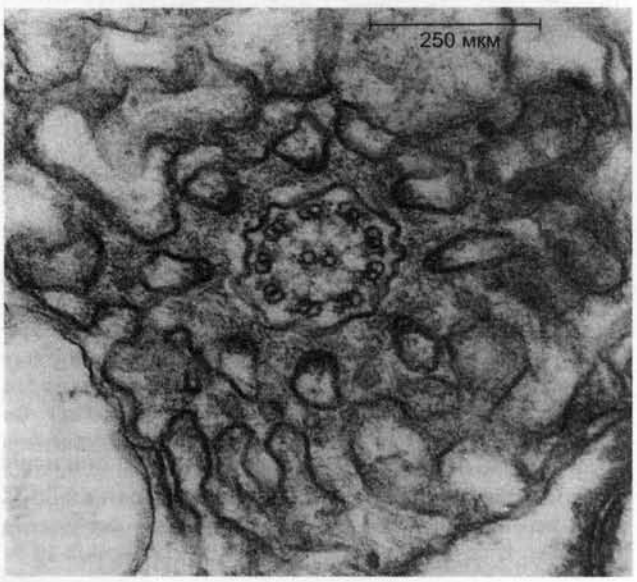
Илл. 280. Два типа организации выделительной системы.
А, Б — протонефридиальная система. Фильтрация первичной мочи осуществляется через межклеточное вещество верши циртоцита в канал протонефридия. Всасывание и секреция происходят также в канале протонефридия. В, Г — метанефридиальная система. Первичная моча фильтруется из кровеносных сосудов в целóм через щели, образованные подоцитами целомического эпителия. Всасывание и секреция осуществляются в выводящих каналах метанефридия. А и В — по Ruppert и Smith (1988), с изменениями; Б и Г — по Bartolomaeus и Ax (1992), с изменениями.

На основе метанефридиев возникают нефроны позвоночных животных и сегментарные почки большинства членистоногих. Во всех этих органах входное отверстие метанефридиального канала лежит рядом с местом фильтрации первичной мочи. В частности, ресничные воронки метанефридиев Onychophora и антеннальных, максиллярных или коксальных желез большинства Euarthropoda открываются в рудиментарную целомическую полость (так наз. целомический мешочек), стенка которой состоит полностью из подоцитов.

Метанефридии характерны для макроскопических Bilateria с целомической организацией (или происходящих от целомических форм), имеющих кро-

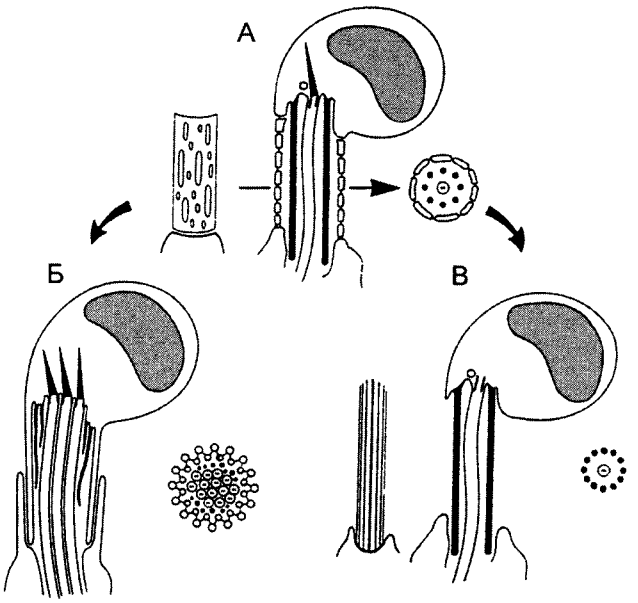


Илл. 281. Схема двух циклов движения жидкости (пунктирные стрелки) между кишкой и миксоцелем у насекомых: экскреция в мальпигиевых сосудах (А, справа) и всасывание растворенных питательных веществ в миксоцель (Б, слева).
Сплошными стрелками показано движение жидкости, поступающей с пищей, и её всасывание в миксоцель. В цикле Б жидкость из миксоцеля входит в заднюю часть средней кишки и движется вперед снаружи от перитрофической мембраны. Обратное всасывание жидкости вместе с питательными веществами в миксоцель происходит главным образом в слепых пилорических выростах. Здесь же всасывается жидкая фракция пищи. Цикл А начинается с секреции первичной мочи в просвет мальпигиевых сосудов, благодаря активному мембранному транспорту. Реабсорбция жидкости происходит в прямой кишке. По Berridge в Neville (1970).



Илл. 282. Поперечный срез верши соленоцита *Turbanella ocellata* как пример примитивного состояния фильтрующего протонефридиального аппарата Gastrotricha.
G.E. Rieger, Инсбрук.

http://jurassic.ru/



Илл. 283. Эволюция циртоцитов.
А — примитивное состояние: фильтрующий аппарат образован щелями в цилиндрическом придатке самого циртоцита. Б — верша образована переплетением пальцевидных выростов циртоцита и первой канальной клетки. В — моноцилиарный циртоцит (соленоцит); у взрослых кольчатых червей соленоциты впадают в общие нефридиальные каналы. Из Bartolomaeus (1994).

веносную систему. Напротив, протонефридии встречаются преимущественно у личинок, а также у ацеломических или псевдоцеломических взрослых форм размером не более нескольких миллиметров.

Исключениями из этого правила являются, в частности, приапулиды и некоторые кольчатые черви, которые при макроскопических размерах всё же имеют протонефридии. Наличие протонефридиев у взрослых кольчатых червей практически всегда сочетается с отсутствием кровеносной системы.

Протонефридии считаются наиболее примитивными органами выделения (илл. 283). Однако они могут возникать и вторично, что было показано недавними исследованиями мелких кольчатых червей и карликовых самцов *Bonellia*. Для кольчатых червей известны также случаи, когда циртоциты личинок непосредственно превращаются в метанефридиальные подоциты взрослых особей. Эти факты позволяют предположить, что метанефридии взрослых целомических Spiralia и протонефридии их личинок происходят из одного и того же зачатка.

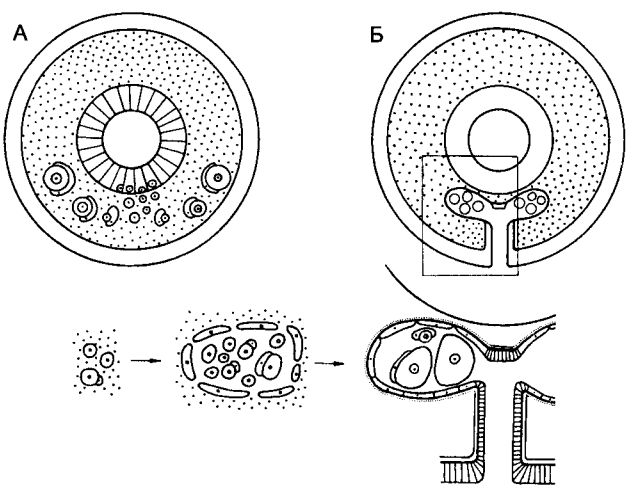
Секретирующие почки — это мальпигиевы сосуды, развитые, например, у насекомых (илл. 857). Их функционирование основано на перемещении жидкости в кишке, как показано на илл. 281.

Гонады и выведение половых продуктов

В отличие от многих «Coelenterata», у Bilateria крайне редко наблюдается развитие гамет в составе гастродермиса (илл. 284А). Чаще всего гаметы формируются в особых полостях — гонадах, которые возникают в толще мезодермальных тканей (илл. 284Б). В примитивном случае женские половые клетки выводятся из организма через разрыв стенки тела, а мужские — обычно с помощью специализированных железистых органов («Turbellaria» — Nemertodermatida).

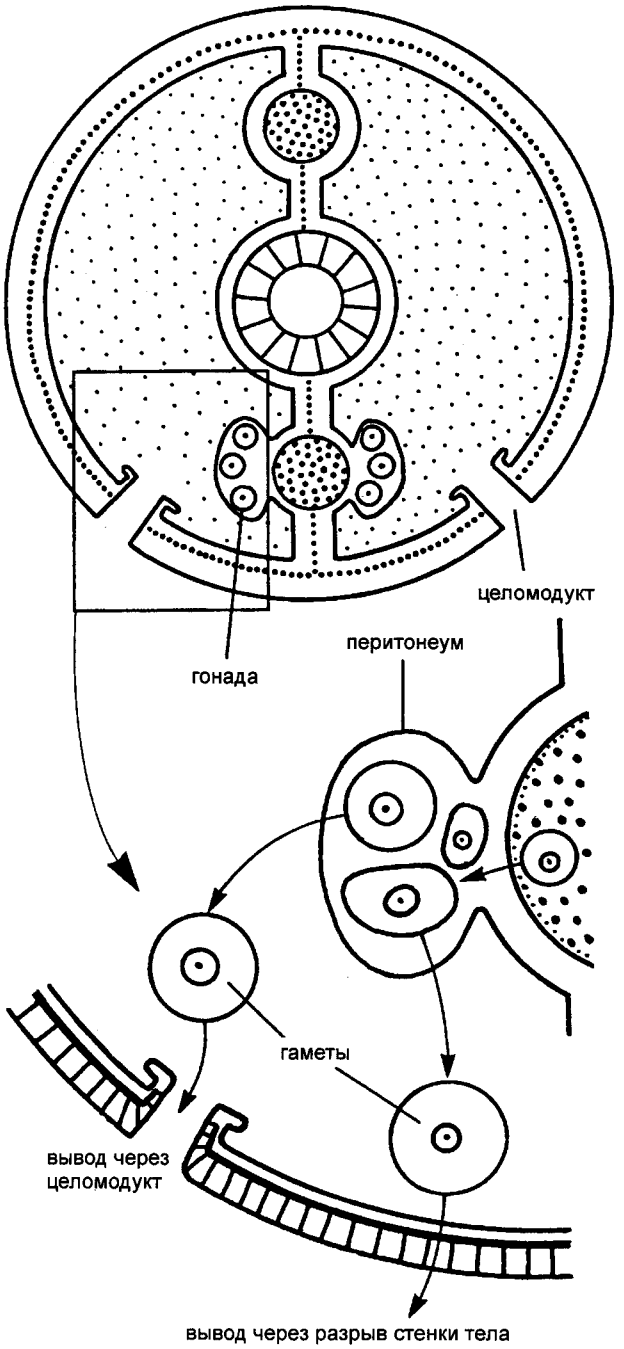
У целомических представителей Bilateria половые клетки в большинстве случаев формируются ретроперитонеально (непосредственно под целомическим эпителием, илл. 285). На определённом этапе созревания гаметы выходят через разрыв целомического эпителия в целóм, где завершают развитие и выводятся из организма через особые протоки — гонодукты. Примитивным способом оплодотворения, по-видимому, является внешний, при котором многочисленные мужские и женские гаметы выбрасываются в воду. При внутреннем оплодотворении у мужских особей развиваются копулятивные органы, а у женских — различные структуры (влагалища, половые бурсы, семяприемники и т.д.) для приёма, сортировки и транспорта чужих сперматозоидов.

Напротив, у ацеломических или псевдоцеломических Bilateria в большинстве случаев развиваются мешковидные гонады (илл. 284Б,В) с оболочкой ме-



Илл. 284. Строение гонад и выведение половых клеток у ацеломических форм. На схеме изображена женская половая система; мужская половая система устроена принципиально так же.
А — гаметы развиваются в базальной зоне гастродермиса (некоторые Nemertodermatida, Plathelminthes) или в мезодермальной соединительной ткани (напр., у Acoela и некоторых Prolecithophora). Женские половые клетки в примитивном случае выводятся через разрыв стенки тела; возможно также выведение через кишку. Б — гаметы развиваются в мешковидных гонадах, стенки которых формируются в ходе постэмбрионального развития из мезодермальных клеток (нижний ряд рисунков). С гонадами могут быть связаны выводные протоки эктодермального происхождения. Половое отверстие чаще всего непарное, расположено медианно на брюшной стороне тела. R. Rieger, Инсбрук.

http://jurassic.ru/



Илл. 285. Строение гонад и выведение половых клеток у целомических форм.

На схеме изображена женская половая система; мужская половая система устроена принципиально так же. Гаметы формируются под целомическим эпителием (ретроперитонеально), часто в области мезентериальных кровеносных сосудов. На определенной стадии развития гаметы через разрыв целотелия попадают в полость тела, где завершают созревание. Вывод половых клеток происходит обычно через целомодукты или выводные протоки метанефридиев, реже — через разрыв стенки тела. Оригинал R. Rieger, Инсбрук.

зодермального происхождения. Они также могут иметь собственные выводящие протоки, которые образуются — по крайней мере, частично — из эктодермы.

Систематика

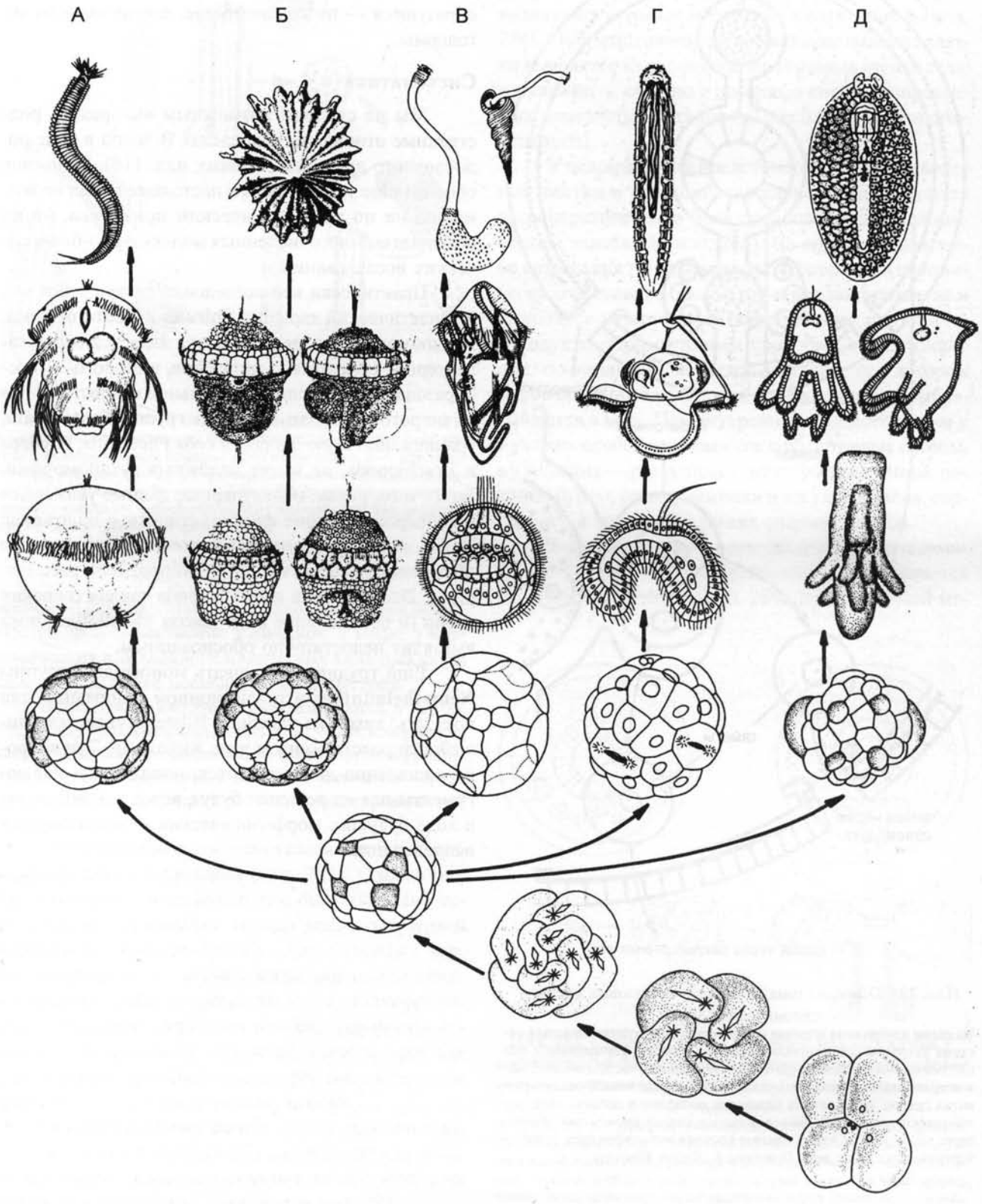
Мы не считаем возможным изобразить родственные отношения в пределах Bilateria в виде родословного древа (см., однако, илл. 116). Надёжное обоснование такого древа в настоящее время не возможно ни по морфологическим признакам, ни по результатам многочисленных молекулярно-биологических исследований.

Практически все исследователи признают монофилетический характер **Spiralia** и **Deuterostomia**. Аутапоморфией первого таксона является очень характерное спиральное дробление, а второго — преобразование бластопора в анальное отверстие (вторичноротость). В то же время группа **Tentaculata**, традиционно включающая в себя Phoronida, Bryozoa и Brachiopoda, не имеет надёжных аутапоморфий. Более того, новые молекулярные данные указывают на совершенно иное филогенетическое положение Brachiopoda. Хотя имеются серьёзные причины для сближения плеченогих с вторичноротыми, рассмотрение Deuterostomia и Brachiopoda как сестринских групп (и объединение их в таксон «**Radialia**») пока выглядит недостаточно обоснованным.

Ещё труднее обосновать монофилию группы **Nemathelminthes** в традиционном понимании или показать, какой из таксонов Bilateria является ближайшим родственником этих животных. Эти вопросы оживлённо дискутируются; дополнительные аргументы для их решения будут, вероятно, получены в ходе будущих морфологических и молекулярных исследований.

http://jurassic.ru/

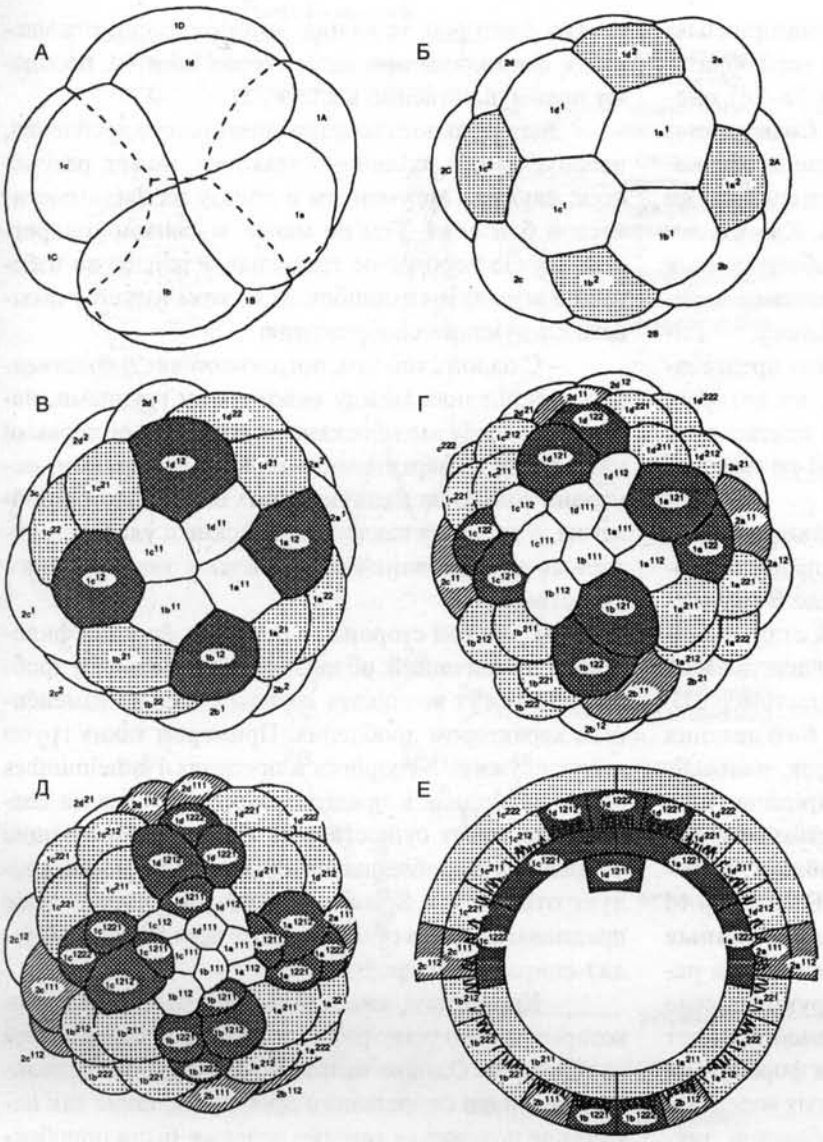
Spiralia



Илл. 286. Некоторые группы животных, в раннем развитии которых наблюдается спиральное дробление. А — Articulata (Polychaeta). Б — Mollusca (Gastropoda). В — Sipuncula. Г — Nemertini (Heteronemertini). Д — Plathelminthes (Polycladida). Последовательные стадии онтогенеза соединены стрелками. Из Siewing (1985).

Wolfgang Dohle, Берлин

http://jurassic.ru/



Илл. 287. Раннее развитие *Patella vulgata* (вид с анимального полюса зародыша). Первичные трохобласты выделены пунктиром, вторичные трохобласты — косой штриховкой, дополнительные трохобласты — двойной штриховкой.
А — стадия 8 бластомеров. Более мелкие micromeры (1a–1d) при дексиотропном дроблении смещаются вправо относительно более крупных макромеров (1A–1D). Б — стадия 16 бластомеров. Обособление зачатка первичных трохобластов ($1a^2$–$1d^2$, показаны пунктиром). В — стадия 32 бластомеров. Из 3-го квартета микромеров видна только клетка 3c. Г — стадия 64 бластомеров. Д — стадия 88 клеток. Все трохобласты сформированы и больше не делятся. Е — строение прототроха личинки. Трохобласты формируют два полных кольца и одно полукольцо, причем реснички сохраняются только в пределах одного кольца. Клетки эписферы не изображены. По Damen и Dictus (1994).

К Spiralia относят ряд групп Bilateria, обладающих особым **спиральным типом дробления**. Специфические признаки этого типа дробления, а именно образование клеточных квартетов, наклонное положение веретён деления, обособление пары первичных мезодермальных клеток и строго детерминированная судьба большинства бластомеров, были выявлены ещё в начале XX века на основании изучения развития моллюсков и кольчатых червей. Впоследствии спиральное дробление было описано, в частности, для Plathelminthes, Nemertini, Sipuncula и Echiura; в дроблении некоторых других групп можно обнаружить черты сходства со спиральным.

В качестве примера рассмотрим ход спирального дробления в развитии моллюска *Patella vulgata*; данный вариант дробления, по-видимому, близок к исходному для моллюсков (илл. 287). Оплодотворённая яйцеклетка дважды делится в меридиональном направлении (т.е. борозды деления проходят через анимальный и вегетативный полюсы зародыша), что соответствует общему плану развития Metazoa. В результате образуются четыре бластомера, лежащих в одной плоскости; их принято обозначать заглавными буквами A, B, C и D. Третье деление происходит экваториально и приводит к образованию восьми бластомеров, расположенных двумя группами (**квартетами**) по четыре клетки, причём клетки каждого квартета расположены в одной плоскости (илл. 287А). На вегетативном полюсе лежат четыре более крупные клетки — **макромеры**, обозначаемые как 1A, 1 B, 1 C и 1D. На анимальном полюсе лежат четыре более мелкие клетки — **микромеры** 1a, 1b, 1c и 1d. Микромеры смещены относительно макромеров примерно на 45° вправо (**дексиотропно**), если смотреть со стороны анимального полюса, и располагаются в углублениях между макромерами. Затем

http://jurassic.ru/

квартет макромеров ещё раз делится экваториально и несколько неравномерно, в результате чего образуется второй квартет микромеров (клетки 2a–2d), смещённый приблизительно на 45° влево (**леотропно**) относительно макромеров, которые теперь обозначаются 2A–2D. Первый квартет микромеров также экваториально делится на два квартета. Клетки, лежащие ближе к анимальному полюсу, обозначаются верхним индексом 1 ($1a^1$–$1d^1$), а те бластомеры, которые лежат ближе к вегетативному полюсу, — индексом 2 ($1a^2$–$1d^2$) (илл. 287Б). Последние представляют собой первичные трохобласты, из которых впоследствии развиваются ресничные клетки прототроха. Таким образом, в результате 4-го деления возникают 16 бластомеров.

Два последующих деления (дексиотропное и леотропное) приводят к образованию ещё двух квартетов микромеров, а именно 3a–3d после 5-го деления и 4a–4d после 6-го деления. На этой стадии синхронность дробления утрачивается: вначале делятся клетки трохобласта, а позже всех — бластомер 3D, который разделяется на 4D и 4d. После 6-го деления дробления зародыш состоит из 64 клеток, дальнейшая судьба которых строго детерминирована (илл. 288). Очень важной в морфогенетическом отношении является клетка 4d, или **протомезобласт**, из которого возникает почти вся мезодерма. Бластомер 4d делится равномерно на правую и левую **первичные мезодермальные клетки** ($4d^1$ и $4d^2$), которые в результате интенсивных делений формируют парные мезодермальные полоски. Большое значение имеет также клетка 2d, из которой в основном формируется эктодерма личинки. В состав ресничных колец могут входить, помимо первичных трохобластов, также вторичные и дополнительные трохобласты (илл. 287Е). Некоторые из них вторично утрачивают реснички и превращаются в опорные клетки прототроха.

У *Patella* и многих других моллюсков все четыре макромера имеют одинаковые размеры и делятся синхронно, то есть отдельные квадранты эмбриона морфологически неразличимы (гомоквадрантное дробление). Эксперименты показали, что роль каждого квадранта на данной стадии ещё не определена, то есть квадранты являются эквипотентными. Определение судьбы макромеров происходит только после отделения 3-го квартета микромеров и осуществляется благодаря взаимодействию клеток: тот макромер, который первым вступает в контакт с микромерами, детерминируется как 3D. У других видов моллюсков и большинства полихет уже первых два деления являются неравномерными (гетероквадрантный эмбрион). Самый крупный макромер почти всегда дифференцируется как D. Детерминация макромеров определяется распределением цитоплазматических факторов: те из них, которые имеют отношение к формированию бластомеров 2d и 4d, попадают преимущественно в клетку D.

Значительное сходство спирального дробления, наблюдаемое в различных таксонах, может, разумеется, служить аргументом в пользу их филогенетической близости. Тем не менее, в каждом конкретном случае необходим тщательный анализ во избежание возможных ошибок. При этом нужно учитывать следующие соображения:

– С одной стороны, предположение о родственных отношениях между некоторыми группами, например между моллюсками и кольчатыми червями или между немертинами и плоскими червями, основано только на наличии у них спирального дробления, в то время как анатомические и ультраструктурные исследования не выявляют значительного сходства.

– С другой стороны, в пределах древних филогенетических линий, обладающих спиральным дроблением, могут возникать группы с сильно изменённым характером дробления. Примером таких групп могут служить Neoophora в пределах Plathelminthes или Cephalopoda в пределах Mollusca. Отсюда следует, что могут существовать группы, не имеющие спирального дробления, которые, тем не менее, следует относить к Spiralia. Некоторые авторы даже предполагают, что общий предок всех Bilateria обладал спиральным дроблением.

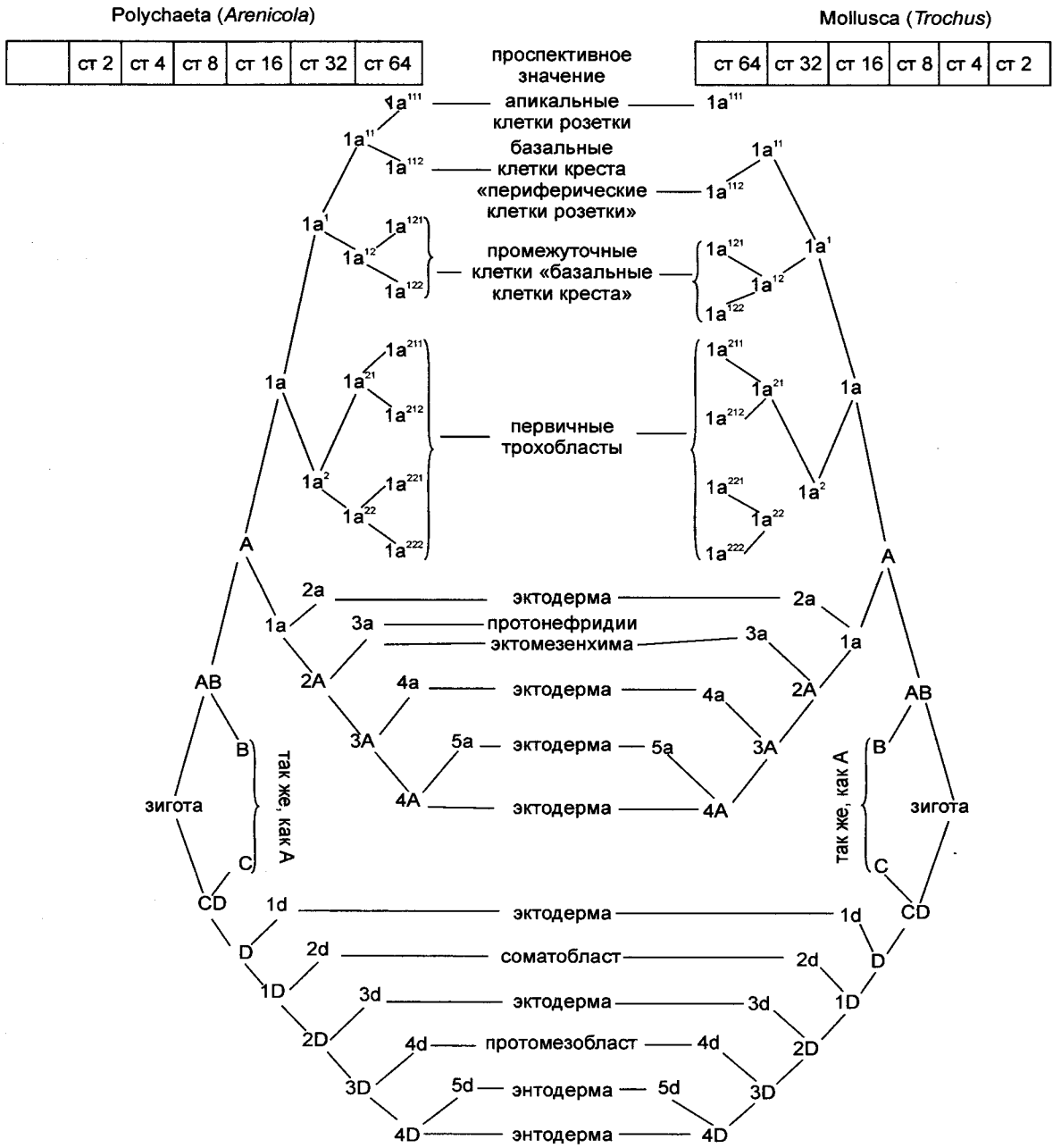
– Кроме того, имеется много групп, в развитии которых можно усмотреть «сходство» со спиральным дроблением. Однако нельзя исключить, что отдельные признаки спирального дробления, такие как наклонное положение веретён деления, были приобретены конвергентно.

– Наконец, далеко не все опубликованные описания можно считать совершенно надёжными. В последнее время интерес к спиральному дроблению вновь возрос в связи с изучением вопросов клеточной дифференцировки. Разработан ряд методов (в частности, мечение клеток красителями и иммуноцитохимическая характеристика отдельных бластомеров), которые могут быть использованы для повторного изучения спирального дробления. Можно ожидать, что будущие исследования дадут обширный материал для сравнительного анализа.

В настоящее время к Spiralia относят следующие группы:

Annelida и **Arthropoda** вместе составляют монофилетическую группу Articulata, которая выделяется на основании таких признаков, как целомическая сегментация, наличие преанальной зоны роста и вентральной системы ганглиев в виде брюшной нервной цепочки (или «нервной лестницы»). У боль-

http://Jurassic.ru/



Илл. 288. Соответствие проспективного значения клеток при спиральном дроблении Polychaeta (*Arenicola*) и Gastropoda (*Trochus*).
Из Siewing (1969).

шинства видов Annelida, особенно у Polychaeta, наблюдается типичное спиральное дробление (илл. 286); такой же способ дробления, очевидно, был и у общего предка Articulata. В эволюции членистоногих спиральное дробление сменилось поверхностным; случаи полного дробления с наклонным положением веретён деления, известные для некоторых ракообразных («Cladocera», Cirripedia, Euphausiacea), следует рассматривать как вторичные. Спиральное дробление сильно видоизменяется также в некоторых группах «Oligochaeta» и у Hirudinea (Clitellata).

Echiura, которые, возможно, представляют собой сестринскую группу Articulata, обладают типичным спиральным дроблением.

Mollusca, возможно, являются ближайшими родственниками группировки Articulata+Echiura. Это предположение основано на значительном сходстве в проспективном значении отдельных бластомеров (илл. 288). Особо следует упомянуть значение бластомера 4d как протомезобласта, формирование большей части туловищной эктодермы из клетки 2d и дифференцировку трохобластов. Дополнительным

http://jurassic.ru/

аргументом служит явное сходство между трохофорой полихет и личинками многих моллюсков. В пределах моллюсков известны многочисленные случаи модификации спирального дробления. Богатые желтком яйца Cephalopoda претерпевают неполное дискоидальное дробление, причем зародышевый диск исходно обладает билатеральной симметрией; таким образом, у головоногих моллюсков исчезают все признаки спирального дробления.

Для **Sipuncula** описано типичное квартетное спиральное дробление с дифференцировкой мезодермы из бластомера 4d.

Дробление Nemertini можно рассматривать как спиральное, поскольку клетки располагаются квартетами с характерным смещением. Однако анимальные бластомеры у зародышей немертин обычно крупнее, чем вегетативные, хотя и имеют бóльшую скорость деления. Развитие первичных мезодермальных клеток из бластомера 4d для немертин не доказано.

Plathelminthes — ещё одна группа, исходным для которой считают спиральное дробление. Отчётливые признаки спирального дробления имеются только в таксонах с примитивным эндолецитальным способом формирования яйца («Archoophora»), причём детально изучено только развитие Polycladida. Имеющиеся сообщения противоречивы. По одним наблюдениям, бластомер 4d делится на две первичные мезодермальные клетки, по мнению других исследователей, из 4d образуется не только мезодерма, но и вся энтодерма зародыша. У Acoela уже второе деление дробления является экваториальным, поэтому формируются не квартеты, а дуэты бластомеров.

Относительно **Gnathostomulida** в литературе имеется лишь краткое упоминание о том, что они, вероятно, обладают спиральным дроблением. Дробление **Kamptozoa** также рассматривают как спиральное.

Для некоторых групп животных характерны «элементы» спирального дробления. В частности, у **Phoronida** и **Pogonophora** образуются квартеты бластомеров, которые, однако, расположены не так, как при спиральном дроблении. Проспективное значение бластомеров в этих группах также не соответствует тому, что наблюдают у кольчатых червей и моллюсков.

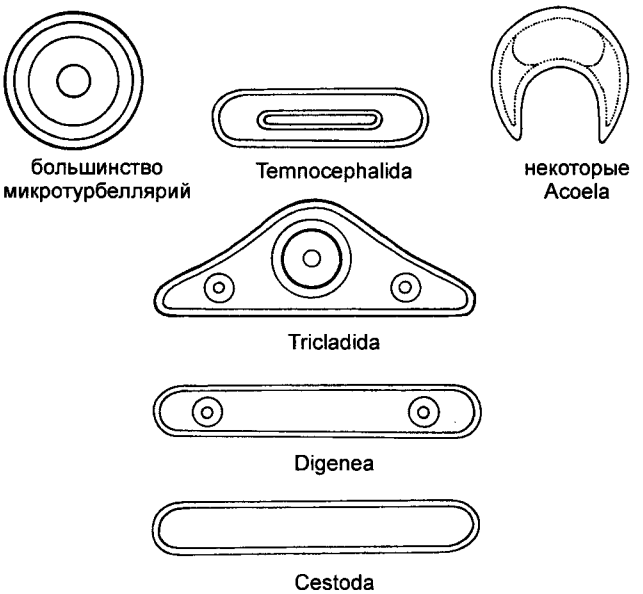
Таким образом, можно заключить, что существует несколько групп с типичным спиральным дроблением (Annelida, Echiura, Mollusca, Sipuncula). Дробление в некоторых другие группах (Nemertini, Plathelminthes, Gnathostomulida, Kamptozoa), очевидно, проходит по спиральному типу, но его гомологию с дроблением кольчатых червей и моллюсков пока нельзя считать доказанной. Наконец, элементы спирального дробления, наблюдаемые в некоторых группах (например, наклонное расположение веретён деления у некоторых Crustacea или квартеты бластомеров у Phoronida и Pogonophora), скорее всего, возникли в результате конвергенции. Принадлежность ракообразных и погонофор к Spiralia обоснована не характером дробления, а другими апоморфными признаками.

http://jurassic.ru/

Plathelminthes, Плоские черви

Из более чем 13 000 ныне живущих видов Plathelminthes (в англоязычной литературе принято написание Platyhelminthes) свободноживущие формы составляют всего около четверти; это ресничные черви, или «Turbellaria». Последние обитают, преимущественно, на дне моря и в пресных водах (песок, ил, водоросли); некоторые из турбеллярий проникают и в наземные биотопы в виде микроскопических или — особенно в тропиках и субтропиках — макроскопических почвенных форм. Группа, прежде всего, известна большим числом паразитических представителей. В частности, человек и домашние животные являются окончательными или промежуточными хозяевами трематод (к примеру, печёночной двуустки *Fasciola hepatica* или шистосомы *Schistosoma mansoni*) и ленточных червей (цестод, например эхинококка, альвеококка, свиного цепня). Окончательными хозяевами плоских червей являются, преимущественно, позвоночные животные, а промежуточными — в большинстве случаев беспозвоночные, особенно моллюски и членистоногие. Паразитические и комменсальные виды имеются также и среди турбеллярий. При этом связи турбеллярий с хозяевами варьируют от простого комменсализма до чистого эндопаразитизма и, таким образом, представляют интерес для понимания эволюции паразитизма у плоских червей.

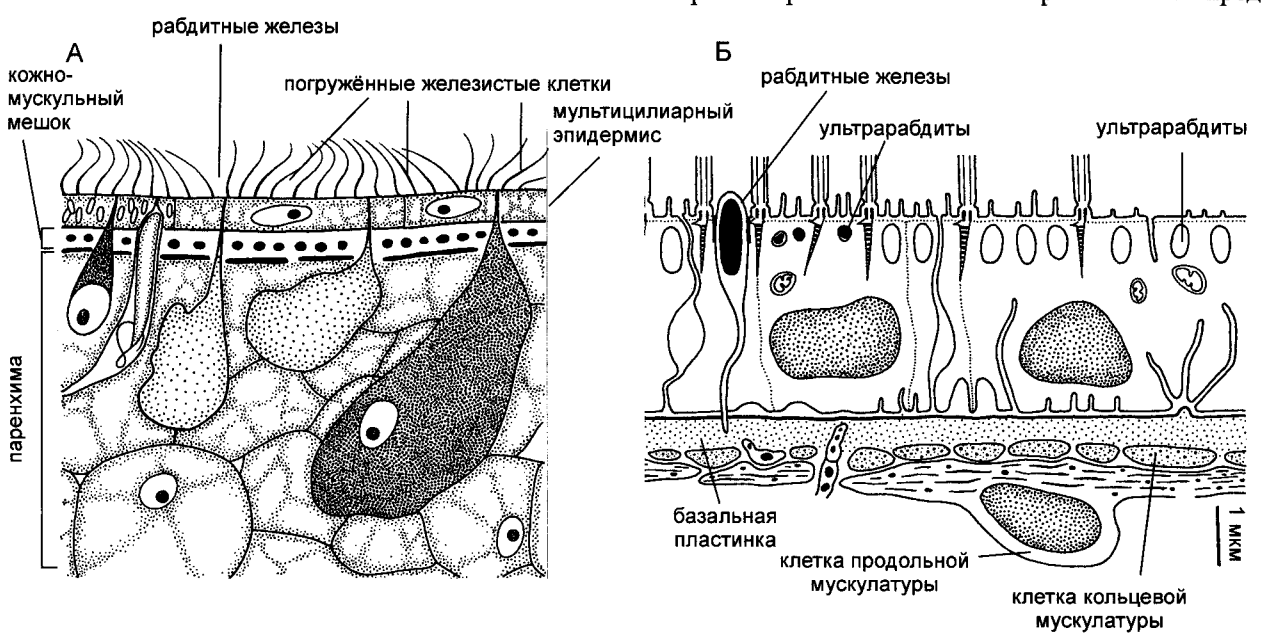
R. Rieger, Инсбрук



Илл. 289. Схематические поперечные срезы различных представителей Plathelminthes.
R. Rieger, Инсбрук.

Личиночные стадии имеются лишь у отдельных групп свободноживущих Plathelminthes. Напротив, паразитические формы всегда имеют личинку (например, мирацидий, церкария, онкосфера, онкомирацидий). Прямое развитие считают первичным для плоских червей.

Свободноживущих Plathelminthes уже более ста лет рассматривают как самых примитивных пред-



Илл. 290. А — светооптический поперечный срез через покровы (эпидермис, кожно-мускульный мешок и нижележащая паренхима) *Mesostoma ehrenbergi*. Б — покровы и кожно-мускульный мешок неоофорных Plathelminthes, как правило имеющих сильно развитую базальную пластинку.
Эпидермис может быть клеточным (слева) или синцитиальным (справа); в последнем случае тела клеток, содержащие ядра, часто располагаются под базальной пластинкой. А — по Göltenboth и Heitkamp (1977), с изменениями; Б — оригинал S. Tyler, Ороно.

http://jurassic.ru/

ставителей Bilateria, и поэтому данная группа занимает центральное место в гипотезах о происхождении последних. Это червеобразные организмы, не разделённые на сегменты (амерные) и в большинстве случаев лишённые полости тела (ацеломические). Размеры их составляют от 1 мм (например, почвенные или интерстициальные микротурбеллярии — см. илл. 311А, 313В) до 0,5 м (например, пресноводные планарии из оз. Байкал или наземная триклада *Bipalium kewense*, которая была известна в Китае уже в IX веке под названием «Doko»). Паразитические формы, например печёночная двуустка *Fasciola hepatica* (илл. 329), имеют несколько сантиметров в длину. Самый крупный представитель плоских червей — широкий лентец *Diphyllobothrium latum* (илл. 355) — достигает длины 25 м.

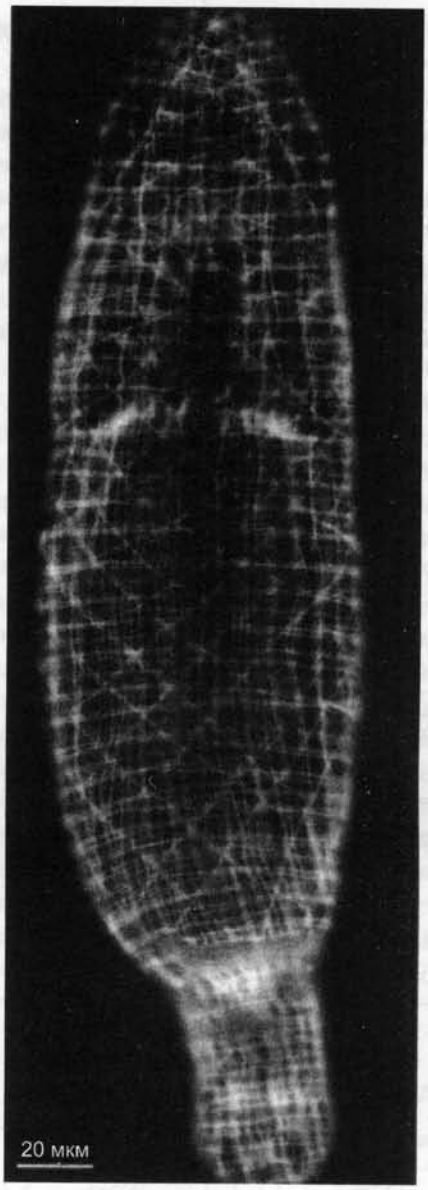
Среди турбеллярий относительно крупные формы встречаются только в двух подгруппах: это преимущественно пресноводные триклады, или планарии (илл. 292, 296А, 297Г, 306А, 313Б) и морские поликлады (илл. 297Д, 313А). Последних из-за необычной расцветки часто путают с голожаберными моллюсками или донными гребневиками.

Крупные формы имеют сильно уплощённое тело (отсюда название таксона, см. илл. 289). Благодаря этому расстояние от любой точки тела до поверхности составляет, самое большее, несколько миллиметров, что позволяет тканям животного получать кислород путём диффузии. Напротив, мелкие свободноживущие формы часто имеют округлое в поперечном сечении тело (50–500 мкм в диаметре). Органы дыхания и органы кровообращения отсутствуют. Только у некоторых сосальщиков между кишкой и протонефридиальными канальцами развивается система каналов с собственной эндотелиальной выстилкой (так называемые «лимфатические сосуды»), которая, возможно, служит для распределения питательных веществ.

В пределах Plathelminthes в настоящее время различают три монофилетические группы. Почти исключительно морские **Acoelomorpha** (илл. 311) и, преимущественно, пресноводные **Catenulida** (илл. 312) включают мелкие формы, весьма примитивные по многим признакам. Группа **Rhabditophora** (илл. 313) составляет основную массу Plathelminthes, в том числе и их паразитических представителей.

Строение

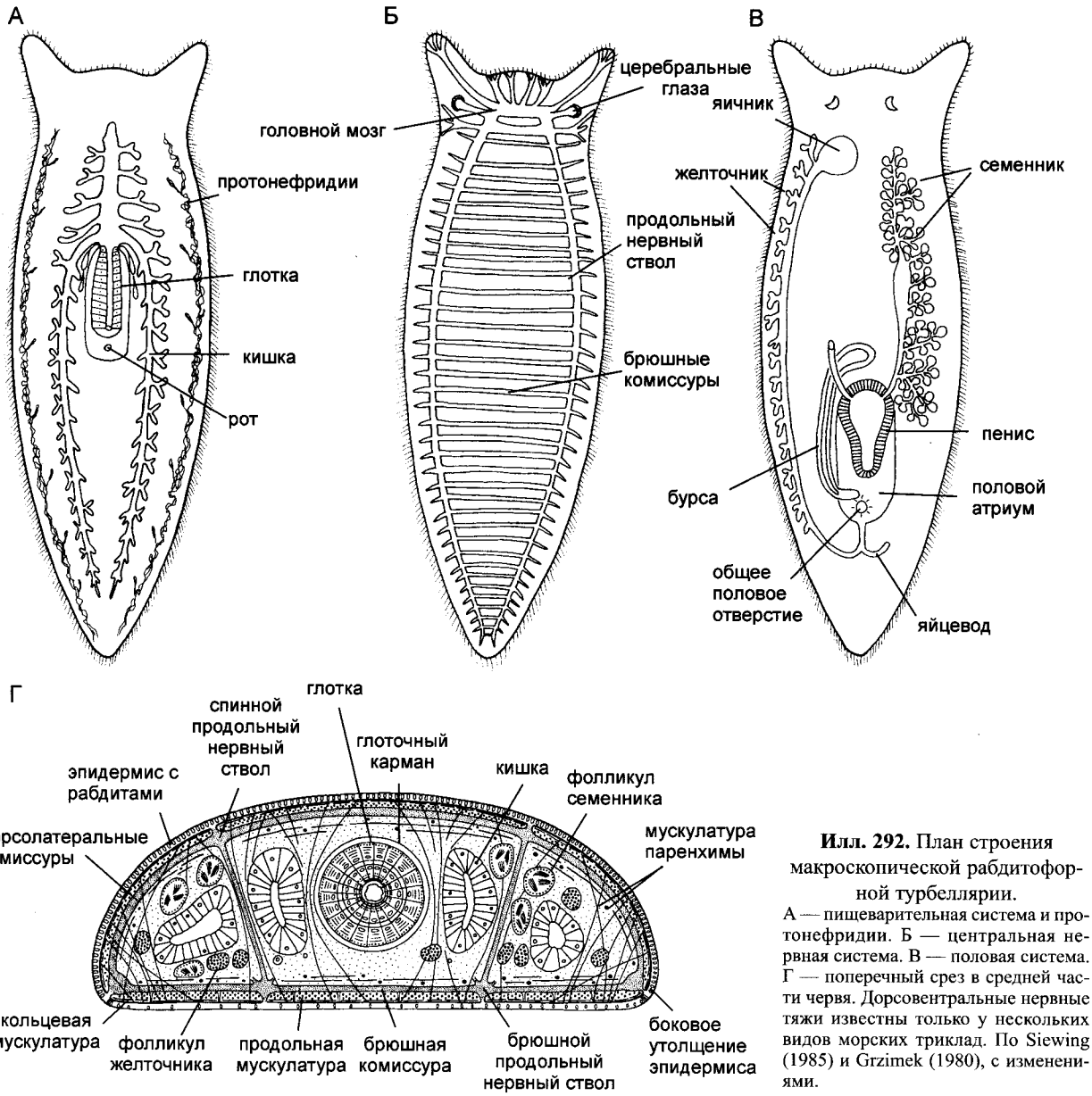
Эпидермис Plathelminthes (илл. 290, 324, 342) исходно мультицилиарный, однослойный или (реже) многорядный и всегда богат железами. Тела железистых клеток обычно погружены под базальную пластинку, а их секрет выводится наружу через тонкие шейки.



Илл. 291. Организация кожно-мускульного мешка Plathelminthes, состоящего из внешней кольцевой, внутренней продольной и промежуточной диагональной мускулатуры.
Флюоресцентный метод выявления фибриллярного актина после окрашивания родамин-фаллоидином. Тотальный препарат только что вышедшей из яйца особи *Macrostomum hystricinum marinum*. Оригинал W. Salvenmoser, Инсбрук.

Под эпидермисом расположены мышцы **кожно-мускульного мешка.** Это внешние кольцевые и внутренние продольные мышцы, между которыми часто имеются ещё диагональные мышечные волокна, расположенные крест-накрест (илл. 291). У поликлад продольные мышцы часто находятся непосредственно под эпидермисом. У трематод диагональные волокна лежат внутри слоя продольной мускулатуры. Мышечные волокна исходно одноядерные и относятся к гладкому типу. Мышцы погружены в базальный матрикс или тесно с ним связаны. Ядро-

http://jurassic.ru/



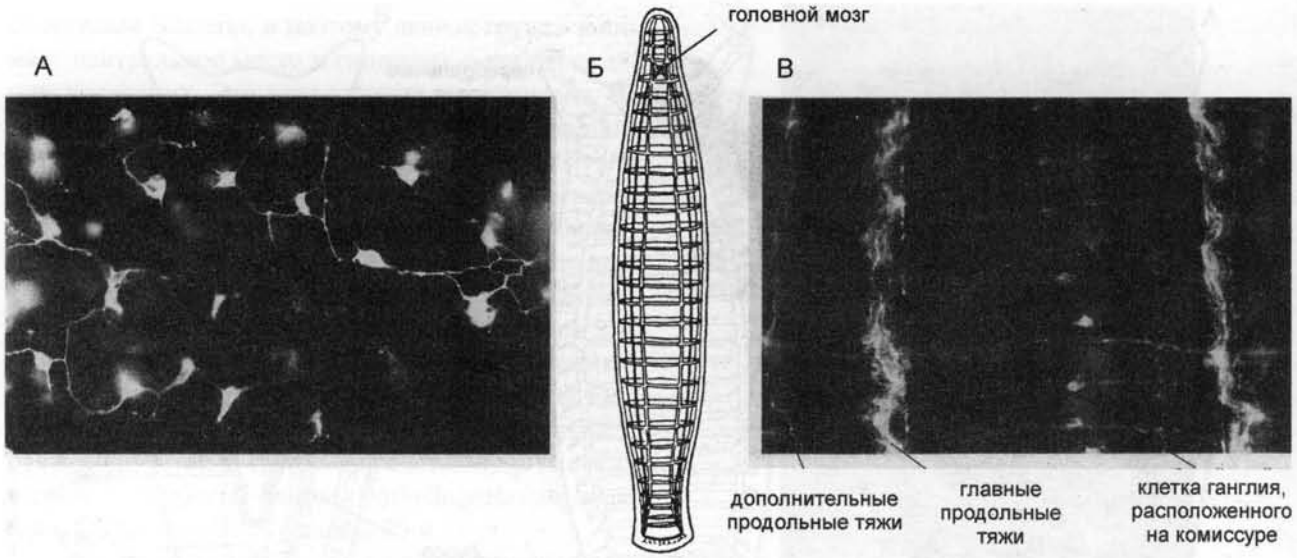
Илл. 292. План строения макроскопической рабдитофорной турбеллярии.
А — пищеварительная система и протонефридии. Б — центральная нервная система. В — половая система. Г — поперечный срез в средней части червя. Дорсовентральные нервные тяжи известны только у нескольких видов морских триклад. По Siewing (1985) и Grzimek (1980), с изменениями.

содержащие части эпидермальных клеток часто лежат глубоко под матриксом (под базальной пластинкой). Такой «погружённый эпидермис» возникает, по крайней мере, у Neodermata, благодаря тому, что при дифференцировке стволовых клеток их перикарионы остаются под кожно-мускульным мешком (илл. 311Б, 317). У паразитических форм интегумент вместе с подлежащей **паренхимной мускулатурой** может формировать присоски.

Локомоция микротурбеллярий и некоторых личиночных стадий паразитических плоских червей осуществляется исключительно с помощью мультицилиарного эпидермиса (илл. 290А). Эти животные свободно плавают в воде, что в большинстве случаев сопровождается вращением тела, или скользят по выделяемой на субстрат слизистой дорожке. Слизь производится многочисленными одноклеточными железами. Кроме того, в эпидермальных клетках имеются мелкие пузырьки («ультрарабдиты»), расположенные между апикальным цитоскелетом («cell web») и клеточной мембраной и выделяющие наружу слизеподобный секрет. Скорость движения, вероятно, зависит как от густоты расположения ресничек (их примерно две–шесть, чаще четыре на 1 мкм^2), так и от их длины (5–10 мкм). Мускулатура обеспечивает сокращение и вытягивание тела, причём направление ресничного скольжения меняется благодаря изменению формы тела. Кроме того, важнейшим структурным элементом является внеклеточный матрикс, и, прежде всего, базальная пластинка эпидермиса. Последняя содержит, подобно настоящей кутикуле, коллагеноподобные волокна, направленные продольно или по спирали под углом к продольной оси тела и выполняющие механическую опорную функцию.

У многих плоских червей, и, прежде всего, макротурбеллярий, ресничное скольжение дополняют волнообразные сокращения мышц, особенно заметные по краям

http://Jurassic.ru/



Илл. 293. Строение нервной системы Plathelminthes.
А — периферический сенсорный плексус *Macrostomum pusillum* как пример примитивного состояния, сходного с тем, которое наблюдается у «Coelenterata». Б — нервная система Proseriata, построенная по типу ортогона. В — фрагмент ортогона на брюшной стороне тела *Bothriomolus balticus*. А, В — иммуноцитохимическое окрашивание серотонинэргических нейронов. А — оригинал W. Salvenmoser и P. Ladurner, Инсбрук; Б — по Reisinger (1972); В — по Joffe и Reuter (1993).

тела (илл. 313А). Паразитические формы часто передвигаются только при помощи мышц. Личинки трематод (церкарии) плавают благодаря работе мускулистого хвоста; данный способ локомоции не встречается у других представителей Plathelminthes.

Увеличение числа эпидермальных клеток (включая и железистые) происходит, как и во всех других тканях, за счёт недифференцированных, так называемых стволовых клеток (**необластов**). Необласты почти всегда располагаются в паренхиме и оттуда мигрируют в эпидермис. Данные клетки хорошо известны во всех группах, кроме Acoelomorpha. Необласты являются также основным источником формирования новых покровов (неодермиса) после сбрасывания личиночного эпидермиса в развитии паразитических Plathelminthes, которые по этой причине обозначаются как Neodermata.

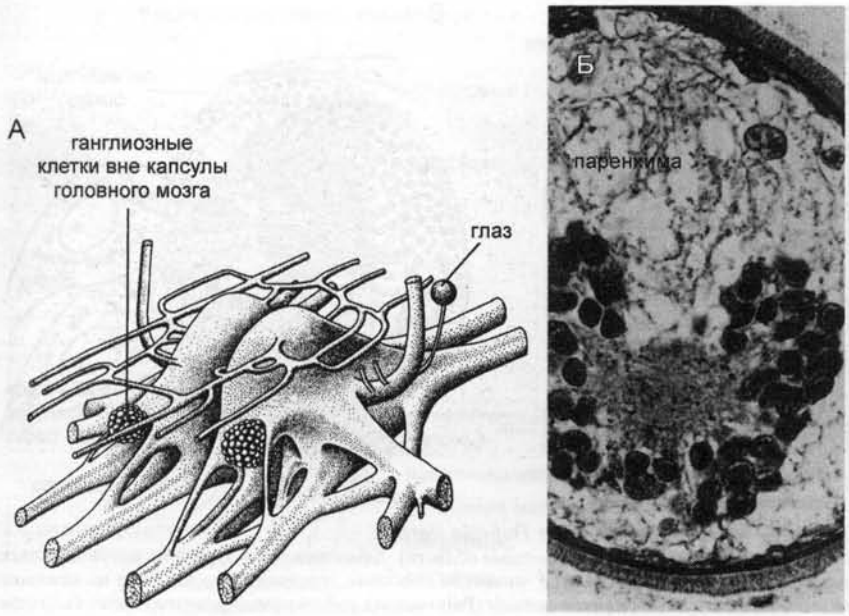
Интересно, что в пределах Plathelminthes крайне редко встречаются настоящие твёрдые кутикулярные образования (например, у Temnocephalida). Твёрдые склеротизированные элементы часто присутствуют в составе эпидермиса и органов размножения у некоторых червей. Однако они представляют собой либо уплотнения базальной пластинки (ср. крючья хобота скребней), либо внутриклеточные образования («псевдокутикула»; ср. панцири некоторых коловраток).

Нервная система плоских червей (за исключением некоторых Acoelomorpha) состоит из **головного мозга**, погружённого под кожно-мускульный мешок (илл. 292Б, 293Б, 294), от которого отходит некоторое число одетых оболочкой **продольных стволов**. Последние часто связаны поперечными **комиссурами**, образуя характерную прямоугольную решетку — **ортогон** (илл. 293Б,В). Ортогон складывается из локальных сгущений нервного плексуса, расположенного внутри мышечных слоёв или под ними. Помимо ортогона, может присутствовать эпидермальный и субэпидермальный плексус — сетчатое или войлокообразное переплетение отростков нейронов (илл. 293А). Эти нейроны образуют **периферическую нервную систему**, которая связана волокнами с головным мозгом и продольными стволами ортогона (**центральной нервной системой**).

Большинство Plathelminthes, включая, как ни удивительно, и паразитические формы, имеют богато развитые органы чувств и **ресничные рецепторы** (воротничковые рецепторы, сенсорные реснички) самой разнообразной ультраструктуры (илл. 196). Широко распространены несколько типов глаз, устроенных по схеме «**пигментных бокалов**» (илл. 296), и **статоцисты** (илл. 311А).

Пищеварительная система в некоторых паразитических группах полностью редуцирована (например, Cestoda, Fecampiida); в этих случаях питательные вещества поглощает специализированная поверхность тела, т.е. это осуществляется «парентерально». Особым способом получения питательных веществ отличаются виды, имеющие одноклеточных симбионтов. В обычном же случае пища попадает в кишку через мускулистую и богатую железами эктодермальную глотку. Анальное отверстие почти всегда отсутствует. Характер разветвления кишки и различные морфологические типы глотки (**простое ро-**

http://jurassic.ru/

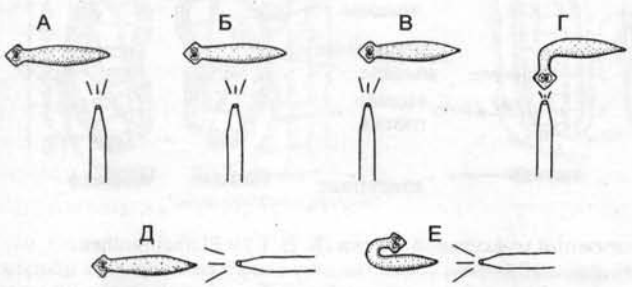


Илл. 294. А — реконструкция головного мозга, брюшных (толстые) и спинных (тонкие) продольных нервных стволов *Notoplana*. Размер головного мозга несколько мм. Б — поперечный срез головного мозга *Kythorhynchus* sp., демонстрирующий периферическое расположение клеточных тел нейронов. А — по Chien и Koopowitz (1972); Б — оригинал G. Rieger, Инсбрук.

товое отверстие, **pharynx simplex**, **pharynx plicatus**, **pharynx bulbosus**, илл. 298) составляют важные диагностические признаки. Pharynx bulbosus встречается также у паразитических форм, поскольку далеко не все они лишены ротового отверстия и кишки. Имеется как внеклеточное, так и внутриклеточное пищеварение, в связи с чем в стенках кишки присутствуют и фагоцитирующие клетки, и экзокринные железы (илл. 189Г). Кишка, подобно гастроваскулярной системе кишечнополостных, служит также для распределения питательных веществ (илл. 297). Особым строением пищеварительного аппарата обладают бескишечные турбеллярии (илл. 298А).

Большинство свободноживущих форм — хищники. Многие микротурбеллярии и некоторые поликлады питаются водорослями (прежде всего диатомовыми).

Некоторые виды, имеющие симбионтов из числа зелёных водорослей, диатомей или динофлагеллят, во взрослом состоянии не питаются. Однако для большинства форм с автотрофными симбионтами, вероятно, характерен смешанный тип питания. Широко распространена способность переживать длительные периоды без пищи, что сопровождается уменьшением размеров тела (явление «обратного роста», или «degrowth»).



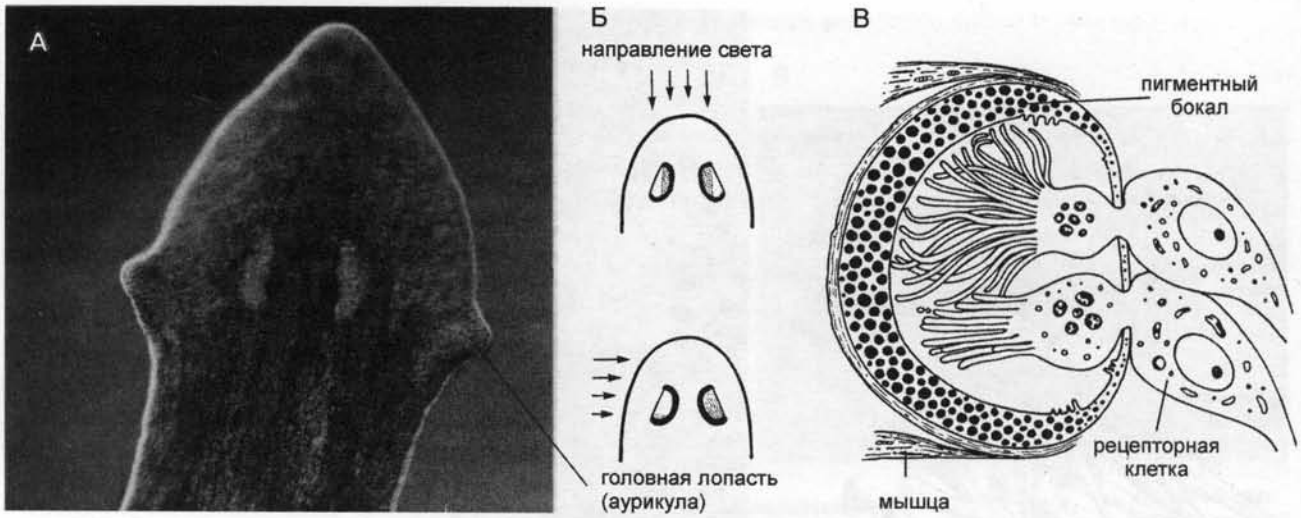
Илл. 295. Реакции планарий на струю воды из пипетки. Раздражение заднего конца (А) или середины тела (Б) не вызывает никакой реакции; (В) раздражение аурикул («ушей»), (Г) реакция на (В); (Д) раздражение сзади по продольной оси животного, (Е) реакция на (Д), после того как струя достигает «ушей». По Doflein (1925) из Bresslau (1927–33).

С гистологической точки зрения пространство между кишкой и покровами можно рассматривать как первичную полость тела. У микротурбеллярий, среди которых, вероятно, находятся и самые примитивные представители Plathelminthes, **полость тела** может быть практически вытеснена кишкой (илл. 299А), но может присутствовать даже в виде более или менее обширного **псевдоцеля** (некоторые Catenulida, илл. 299Б).

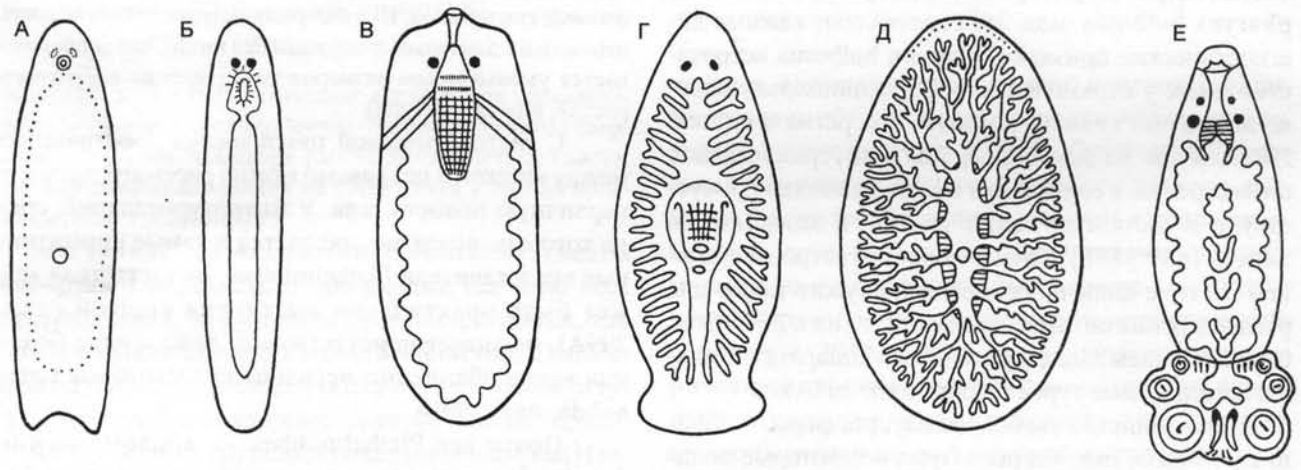
Почти все Plathelminthes — **ацеломические** формы. Это означает, что пространство между базальными пластинками эпидермиса и гастродермиса заполнено **паренхимой**, в которой лежат органы выделения и осморегуляции, а также половая система (илл. 299В). Соединительная ткань состоит в большинстве случаев из межклеточного матрикса и клеток различных типов (необласты, мышечные клетки, клетки паренхимы). В пространстве между эпидермисом и гастродермисом могут также лежать погружённые тела клеток эпидермиса (либо неодермиса).

Цитоплазма всех этих клеток, за исключением регенеративных необластов (илл. 299А), играет роль внутриклеточного гидростатического скелета. Вместе с кишкой и межклеточным матриксом (в частности, базальной пластинкой эпидермиса) клетки действуют как антагонисты мускулатуры (кожно-мускульного мешка и паренхимных мышц), что и обеспечивает поддержание и изменение видоспецифичной формы тела.

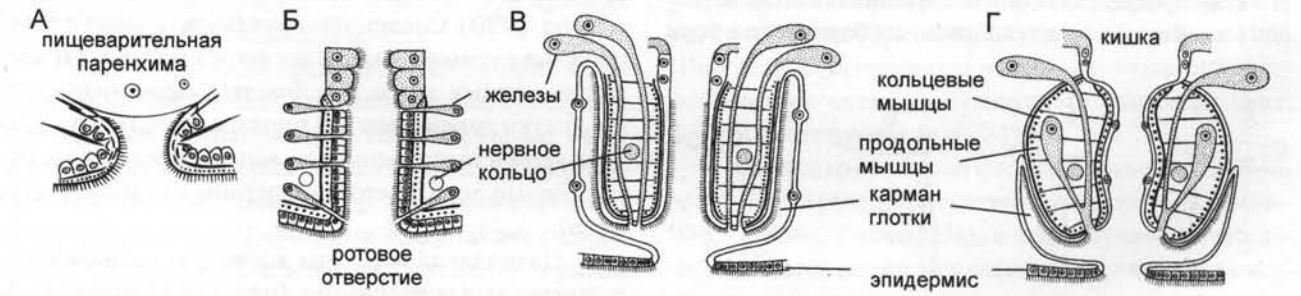
http://jurassic.ru/



Илл. 296. А — передний конец тела *Dugesia tigrina*.
Глаза расположены под углом к оси тела; видны парные доли головного мозга (светлые области). Хемосенсорные аурикулы могут двигаться как «уши». Б — освещение глазных бокалов при различном направлении света: животное способно определять направление на источник света. В — ультраструктура инвертированного пигментного бокала у *Notoplana acticola* (Polycladida): рабдомерный рецептор имеет типичное строение, мышцы обеспечивают подвижность пигментного бокала. На свету микроворсинки рецептора расположены упорядоченно (внизу), в темноте — неупорядоченно (вверху). А — оригинал R. Buchsbaum, Пасифик Гров; Б — по Pearse et al. (1987); В — по MacRae (1967).

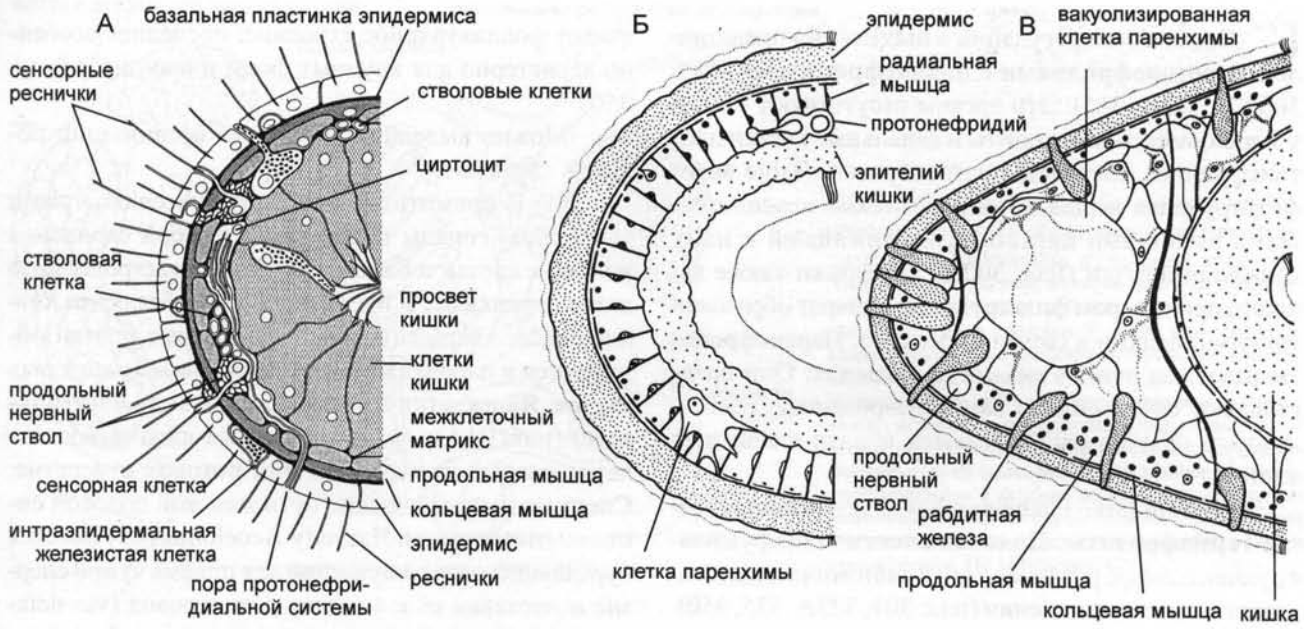


Илл. 297. Форма кишки Plathelminthes.
А — Acoela. Б — Macrostomida. В — Lecithoepitheliata. Г — Tricladida (*Bdellura*). Д — Polycladida. Е — Monogenea (*Polystoma*). По данным разных авторов.



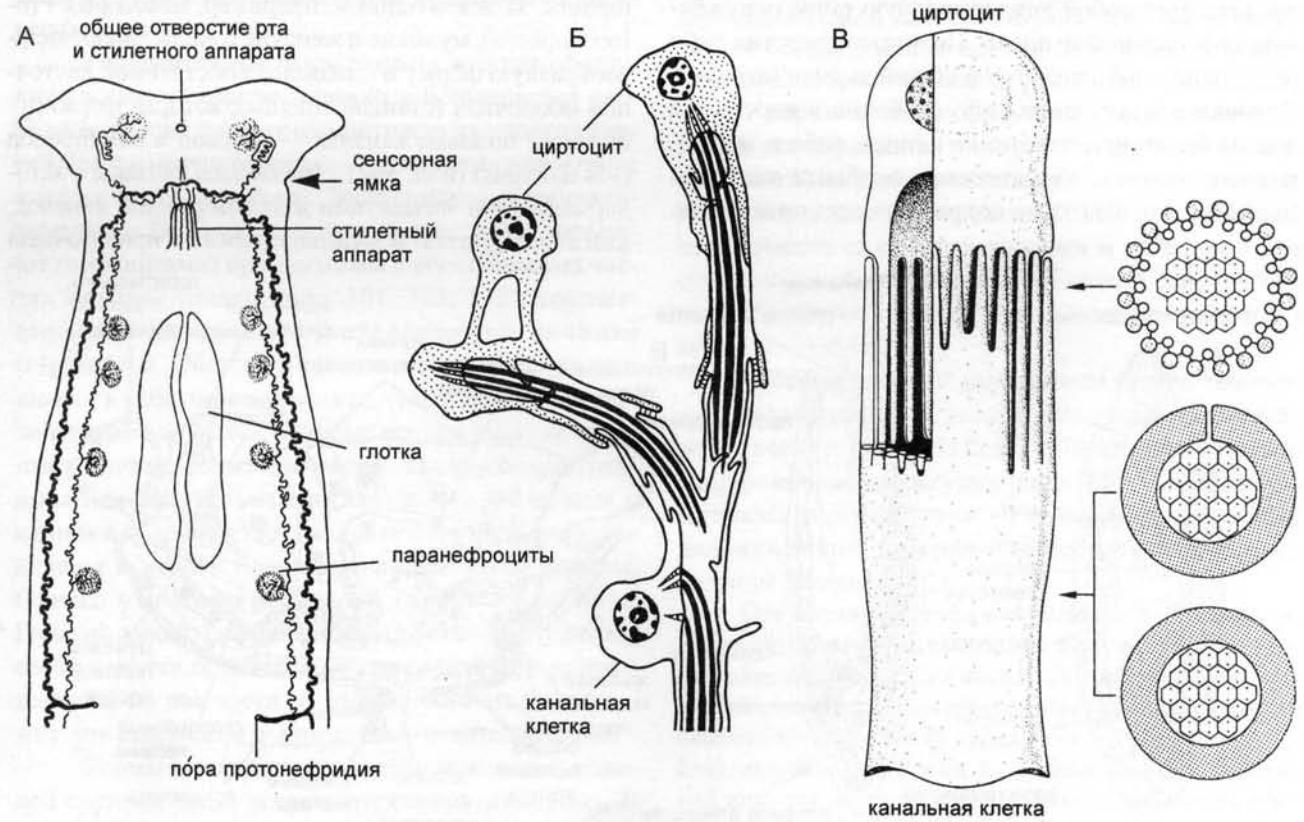
Илл. 298. Простое ротовое отверстие (А) и три типа организации мускульной глотки (Б, В, Г) у Plathelminthes.
Схематические продольные срезы. Не все типы можно вывести из одной исходной формы; гомология даже самого сложного типа (pharynx bulbosus) вызывает сомнения. А — граница между эпидермисом и синцитиальной кишкой у некоторых Acoela. Б — pharynx simplex (простая трубка с кольцевой, продольной и радиальной мускулатурой) у Acoelomorpha, Catenulida и примитивных Rhabditophora. В — складчатая глотка (pharynx plicatus), например у Tricladida и Polycladida. Цилиндрическая гофрированная мускульная трубка в состоянии покоя лежит в глоточном кармане; в вытянутом состоянии глотка подвижна и может работать как насос благодаря сокращению радиальной мускулатуры. Такая глотка позволяет высасывать добычу, например мелких ракообразных, не заглатывая её полностью. Г — pharynx bulbosus, например у Rhabdocoela и Neodermata. Мышечный аппарат глотки отделён септой от паренхимы; работа насоса также обеспечивается радиальными мышцами. А — оригинал R. Rieger, Инсбрук; Б–Г — по Ax (1961).

http://jurassic.ru/



Илл. 299. Схематические поперечные срезы микротурбеллярий.

А — гипотетическая предковая форма Plathelminthes. Б, В — Catenulida и Rhabditophora. У *Stenostomum sthenum* (Б) имеется псевдоцель, заполненный межклеточной жидкостью и пронизанный радиальными мышцами. Тело *Myozonaria bistylifera* (В) заполнено так называемой хордоидной тканью, состоящей из паренхимных клеток. Функцию гидростатического скелета в первом случае выполняет межклеточная жидкость, находящаяся между кишкой и кожно-мускульным мешком, во втором случае — внутриклеточная жидкость вакуолизированных клеток паренхимы. А — из Ehlers (1995); Б — по Borkott (1970); В — по Rieger (1971).



Илл. 300. Протонефридии.

А — билатерально-симметричная протонефридиальная система в передней части тела *Xenoprorhynchus* sp. (Rhabditophora). Б — *Monocelis* sp. Мультицилиарные терминальные клетки (циртоциты) создают «мерцательное пламя», которое усиливает ток жидкости в протонефридиальных каналах. В — строение терминальной клетки и фильтрующей верши у Neodermata. Слева: реконструкция терминальной клетки и верши, образованной отростками терминальной клетки (внутренний круг) и первой канальной клетки (внешний круг). Справа вверху: поперечный срез в области фильтра. Ниже: срез в дистальной части первой канальной клетки, вверху с щелью и десмосомой (свободноживущие Plathelminthes, Digenea, Aspidobothrii и Monogenea), внизу без щели (Cestoda). А — по Reisinger (1968); Б — по Rohde, Watson (1991); В — по Ehlers (1985), с дополнениями.

http://jurassic.ru/

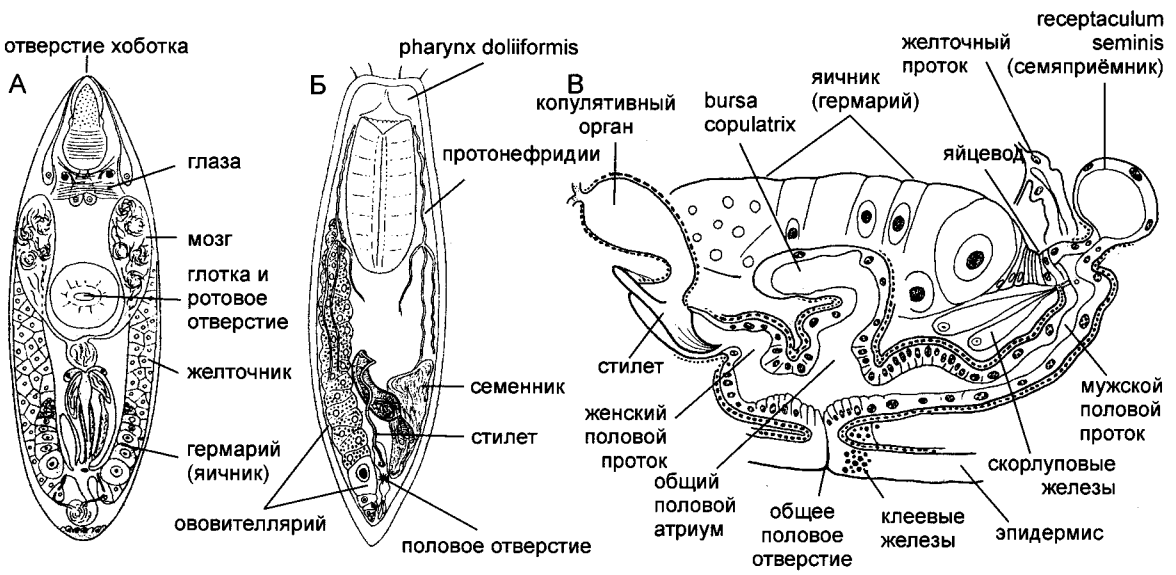
Органы осморегуляции и **выделения** представлены **протонефридиями** и **паранефроцитами** (илл. 300А,Б, 343В, 345). Эти органы отсутствуют только у Acoelomorpha. Циртоциты и канальные клетки протонефридиев построены разнообразно. Чаще всего фильтрующая верша образуется тесно переплетёнными выростами циртоцита и ближайшей к нему канальной клетки (илл. 300В). Возможен также вариант, при котором фильтрующий аппарат образован тонкими щелями в самом циртоците. Паранефроциты известны лишь в немногих таксонах. Они представляют собой сильно вакуолизированные клетки, которые обычно располагаются вблизи канальных клеток.

Большинство Plathelminthes — протерандрические **гермафродиты**. **Половая система** обнаруживает удивительное разнообразие в анатомическом и гистологическом отношении (илл. 301, 323А, 335, 350). Она может быть крайне сложно устроена как у паразитических, так и у свободноживущих форм. Оплодотворение во всех случаях внутреннее. Всегда имеется пенис, служащий для переноса сперматозоидов (редко сперматофоров). В простейшем случае он представляет собой эпидермальную пóру, окружённую специальной мышцей. Половые отверстия либо раздельные, либо впадают в общий карман (атриум). Половые клетки лежат либо свободно в паренхиме или на базальной пластинке кишки, либо в мешковидных гонадах, образованных особыми клетками (илл. 284). Гонады часто подразделяются на доли, т.е. имеют фолликулярное строение; последнее особенно характерно для крупных форм и паразитов (илл. 350).

Можно выделить два уровня организации половой системы:

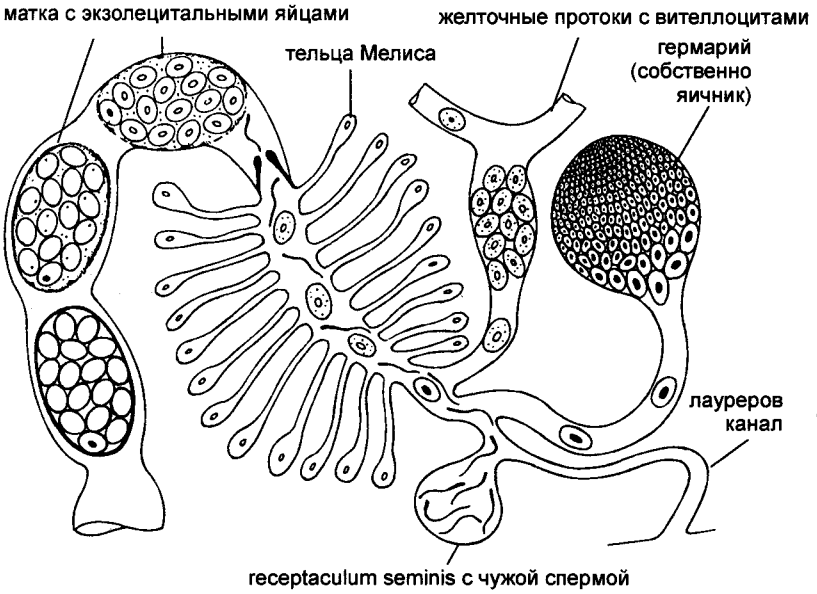
(1) В примитивном варианте (Acoelomorpha и Catenulida) гонады представляют собой скопления половых клеток в базальной области гастродермиса или в паренхиме. У пресноводной турбеллярии *Rhynchoscolex simplex* (Catenulida) половые клетки образуются в паренхиме из эпидермальных стволовых клеток. Яйцеклетки богаты желтком (**эндолецитальные**) (илл. 31А); оплодотворённые яйца выводятся через разрыв стенки тела или ротовое отверстие. Специальные выводящие пути женской половой системы отсутствуют. Часто (у Acoelomorpha) имеется бурсальный орган, служащий для приёма чужой спермы и доставки её к яичнику. Семяпровод (vas deferens) между мужской гонадой и пенисом в большинстве случаев отсутствует (Acoelomorpha), и сперматозоиды самостоятельно достигают мужского копулятивного органа, двигаясь через паренхиму.

(2) В продвинутом варианте (почти все Rhabditophora, за исключением, например, некоторых Prolecithophora), мужские и женские гонады имеют мешкообразную форму и снабжены собственной клеточной оболочкой (стенкой гонады), которая формирует также половые каналы — яйцевод и семяпровод (vas deferens) (илл. 302). Эти каналы связаны с эктодермальными элементами женской (общий яйцевод, влагалище, матка) и мужской (пенис и придаточные



Илл. 301. Половая система и организация глотки у мелких Rhabdocoela.
А — *Nannorhynchus herdlensis* (Kalyptorhynchia). Б — *Haplovejdovskya subterranea* («Dalyellioida»). В — типичное строение половых протоков и женской гонады Rhabditophora на примере одного из видов «Dalyellioida» (Rhabdocoela); передний конец тела на схеме — слева. Твёрдые части стилетов пениса у всех Plathelminthes, в отличие от большинства Bilateria, представляют собой не настоящие кутикулярные, а внутриклеточные структуры. Истинные кутикулярные образования у Plathelminthes отсутствуют, за крайне редкими исключениями (Temnocephalida: *Themnocephalus* sp., Polycladida: *Enantia spinosa*). А — по Karling (1956); Б — по Ax из Luther (1962); В — по Luther (1955).

http://jurassic.ru/



Илл. 302. Строение так наз. оотипа (камеры оплодотворения) и образование экзолецитальных яиц у Neodermata, на примере трематод
Оотип — это участок женских половых путей непосредственно после впадения яйцевода в общую часть желточных протоков. В оотип или перед ним впадает также семяприёмник (receptaculum seminis), служащий для хранения чужой спермы. После оплодотворения каждый ооцит (ядро ооцита на схеме показано чёрным) и определённое число желточных клеток окружаются яйцевой оболочкой. Последняя формируется из выделений телец Мелиса и секрета, содержащегося в особых скорлуповых пузырьках желточных клеток. В случае эндолецитальных яиц, оболочка яйца и желточные гранулы образуются в самом ооците. По Mehlhorn (1977).

железы) половых систем. Женские выводные протоки в некоторых случаях вторично отсутствуют. Может возникать связь половой системы с кишкой (для выведения лишней спермы) или неодермисом (лауреров канал).

У примитивных форм **запасы желтка** образуются в самих ооцитах. Однако у большинства свободноживущих и у всех паразитических плоских червей желток накапливается в специальных желточных клетках (**вителлоцитах**). Вителлоциты и собственно ооциты (которых в данном случае часто называют гермоцитами) производятся в обособленных частях женской гонады (илл. 301, 323, 352), соответственно в **желточнике** (**вителлярии**) и **яичнике** (**гермарии**). Оболочка зрелого сложного яйца заключает в себе, помимо ооцита, также некоторое число желточных клеток, которые служат запасом пищи для развивающегося эмбриона. Такие яйца называются **экзолецитальными** (илл. 309А). Желточник и яичник в большинстве случаев пространственно разделены и имеют собственные выводные каналы. Однако у микротурбеллярий (например, многие Prolecithophora, Lecithoepitheliata, некоторые Rhabdocoela) имеется оовителлярий, то есть гонада подразделяется на две части. В этом случае яйцевод служит для выведения и яйцеклеток, и вителлоцитов.

Формы с подобным строением женской половой системы редко встречаются среди животных. В пределах Plathelminthes виды с желточниками обозначаются как **Neoophora** (все Rhabdithophora, кроме Macrostomorpha и Polycladida) и противопоставляются плезиоморфным «**Archoophora**» (Acoelomorpha, Catenulida, Macrostomida и Polycladida), у которых разделение на ооциты и вителлоциты отсутствует.

В составе желтка имеется скорлуповый секрет, который вместе с выделениями скорлуповых желёз образует оболочку яйца, и питательные вещества — собственно желток. Помимо скорлуповых желёз, в дистальной (эктодермальной) части женских половых путей часто открываются особые клеевые железы, секрет которых также включается в оболочку яйца (илл. 301В).

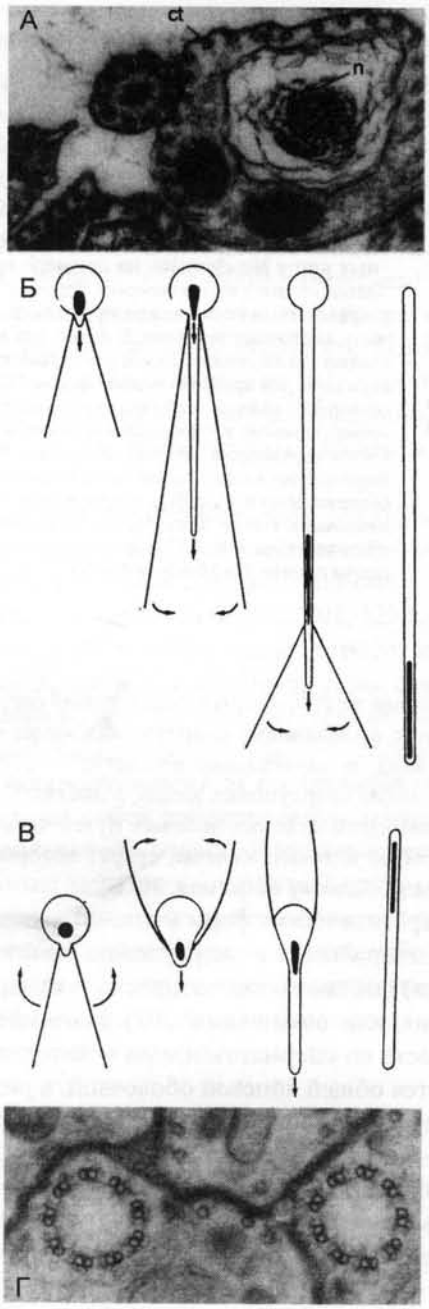
У паразитических форм желточные каналы, яйцевод, семяприёмник и скорлуповые железы (тельца Мелиса) впадают в так называемую камеру оплодотворения, или **оотип** (илл. 302). В оотипе яйцеклетка вместе со сперматозоидами и вителлоцитами окружаются общей яйцевой оболочкой, в результате чего образуется сложное яйцо. Оотип открывается в матку.

В соответствии с внутренним оплодотворением, **сперматозоиды** Plathelminthes имеют изменённое строение: они либо **безжгутиковые**, либо модифицированные **двужгутиковые**. Только у Nemertodermatida имеются **одножгутиковые** сперматозоиды, напоминающие по своей форме типичные сперматозоиды Metazoa.

Оба жгутика могут располагаться либо свободно, либо в цитоплазме сперматозоида; один из жгутиков часто редуцирован (илл. 303). У всех Rhabditophora (за исключением Macrostomorpha) жгутики спермиев имеют аксонему необычного строения (9 × 2+1 вместо стандартного 9 × 2+2) (илл. 303, 338). Кроме того, у бескишечных турбеллярий имеются двужгутиковые спермии с аксонемой, построенной по схеме 9 × 2+1 или 9 × 2+0, т.е. без центральных микротрубочек (илл. 303Г).

Ещё одна особенность всех Plathelminthes, кроме нескольких Nemertodermatida, — это отсутствие типичных акросом. У многих свободноживущих плоских червей обнаружены так называемые акро-

http://jurassic.ru/



Илл. 303. Сперматозоиды Plathelminthes.
А — поперечный срез через одну из двух 9 × 2+1 аксонем *Mesostoma lingua*. Кортикальные микротрубочки (ct) расположены в очень правильном порядке; ядро сперматозоида (n) ещё не полностью сконденсировано. Б, В — схематические продольные срезы различных стадий сперматогенеза; у Neodermata (Б) оба жгутика встраиваются в тело сперматозоида в проксимо-дистальном направлении, в то время как у большинства «Turbellaria» (В) направление противоположное. Г — поперечный срез 9 × 2+0 аксонемы *Polychoerus* sp., встроенной в тело сперматозоида. А — оригинал J. Klima, Инсбрук; Б, В — по Justine (1991); Г — оригинал D.P. Costello, Чапел-Хилл.

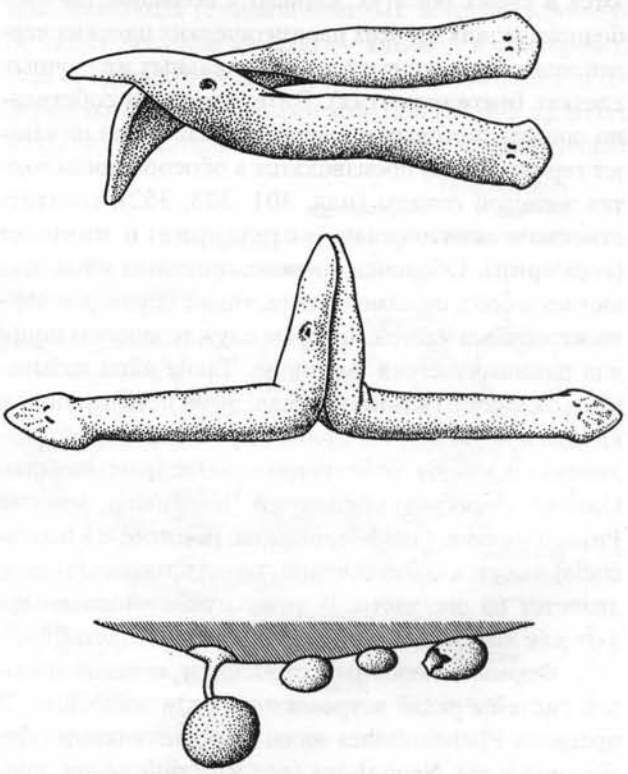
зиновые зёрна, лежащие вблизи аксонем и, возможно, выполняющие функции акросом.

Для плоских червей очень характерны разнообразные **бурсальные органы** (илл. 301). Они могут выполнять функции приема и хранения чужой спермы (**receptaculum seminis**), переваривания лишней спермы (**bursa resorbiens**) или приема копулятивного органа партнера (**bursa copulatrix**). Часто один и тот же бурсальный орган совмещает несколько функций. Данные органы соединяются с различными участками женских половых протоков, а у некоторых представителей Rhabdocoela — и с мужскими половыми протоками. Вероятно, многие бурсальные органы выполняют сортировку чужой спермы.

Канал, соединяющий женские половые пути с кишкой (ductus genito-intestinalis), видимо, обеспечивает переваривание лишней чужой спермы. У трематод имеется эктодермальный проток (лауреров канал), связанный с яйцеводом и открывающийся на спинной поверхности тела. Ранее считалось, что данный канал функционирует как влагалище, однако новыми исследованиями это не подтверждается.

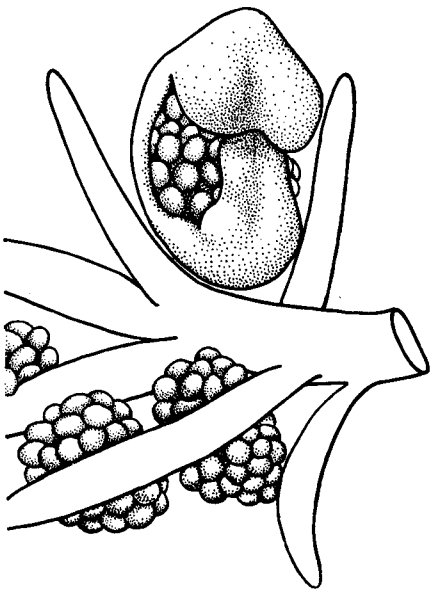
Размножение и развитие

Плоские черви — прежде всего Acoelomorpha, Catenulida, Macrostomida, Tricladida, а также различные поколения паразитических Neodermata, такие как спороцисты и редии — обнаруживают крайне высокие способности к регенерации и бесполому размножению. У свободноживущих Plathelminthes часто встречаются либо простое поперечное деление (**архитомия**), либо **паратомия** (поперечное деление

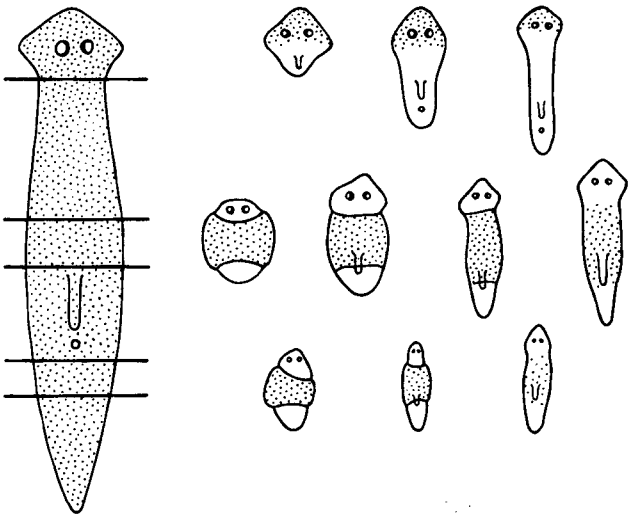


Илл. 304. Копуляция планарий *Planaria torva* (верхний рисунок) и *Dugesia polychroa* (средний рисунок) и отложенные яйца планарий, снабжённые стебельками (нижний рисунок).
По Ball, Reynoldson (1981).

http://jurassic.ru/



Илл. 305. Кладка яиц *Archaphanostoma agile* (Acoela). По Apelt (1969).

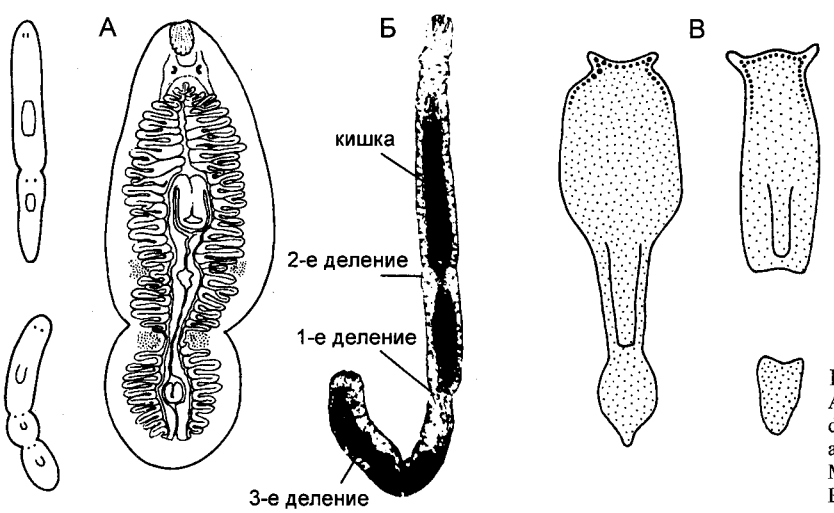


Илл. 307. Экспериментальное изучение регенерации у планарий.
При разрезании планарии поперёк каждый фрагмент регенерирует передний и/или задний конец тела в соответствии с передне-задней полярностью исходной особи. Подобные опыты были проведены Т.Х. Морганом уже в конце XIX – начале XX веков. По Morgan из Bresslau (1927–33).

после дифференцировки новых систем органов) (илл. 306). В последнем случае часто образуются цепочки, которые могут насчитывать до нескольких сотен дочерних особей и достигать 15 см в длину (*Africatenula riuruae*). Некоторые свободноживущие формы (бескишечная турбеллярия *Convolutriloba retrogemma*) размножаются почкованием от задней области тела. Своеобразный процесс почкования характерен для некоторых цестод. Развитие нескольких дочерних поколений (вероятно, из необластов) внутри тела особи материнского поколения, известное для Digenea, также можно рассматривать как особый случай бесполого размножения.

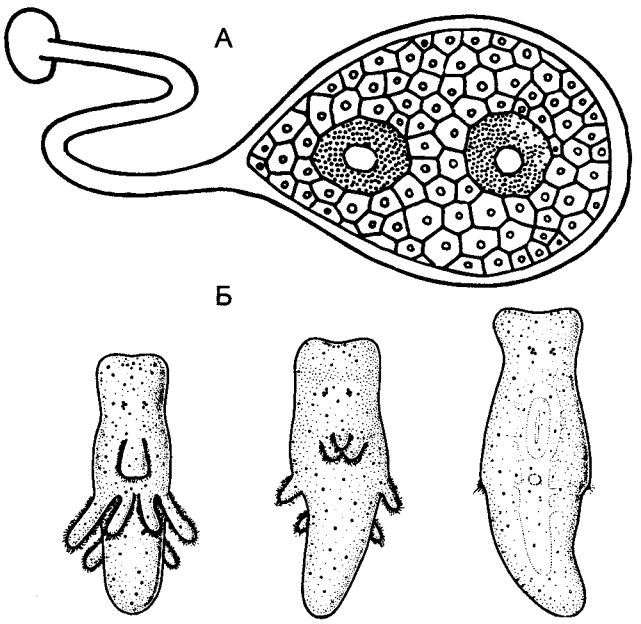
У гермафродитных плоских червей копуляция часто ведёт к взаимному **оплодотворению**, но иногда встречается и одностороннее оплодотворение. **Мооплодотворение** и **партеногенез** могут чередоваться с половым и бесполым способами размножения; на этой основе возникают сложные жизненные циклы, особенно характерные для паразитических групп. Внутреннее оплодотворение часто происходит внутри яичника или при выходе зрелых яйцеклеток из яйцевода.

В развитии Acoelomorpha, Catenulida и архоофорных Rhabditophora (Macrostomorpha, Polycladida) имеет место **спиральное дробление** (большей частью квартетное, а у Acoela — дуэтное) (илл. 309). В случае дуэтного дробления отсутствует второе меридиональное деление. У большинства Neoophora характер дробления сильно видоизменён, поэтому сходство со спиральным дроблением можно просле-



Илл. 306. Примеры бесполого размножения. А, Б — паратомия: А — *Planaria fissipara* (Tricladida). Б — *Myomacrostomum* sp. (Macrostomida). В — архитомия у *Polycelis cornuta* (Tricladida). А — по Marcus (1948); Б — оригинал R. Rieger, Инсбрук; В — по Vandel (1922).

http://jurassic.ru/



Илл. 308. А — стебельчатое экзолецитальное яйцо *Polycelis crocea* (Rhabdocoela), состоящее из двух зародышевых клеток (собственно яйцеклеток) и нескольких желточных клеток, заключённых в общую яйцевую оболочку.
Б — мюллеровская личинка и молодая особь *Thysanozoon* sp.
А — из Korscheit и Heider (1936); Б — по Ruppert (1978).

дить только у некоторых примитивных форм с экзолецитальными яйцами.

Свободноживущие формы, за немногими исключениями, имеют прямое развитие без каких-либо личиночных стадий. **Мюллеровская** (илл. 308Б) и **геттевская личинки**, свойственные Polycladida, а также лютеровскую личинку у одного рода Catenulida, рассматривают как вторичные адаптации (т.е. подобных личинок не было у предков Plathelminthes).

Представители Neodermata всегда имеют **личиночные стадии** (мирацидий, церкария, онкомирацидий, ликофора, онкосфера и т.д.). В развитии трематод за мирацидием может следовать целый ряд поколений (спороциста, редия, церкария), которые формируются из необластов и, вероятно, также из партеногенетических половых клеток. Это приводит к значительному увеличению числа потомков, приходящихся на одну зиготу. Жизненный цикл цестод иногда включает бесполое размножение путём почкования.

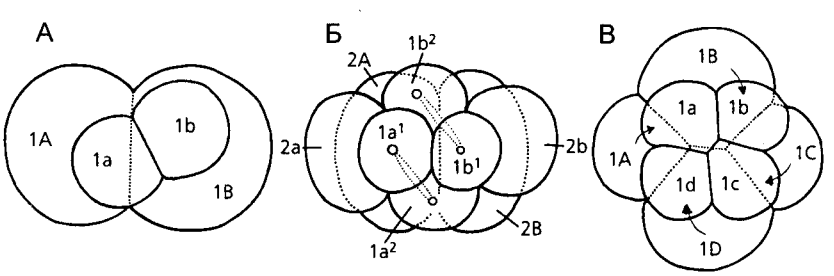
Систематика

На основе эмбриологических данных можно с достаточной уверенностью утверждать, что Plathelminthes, так же как Gnathostomulida и, возможно, Nemertini, являются примитивными группами в пределах Spiralia. Соответственно этому, ацеломатное/псевдоцеломатное строение взрослых Bilateria принято считать плезиоморфным состоянием. Есть, однако, и другая точка зрения, а именно, что современные Plathelminthes произошли путём прогенеза от ацеломатных/псевдоцеломатных личиночных и ювенильных стадий предков Bilateria, обладавших двухфазным жизненным циклом.

В большинстве современных систем Plathelminthes рассматривают как сестринскую группу Gnathostomulida, а обе эти группы под названием Plathelminthomorpha противопоставляют всем остальным билатерально-симметричным животным (Eubilateria). Однако трудно указать синапоморфии, которые делали бы этот вариант группировки более предпочтительным, чем другие. По целому ряду признаков, например по строению челюстного аппарата, наличию одноклеточных косоисчерченных мышечных волокон и парных протонефридиев с отдельными выводными каналами, гнатостомулид можно скорее сравнить с некоторыми группами из числа Nemathelminthes, особенно Rotatoria и Gastrotricha.

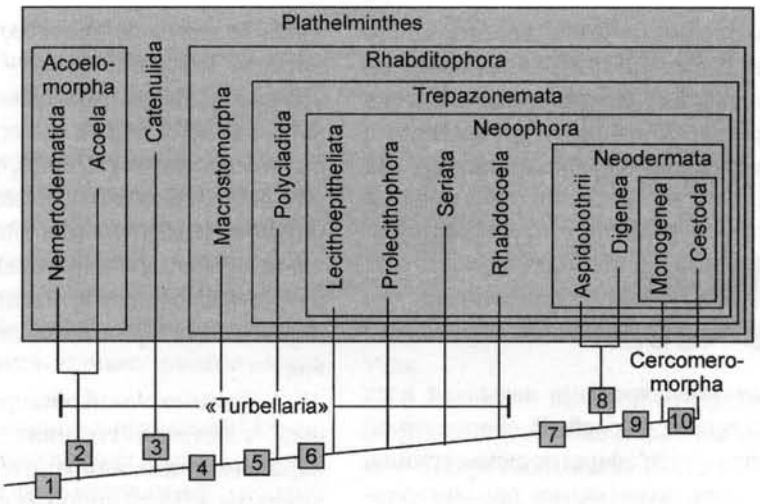
Немертин ранее также рассматривали как сестринскую группу Plathelminthes. Тем не менее, данные о наличии у немертин системы кровеносных сосудов с собственной эпителиальной выстилкой, а также молекулярные данные (различия в последовательностях 18S рРНК), не позволяют сближать эти две группы.

Сейчас Plathelminthes делят на три монофилетических таксона: **Acoelomorpha**, **Catenulida** и **Rhabditophora**. Паразитические **Neodermata** составляют единую группу в пределах Rhabditophora. Таким образом, старый таксон «**Turbellaria**», в кото-



Илл. 309. Ранние стадии дробления.
А, Б — Acoela (дуэтное спиральное дробление).
В — Polycladida (квартетное спиральное дробление). Среди бластомеров, возникающих при спиральном дроблении, различают макромеры (обозначены прописными буквами) и микромеры (обозначены строчными буквами). Микромеры расположены на анимальном полюсе зародыша. Веретено деления бластомеров может отклоняться влево (леотропное дробление) или вправо (дексиотропное дробление) относительно общей оси яйца. Из Korscheit и Heider (1936).

http://jurassic.ru/



Илл. 310. Филогенетическое древо Plathelminthes.

Апоморфии: [1] Смена тканей в ходе развития, рост и регенерация происходят за счёт стволовых клеток (необластов), расположенных в паренхиме. [2] Сложная корешковая система ресничек и особое строение дистальных отделов ресничек; сильная редукция внеклеточного матрикса; кишка почти всегда лишена просвета. [3] Непарная протонефридиальная система в виде дорсального канала, который открывается на заднем конце тела и тянется вперед до уровня головного мозга; по бокам канала расположены терминальные органы с двужгутиковыми циртоцитами и канальными клетками. [4] Настоящие рабдиты (илл. 314) и двужелезистые прикрепительные органы (илл. 314А,Б). [5] Двужгутиковые сперматозоидами с аксонемами, построенными по схеме 9×2+1 (илл. 303А). [6] Экзолецитальные яйца; формирование половых и желточных клеток в яичнике (наличие гермария, вителлярия или гермовителлярия). [7] Сбрасывание личиночного ресничного эпидермиса при проникновении в первого хозяина. Развитие неодермиса из необластов паренхимы. Сперматозоиды с аксонемой, погружённой внутрь клетки; встраивание аксонемы в ходе сперматогенеза происходит в проксимо-дистальном направлении (илл. 303Б). Фильтрующая верша протонефридия образована терминальной клеткой и первой канальной клеткой. [8] Первым хозяином в жизненном цикле является моллюск. Другие убедительные апоморфии не известны. [9] Крючки на заднем конце тела. [10] Кишка отсутствует на всех стадиях развития. По Ehlers (1984), с изменениями.

рый исходно входили свободноживущие плоские черви, является парафилетическим (илл. 310).

Палочковидные **рабдиты** с характерной тонкой структурой (илл. 314), **двужелезистые прикрепительные органы**, а также рабдомерные глаза, устроенные по схеме пигментных бокалов и ассоциированные с головным мозгом, составляют надёжные аутапоморфии таксона Rhabditophora. Кроме того, гонады в этой группе почти всегда имеют эпителиальную стенку, которая формирует и выводные каналы (см. выше).

Представление о филогенетическом обособлении Neodermata опирается, прежде всего, на ультраструктурные данные, которые подтверждают утрату первоначального эпидермиса и образование **неодермиса** из стволовых клеток (необластов) паренхимы (илл. 317).

Группа Acoelomorpha характеризуется такими надёжными аутапоморфиями, как **сетчатая система** ресничных корешков, особое строение апикальных частей ресничек и тенденция к преобразованию гастродермиса в пищеварительную **центральную паренхиму**, которая может иметь клеточное или **синцитиальное** строение. Аутапоморфиями Catenulida являются **непарный дорсальный протонефридий** с бицилиарными (двужгутиковыми) циртоцитами и расположение мужского полового отверстия на спинной стороне тела впереди или сразу позади уровня рта. Кроме того, основными способами размножения в последней группе служат паратомия или партеногенетическое развитие из женских (вероятно, также мужских) половых клеток.

Хотя монофилия трёх групп плоских червей в настоящее время не вызывает сомнений, вопрос об их родственных связях нельзя считать решённым. Как правило, Acoelomorpha и Catenulida считаются более примитивными группами в сравнении с Rhabditophora. Одна из трёх современных гипотез о филогении плоских червей представлена на илл. 310.

Синапоморфией всех трёх монофилетических групп является, в частности, увеличение числа эпидермальных клеток за счёт стволовых клеток, мигрирующих из паренхимы. Однако образование самих стволовых клеток изучено ещё не настолько детально, чтобы можно было сравнить этот процесс с другими Bilateria. Кроме того, ацеломатную организацию трёх указанных групп трудно свести к единой предковой форме.

Существуют различные мнения о положении Neodermata в системе Plathelminthes. Гипотеза о том, что Neodermata представляют собой боковую ветвь прямокишечных турбеллярий, может быть поставлена под сомнение хотя бы из-за различий в тонком строении фильтрующей верши циртоцита у Rhabdocoela и Neodermata. Кроме того, вариант глотки pharynx bulbosus у Neodermata, вероятно, не гомологичен таковому у Rhabdocoela–«Dalyellioida». Тем не менее, следует учесть, что паразитические турбел-

http://jurassic.ru/

лярии встречаются особенно часто именно среди Rhabdocoela–«Dalyellioida», что говорит в пользу традиционной трактовки. Ультраструктурное сходство в фильтрующем аппарате циртоцита у Proseriata и Neodermata в этом случае следует рассматривать как конвергенцию.

1. «Turbellaria», Ресничные черви*

Исторически «турбелляриями» называли всех свободноживущих плоских червей. В современной трактовке «Turbellaria» — парафилетическая группа, из которой неоднократно развивались паразитические таксоны, в частности Neodermata.

Свободноживущие турбеллярии широко распространены как в экологическом, так и географическом отношении. Наземные триклады (планарии) были обнаружены в каменистых осыпях Гималаев вплоть до высоты 4 000 м; однако особенно широко эти формы представлены в тропиках. Фауна почвенных микротурбеллярий крайне слабо изучена даже в Европе. Планарии встречаются повсеместно под камнями в реках и озёрах Средней Европы. Некоторые из них могут служить индикаторами высокого (например, *Crenobia alpina*) или низкого (например, *Dendrocoelum lacteum*) качества воды.

Особенно разнообразны микротурбеллярии, обитающие как в морских бентосных сообществах, так и в пресной воде на водорослях и высших растениях. В морском бентосе, например на побережье острова Зильт в Северном море, описано примерно 250 видов. Некоторые из них, например мелкие *Paromalostomum fusculum* (Macrostomida) или *Pseudohaplogonaria syltensi* (Acoela), могут достигать плотности 1 000 особей в 10 см^3 песка. Представители таких родов, как *Alaurina* или *Haplodiscus*, обитают также и в пелагиали и часто попадаются в пробах планктона. До настоящего времени видовой состав турбеллярий в некоторых биотопах абсолютно не исследован.

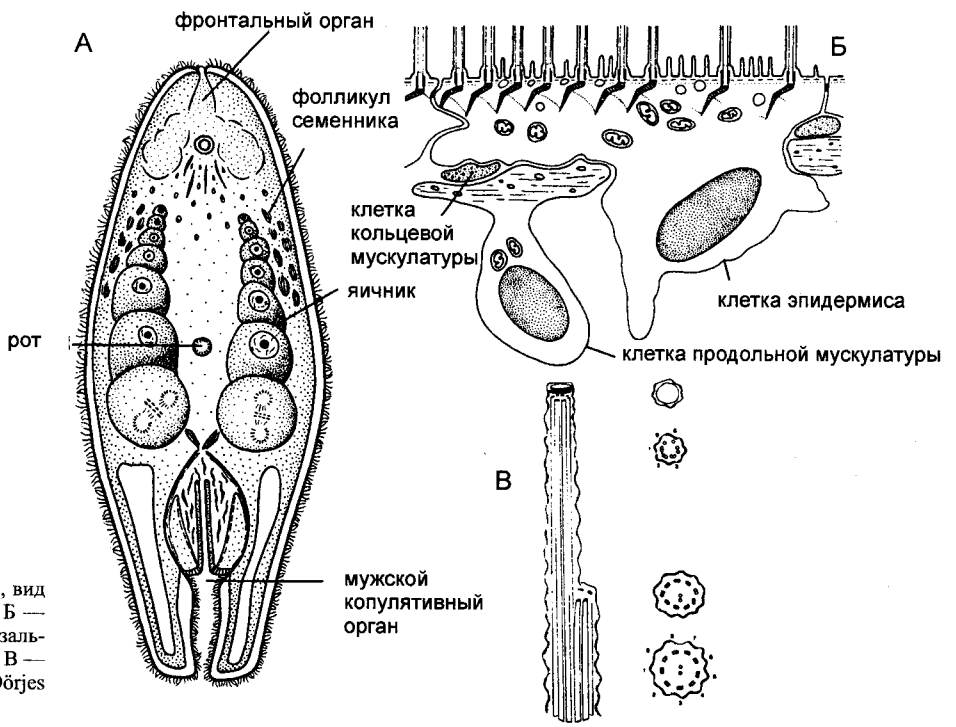
Помимо самой обширной паразитической группы, Neodermata (см. ниже), известно ещё более 100 паразитических или комменсальных видов, принадлежащих к 35 различным семействам. Плоские черви могут быть эктопаразитами (например, Temnocephalida, *Bdellura* из Tricladida, Monogenea), комменсалами или эндопаразитами (различные Rhabdocoela–«Dalyellioida», например Umagillidae; Cestoda и Digenea).

1.1. «Turbellaria» – Acoelomorpha

Обе монофилетические группы Acoelomorpha включают в основном микротурбеллярий, населяющих различные морские биотопы. Уникальным признаком, отличающим их от всех прочих Bilateria, является почти полное отсутствие внеклеточного матрикса.

Эпидермис Acoelomorpha отличается особой ступенчатой формой апикальной области **ресничек**,

* Reinhard Rieger, Инсбрук



Илл. 311. Acoelomorpha.
А — *Pseudaphanostoma brevicaudatum*, вид сверху. Длина животного 0,6–0,9 мм. Б — схема строения эпидермиса Acoela. Базальная пластинка полностью отсутствует. В — дистальный отдел реснички. А — по Dörjes (1968); Б, В — из Rieger et al. (1991).

http://Jurassic.ru/

а также сложным корешковым аппаратом, который состоит из двучленного главного корешка и двух добавочных корешков (очевидная аутапоморфия, илл. 311Б). Ядросодержащие части эпидермальных клеток у Acoela часто располагаются под тесным сплетением кольцевых, диагональных и продольных мышечных волокон, подобно тому, как это происходит у Neodermata. Можно предположить, что сетчатая корешковая система ресничек и кожно-мускульный мешок принимают на себя функцию отсутствующего межклеточного матрикса, однако доказательств этой гипотезы пока нет.

Мелкие формы обладают очень эффективной ресничной локомоцией. При движении в чашке Петри они могут резко изменять направление скольжения на 180°, изгибая передний конец тела, и возвращаться назад по собственному «следу».

На светомикроскопическом уровне многие виды этой группы отличаются от представителей других таксонов каплевидной формой и **статоцистом**, расположенным вблизи переднего конца тела (илл. 311А).

Нервная система у примитивных форм представлена базиэпителиальной нервной сетью, которая образует конусовидное сгущение на переднем конце и может формировать также продольные сгущения вдоль тела. У многих видов, однако, нервная система более или менее отчётливо погружена под кожно-мускульный мешок.

Фронтальный орган, вероятно, представляет собой ещё одну аутапоморфию данной группы. Этот орган включает железистую и сенсорную компоненты и открывается особой пóрой на переднем конце тела (илл. 311А).

Сенсиллы только моноцилиарные. У некоторых видов обнаружено до девяти различных типов сенсилл, что указывает на способность этих животных получать разнообразную информацию из окружающей среды.

За очень редкими исключениями ротовое отверстие лишено оформленных глоточных структур (илл. 298А), а вместо эпителиальной кишки имеется **центральная пищеварительная паренхима**, в которой у большинства Acoela отсутствуют клеточные границы. Центральная область тела в этом случае заполнена многоядерной тканью, возникающей в результате слияния отдельных клеток (настоящий синцитий). Этот синцитий может целиком фагоцитировать одноклеточные водоросли или мелких копепод. Только Nemertodermatida имеют эпителизованную кишку с очень узким просветом.

У многих видов в периферической паренхиме находятся **симбионты** — зелёные или диатомовые водоросли.

Протонефридии отсутствуют. У одного вида имеются модифицированные железистые клетки, которые, возможно, исполняют роль выделительных или осморегуляторных органов.

Мужские и женские **гонады** лежат на гастродермии, либо прилегают к нему (Nemertodermatida), либо находятся в периферической паренхиме вместе с регенеративными необластами. Только у немногих представителей имеется **бесполое** размножение путём паратомии или почкования от заднего конца тела.

Мужское половое отверстие и отверстие бурсального органа (вагинальная пóра) в большинстве случаев расположены вентрально у заднего конца тела. Правда, бурсальный орган может находиться также впереди, близко к почти терминальному ротовому отверстию, либо на спинной поверхности заострённого хвостового отростка. Вагинальная пóра чаще всего находится перед мужским копулятивным органом, изредка позади него, и нередко объединяется с ним.

Эндолецитальные **яйца**, которые по некоторым признакам отличаются от яиц Rhabditophora, претерпевают дуэтное спиральное дробление, что является уникальным среди Bilateria (илл. 309А,Б). Личиночные стадии неизвестны, однако есть указания на то, что молодые особи Nemertodermatida ведут планктонный образ жизни.

1.1.1. Nemertodermatida

Менее десяти видов. Благодаря удлинённым одножгутиковым спермиям эту группу рассматривают как самую примитивную среди Plathelminthes. Статоцист имеет два или больше статолитов, что составляет аутапоморфию группы. Развитая паренхима отсутствует, и гастродермис непосредственно соприкасается с кожно-мускульным мешком.

**Nemertoderma bathycola* и *N. westbladi*, особенно мелкие формы (около 0,5 мм), в илистых грунтах на большой глубине (200–1 000 м), Северная Атлантика, Адриатическое море. — **Flagellophora apelti*, длина тела 0,5–1 мм, в сублиторальных песчаных грунтах, Северная Атлантика, Адриатическое море. Имеется необычный железистый хоботковый орган, расположенный под отверстием фронтального органа. — *Meara stichopi*, несколько мм в длину, в передней кишке голотурий, западное побережье Скандинавии.

Xenoturbella bocki сходна с Nemertodermatida по строению базальной и апикальной частей ресничек, и на этом основании её обычно рассматривают в составе «Turbellaria». Однако это сходство можно интерпретировать и как гомологию, и как результат конвергенции.

http://jurassic.ru/

1.1.2. Acoela

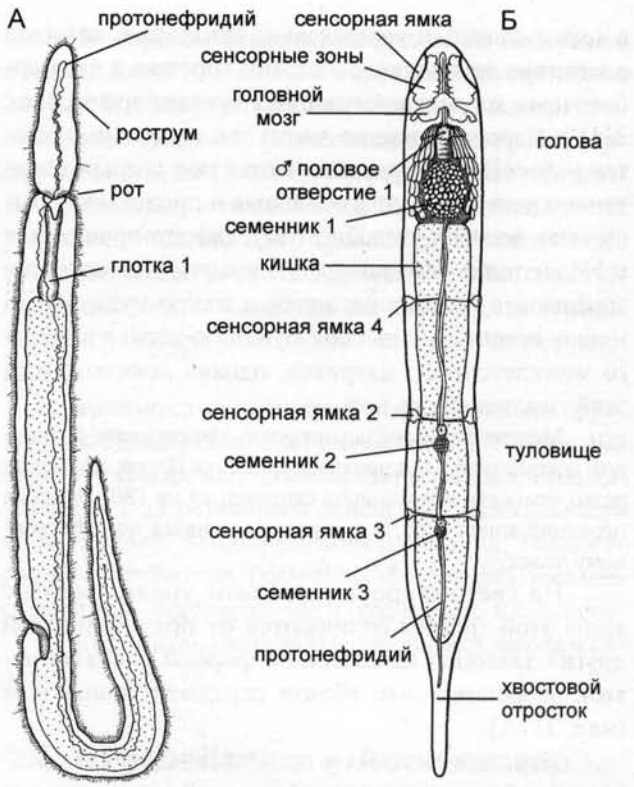
Около 100 видов. По многим признакам Acoela являются продвинутой сестринской группой по отношению к Nemertodermatida, очень хорошо определяемой по наличию только одного статолита в статоцисте. За исключением немногих видов, группа объединяет морских бентосных (крайне редко пелагических) турбеллярий; размеры в большинстве случаев не более 1 мм.

**Haplogonaria syltensis*, 1 мм, половозрелые особи встречаются круглый год в насыщенных водой горизонтах песчаных пляжей. Часто достигает высокой плотности (4 000 экз. на 10 см^3). — *Paratomella rubra*, 1 мм, размножается бесполым путём по типу паратомии. Часто встречается на литорали и в верхней сублиторали Северной Атлантики и Средиземного моря. Видовое название отражает красную окраску тела, которая вызвана гем-содержащими соединениями; такие вещества часто присутствуют в теле мейобентосных животных (нематод, гастротрих) из песков с высоким содержанием сероводорода. — **Convoluta convoluta*, до 5 мм, широко распространена в Северном море и Атлантическом океане. — *C. roscoffensis*, 4 мм. Имеются одноклеточные симбионты — зелёные водоросли из рода *Tetraselmis*. Во время отлива эти турбеллярии держатся в верхнем слое песка, и их скопления придают поверхности песка зеленоватый оттенок. При вибрации грунта этот оттенок внезапно исчезает, так как животные быстро уходят на глубину. — *Convolutriloba retrogemma*, 4–5 мм, бентосная форма с автотрофными одноклеточными симбионтами. Часто разводится в больших количествах в морских аквариумах. Сходные случаи симбиоза часто встречаются и у планктонных форм. — *Polychoerus carmelensis*, 3–4 мм, уплощённое тело с тонкими щупальцевидными придатками на заднем конце, тихоокеанское побережье Северной Америки.

1.2. «Turbellaria» – Catenulida

Эпидермальные клетки катенулид несут редко расположенные реснички. Межклеточный матрикс развит слабо и часто представлен только базальной пластинкой толщиной менее 100 нм. Всем пресноводным формам свойственно бесполое размножение путём **паратомии**. В единственном морском семействе Retronectidae, напротив, бесполое размножение отсутствует. Половое размножение изучено слабо, в большинстве случаев оно происходит путём **партеногенеза**. По некоторым признакам (например, возможное разделение женских и мужских гамет только после первого мейотического деления) размножение катенулид отличается от других Metazoa.

Нервная система в основном погружённого типа и характеризуется чётко дифференцированным головным мозгом (илл. 312Б), к задней поверхности которого часто прилежит статоцист с одним (чаще) или несколькими статолитами. По краям головы могут располагаться сложные



Илл. 312. Catenulida.
А — внешний вид пресноводной турбеллярии из рода *Dasyhormus*. Цепочка из двух зооидов имеет длину около 1 мм. Б — схема организации *Stenostomum sthenum*, длиной около 1 мм, с четырьмя формирующимися зооидами. А — по Schwank (1978); Б — по Borkott (1970).

сенсорные ямки. Имеются только моноцилиарные сенсиллы. Рабдомерные глаза типа «пигментных бокалов» отсутствуют.

Тонкий **кожно-мускульный мешок** состоит только из кольцевых и продольных волокон. Имеется также мускулатура паренхимы (в частности, радиальные волокна между кишкой и кожно-мускульным мешком). Между мышечными волокнами могут располагаться внеклеточные полости, заполненные жидкостью и представляющие собой псевдоцель (илл. 299Б). В других случаях это пространство заполняется вакуолизованными клетками паренхимы.

Строение **протонефридиальной системы** уникально в пределах Metazoa: бицилиарные циртоциты связаны с непарным дорсальным нефридиальным каналом (илл. 312), который тянется от заднего конца тела до головного мозга и затем снова назад, где и открывается во внешнюю среду.

Ресничная **кишка** открывается мускулистой глоткой, устроенной по типу pharynx simplex. Многие виды — хищники; для некоторых форм известен каннибализм.

Мужское половое отверстие всегда располагается дорсально в передней части тела (илл. 312Б). Женские и мужские **гонады**, по крайней мере, в области пролиферации половых клеток, не полностью отделены оболочкой от мезодермальных тканей (мускулатуры, паренхимы). Сперматозоиды безжгутиковые, в большинстве случаев

http://jurassic.ru/

мелкие и округлые; форма их ядер служит важным таксономическим признаком.

Раннее **развитие** проходит по типу квартетного спирального дробления.

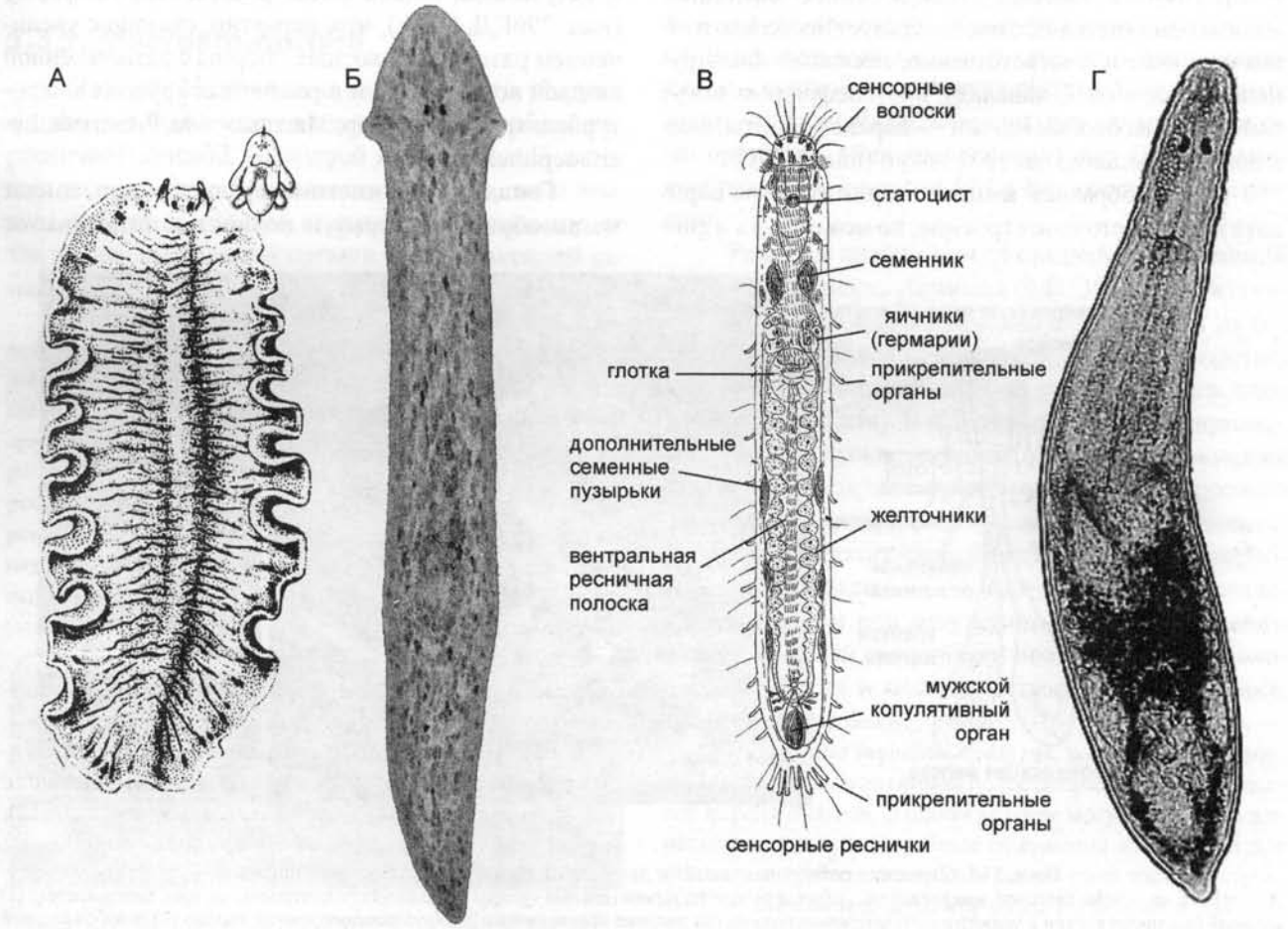
**Stenostomum leucops*, 1–4 мм в длину; образует цепочки, включающие до восьми зооидов. Одна из самых обычных пресноводных турбеллярий в Северной и Центральной Европе. — **Catenula lemnae*, в пресной воде, цепочки до восьми зооидов, 1–5 мм, широко распространены в Европе. В массовых количествах разводятся в загрязнённой воде. При наблюдении невооружённым глазом они видны как белёсые чёрточки; их легко отличить от инфузорий благодаря периодическим сокращениям. — **Retronectes sterreri*, 1 мм, морская мезопсаммальная форма. Данный вид имеет всесветное распространение и часто встречается вместе с гнатостомулидами в лишённых кислорода слоях песка (в восстановительных условиях) ниже слоя скачка окислительно-восстановительного потенциала.

1.3. «Turbellaria» – Rhabditophora

Эта группа охватывает все оставшиеся таксоны Plathelminthes.

В состав **стенки тела** чаще всего входит толстая (до нескольких микрометров), в большинстве случаев двуслойная базальная пластинка, к которой прикрепляются нижележащие мышцы. Кожно-мускульный мешок обычно трёхслойный. Во многих группах эпидермис становится синцитиальным; по крайней мере, примитивные представители Rhabditophora имеют настоящие рабдиты и двужелезистые прикрепительные органы (илл. 314).

Нервная система, особенно у более крупных форм, отчётливо подразделяется на три плексуса или сплетения (эпидермальное, субэпидермальное и мышечное), которые концентрируются в головной мозг и продольные тяжи. В ряде групп наблюдается очень



Илл. 313. Общий вид рабдитофорных турбеллярий.

А — *Pseudoceros crozier*, 4 см. Этот род принадлежит к группе Polycladida–Cotylea, в которой имеются личиночные стадии (например, мюллеровская личинка у близкого рода *Tysanozoon*). Локомоция крупной взрослой особи осуществляется не только путём ресничного скольжения, но и благодаря работе мышц (ундуляция краёв тела). Б — *Dugesia tigrina* (Tricladida), около 1 см. В — *Philosyrtis eumeca* (Proseriata, Otoplanidae), около 1 мм. У этих животных, как и у триклад, реснички могут сохраняться только на вентральной стороне тела, служащей для ползания. Otoplanidae имеют всесветное распространение и обитают в литоральном и сублиторальном горизонтах песчаных пляжей. Г — *Provortex* sp. («Dalyellioida»), 1 мм. А — из Sterrer (1986); Б — оригинал R. Buchsbaum, Пасифик Гров; В — по Marcus (1950); Г— оригинал W. Westheide, Оснабрюк.

http://jurassic.ru/

сильная концентрация нейронов вокруг билатерально-симметричного головного мозга.

Почти всегда имеются рабдомерные глаза, устроенные по схеме «пигментных бокалов» (илл. 296). Сенсиллы моно- или мультицилиарные.

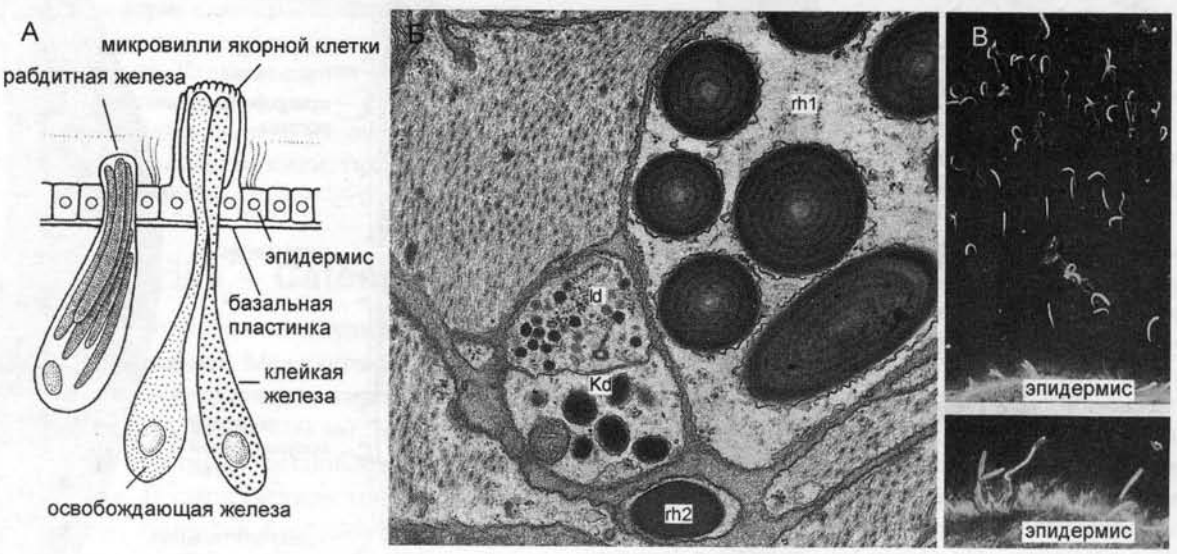
За немногими исключениями (например, у отдельных представителей Macrostomida) пространство между кишкой и кожно-мускульным мешком заполнено хорошо развитой **клеточной паренхимой**, а у макротурбеллярий имеется ещё дорсовентральная и продольная паренхимная мускулатура. Таким образом, полость тела Rhabditophora имеет, преимущественно, ацеломатную организацию, что соответствует классическим представлениям о плоских червях.

В **протонефридиальной системе** фильтрующий аппарат циртоцита образован либо переплетением пальцевидных выростов циртоцита и первой канальной клетки (илл. 300В), либо щелевидными отверстиями в боковых стенках самого циртоцита. Иногда одна клетка-циртоцит образует несколько пучков ресничек и, соответственно, несколько фильтрующих аппаратов. С каналами протонефридиев могут быть связаны особые клетки — паранефроциты, имеющие внутреннюю систему лакун (илл. 300А).

Мешкообразная **кишка** в примитивном варианте имеет клеточное строение, но может быть и синцитиальной. В первом случае в стенке кишки имеются всасывающие клетки, ресничные фагоцитирующие клетки, железистые клетки, выделяющие ферменты полостного пищеварения, и стволовые клетки. Кишка всегда связана с эктодермальной глоткой, окружающей ротовое отверстие. Многие формы — высокоспециализированные хищники; у них дополнительно имеется мускулистый хобот, расположенный на переднем конце тела и служащий для ловли добычи (илл. 301А). Хобот может быть вооружён крючками, которые представляют собой внутриклеточные образования. Турбеллярии захватывают хоботом мелкие организмы (например, нематод) и, изгибая тело в дорсовентральной плоскости, подносят добычу к ротовому отверстию, которое обычно расположено у заднего конца тела. Разные группы Rhabditophora различаются специфическим **строением глотки**.

В обеих группах макротурбеллярий, Tricladida и Polycladida, кишка имеет разветвлённую форму (илл. 296Г,Д, 306А), что, вероятно, связано с увеличением размеров животных. Формы с разветвлённой кишкой встречаются и в различных группах микротурбеллярий (например, Macrostomida, Proseriata, Lecithoepitheliata).

Гонады, за немногими исключениями, имеют мешкообразную форму и полностью отделены от



Илл. 314. Строение рабдитных желёз и двужелезистых прикрепительных органов.
А — схема на основе световой микроскопии. Двужелезистые прикрепительные органы Rhabditophora построены из трёх типов клеток: (1) якорной (опорной) клетки с удлинёнными микроворсинками (на рисунке преувеличены!), окружающими тонкие каналы (2) освобождающей железы и (3) клейкой железы. Рабдитные железы (слева на схеме) часто открываются около якорной клетки (модифицированной клетки эпидермиса), которая передаёт механическое усилие от вершины прикрепительного органа на базальную пластинку. Существует несколько типов таких органов, различающихся числом и расположением разных железистых клеток. Б — тангенциальный срез вблизи поверхности эпидермиса, на котором видны протоки клейкой и освобождающей желёз (kd, ld) и двух рабдитных желёз (rh1, rh2), а также окружающие их мышечные клетки. Настоящие рабдиты представляют собой пузырьки с секретом в виде палочек различной длины (до 50 мкм) и диаметром примерно 1 мкм, которые формируются железистыми клетками, лежащими в паренхиме. Палочки имеют ацидофильную природу, сильно преломляют свет и окружены мембраной. Периферический слой рабдитов состоит из одной или нескольких ламелл; иногда имеется электронно-прозрачная сердцевина. Формирующиеся рабдиты окружены продольно ориентированными микротрубочками. В — фазово-контрастное изображение выброшенных рабдитов *Promacrostomum paradoxum*. А — оригинал R. Rieger, Инсбрук; Б — оригинал S. Tyler, Ороно; В — из Reisinger, Kelbetz (1964).

http://jurassic.ru/

окружающей паренхимы. Мужские и женские половые протоки непосредственно присоединяются к гонадам, однако имеют либо мезодермальную, либо эктодермальную природу.

У Macrostomorpha безжгутиковые **сперматозоиды**. Для других таксонов Rhabditophora, по крайней мере, в примитивном состоянии, характерны бицилиарные спермии с аксонемой строения 9×2+1. Такое строение рассматривается как аутапоморфия группы Trepaxonemata (илл. 303А, 319).

Примитивные группы (Macrostomida, Polycladida) имеют эндолецитальные яйца, **развитие** которых начинается квартетным спиральным дроблением (илл. 309В). Среди форм с экзолецитальными яйцами, у которых один кокон может содержать 20–40 яйцеклеток и до 1 000 вителлоцитов (Tricladida), также встречается исходный вариант спирального дробления, особенно у некоторых представителей Lecithoepitheliata.

1.3.1. Macrostomorpha

Небольшая группа с глоткой типа pharynx simplex и в большинстве случаев с мешкообразной, ресничной кишкой. Выводной канал женской половой системы либо открывается отдельно, либо впадает спереди в мужской атриум; он функционирует так же как бурсальный орган и как приводящий канал для чужой спермы.

**Microstomum lineare*, 0,8 мм. Имеется бесполое размножение по типу паратомии. Цепочки зооидов достигают размеров личинок комаров-хирономид (8 мм), которыми эти турбеллярии питаются наряду с коловратками и другими мелкими животными. Широко распространены в различных биотопах Евразии, обитают в фитали олиготрофных озёр и рек, а также на илистых грунтах; легко переносят недостаток кислорода. Модельный организм для изучения бесполого размножения за счёт плюрипотентных стволовых клеток. Предполагают, что активность деления последних контролируется различными нейропептидами. Морские виды этого рода питаются на колониях книдарий. «Несработавшие» нематоцисты добычи перемещаются из кишки червя в его паренхиму и далее в эпидермис (так наз. «клептокниды»). — **Macrostomum hystricinum*, 1 мм, морской вид (или группа видов), широко распространённый в северном полушарии; близкородственные виды обитают также в пресных водах, легко разводятся в культуре. — **Paromalostomum fusculum*, 1 мм, в большом количестве встречается на песчаных пляжах Северного моря. — **Haplopharynx rostratus*, более 5 мм, редкая псаммальная форма из Северной Атлантики и прилежащих морей. Тело вытянутое; имеется заднепроходное отверстие, но задняя кишка отсутствует.



Илл. 315. *Rhynchodesmus sylvaticus* (Terricola), наземная триклада 1 см длиной, Англия.
Две особи движутся одна за другой справа налево. По тени переднего животного можно проследить волнообразные сокращения мускулатуры. Другие триклады из группы Terricola, такие как *Bipalium* или *Artioposthia*, имеют несколько десятков сантиметров в длину. *Artioposthia triangulata* была в 1960-е гг. занесена из Новой Зеландии в северные области Ирландии, что в отдельных районах привело к опустошительному сокращению популяций дождевых червей. Оригинал H.D. Jones, Манчестер.

1.3.2. Polycladida

Морские (кроме одного рода, известного из индийского штата Ассам и острова Борнео), преимущественно бентосные макротурбеллярии. Для них характерны многослойный кожно-мускульный мешок, часто имеющий дополнительный наружный слой продольных мышц, и сильно разветвлённая кишка с глоткой типа pharynx plicatus. Копулятивный орган часто снабжён железистыми стимулирующими органами; яйца эндолецитальные. Гонады мешкообразные, у крупных форм фолликулярного строения.

Развитие прямое или со стадией, обозначаемой как **мюллеровская личинка** (илл. 308Б) или **геттевская личинка**. Одна кладка может состоять из более чем 100 000 яиц (у микротурбеллярий, напротив, кладка в большинстве случаев содержит лишь одно или несколько яиц). В некоторых случаях (например, *Graffizoon*) мужские половые органы развиваются на стадии личинки, затем редуцируются, а у взрослого животного формируются заново. Подобное явление, называемое диссогонией, известно также у Ctenophora. Две подгруппы — Cotylea и Acotylea — различаются наличием или отсутствием прикрепительного органа, который расположен позади женского полового отверстия и может иметь форму углубления, диска или присоски.

Hoploplana inquilina, 5–10 мм, комменсальная форма, обитающая в мантийной полости брюхоногих моллюсков из рода *Busycon*. В одном хозяине могут жить одна или несколько особей. Подобные отношения известны и для некоторых других поликлад; в роли хозяев часто выступают брюхоногие или двустворчатые моллюски и раки-отшельники (в последнем случае черви частично питаются яйцами хозяина). — *Stylochoplana maculata*, 12 мм, Северное и Балтийское моря, в зарослях зостеры и на водорослях. — *Thysanozoon brocchii*, 50 мм. Виды этого рода обычны в тёплых морях; часто имеются разнообразные придатки на спинной стороне тела. Отдельные виды длиной свыше 10 см. — **Eurylepta cornuta*, 25 мм, Северное море, на водорослях, гальке и устричных банках.

http://jurassic.ru/

1.3.3. «Lecithoepitheliata»

Длина тела до 1 см. Яйца экзолецитальные; созревающий ооцит покрыт однослойной оболочкой из фолликулярных клеток (вителлоцитов). Глотка pharynx bulbosus особого строения.

**Prorhynchus stagnalis*, до 5 мм, часто встречается в морском илу. Систематическое положение Prorhynchida в составе Rhabdithophora вызывает сомнения. — *Gnosonesima arctica*, 1 мм, впервые был найден в сублиторальных илах у побережья Гренландии. Другие виды этого филогенетически важного рода обитают в песчаных грунтах морской сублиторали. Одноклеточное строение эпидермальных глаз представляет интерес с точки зрения эволюции фоторецепторов. Виды этого редкого рода часто путают с крайне широко распространёнными Eukalyptorhynchia, так как их бочковидная глотка сходна с хоботковым органом последних.

1.3.4. Prolecithophora

Преимущественно морские микротурбеллярии, часто встречаются в морской фитали и зарослях зостеры. Яйца экзолецитальные. Половые клетки у некоторых форм лежат свободно в паренхиме, но в большинстве случаев имеются типичные мешковидные гонады. Половое отверстие открывается либо отдельно, либо вместе с ротовым. Кишка мешкообразная, иногда синцитиальная; глотка типа pharynx plicatus или pharynx bulbosus.

**Plagiostomum girardi*, 1 мм. Ротовое отверстие расположено субтерминально на переднем конце тела. Вместе с другими представителями этой группы особенно часто встречается в морской фитали. — **P. lemani*, 15 мм, пресноводная форма. — **Allostoma pallidum*, 15 мм. Ротовое отверстие вместе с половым открывается в задней части тела. Обитает в фитали Северной Атлантики и Адриатического моря.

1.3.5. Seriata

Данный таксон, выделяемый на основании отчётливо сериального расположения гонад, включает в себя **Tricladida** и **Proseriata**. Proseriata обычно рассматривают как сестринскую группу Tricladida с более примитивными признаками, однако родственные отношения этих групп пока недостаточно выяснены.

1.3.5.1. Proseriata

Почти исключительно морские турбеллярии, особенно часто встречающиеся в песчаных грунтах (илл. 313В). Богатое видами семейство Otoplanidae широко представлено на песчаных пляжах с высокой волновой активностью; такие участки литорали в литературе даже принято называть «отоплановая зона». Детали строения половой системы очень сильно варьируют, причём эволюционно-биологическое и функциональное значение такого разнообразия ещё предстоит выяснить.

**Parotoplanina geminoducta*, 15 мм; обитает в прибойной зоне («Otoplanenzone») Северного моря. — **Monocelis lineata*, 1,5 мм. Имеется один глаз, расположенный поперечно; копулятивный орган лишён стилета. Часто встречается в литоральной растительности. — *Boreocelis filicauda*, 1,5 мм. Голова и хвост отделены перетяжками и несут пакеты рабдит, глаза отсутствуют. Морская форма, обитающая в илистых грунтах на глубине. — **Nematoplana coelogynoporoides*, 10 мм, обычный морской псаммобионтный вид.

1.3.5.2. Tricladida

Группа характеризуется трёхветвистым кишечником с одной передней (ростральной) и двумя задними (каудолатеральными ветвями). Преимущественно макротурбеллярии (эндемичные виды из озера Байкал достигают длины 0,5 м). Триклады разделяются на 3 группы: Maricola, с преимущественно морскими представителями, Paludicola (пресноводные планарии) и Terricola (наземные планарии). Благодаря значительным размерам планарии, как и поликлады, широко используются как объект физиологических и нейробиологических исследований (илл. 295А).

Строение органов половой системы сильно варьирует у Maricola и Terricola и слабо — у большинства Paludicola (илл. 292В). Копуляция сопровождается сложным набором движений; в большинстве случаев имеет место взаимное оплодотворение, при котором сперматозоиды вводятся в бурсальный орган каждого из партнёров. Яйца оплодотворяются в яйцеводе и заключаются вместе с вителлоцитами в **кокон** величиной несколько миллиметров (2–8 эмбрионов в одном коконе). Коконы часто прикрепляются к субстрату секретом клейких желёз (илл. 308А). Молодые особи при вылуплении из яйца имеют размеры 2–4 мм.

Polycelis tenuis живёт, вероятно, 2–3 года. *Dendrocoelum lacteum* — однолетний вид с одним периодом размножения в год. Многие виды размножаются также бесполым путём по типу архитомии и, соответственно, обладают хорошими способностями к **регенерации**. Тканевой рост, бесполое размножение и регенерация основаны на дифференцировке плюрипотентных стволовых клеток (необластов, илл. 299А). При этом передне-задняя полярность соблюдается даже для очень небольших фрагментов, вырезанных из средней части червя. Такой фрагмент способен за 1–2 недели достичь нормальных размеров взрослой особи. Гомеобоксные гены, играющие важную роль в организации эмбриональных зачатков, были найдены и у планарий.

http://jurassic.ru/

Эмбриональное развитие сильно модифицировано: бластомеры на ранних стадиях распределяются между вителлоцитами (так наз. «анархия бластомеров»). Кроме того, формируется временная эмбриональная глотка, служащая для поглощения желтка.

Procerodes lobata, 7 мм, Средиземное море. Питается, в частности, мелкими мёртвыми рачками в зоне выбросов. — *Bdellura candida*, 15 мм, с хвостовой присоской, живёт как эктокомменсал на жабрах *Limulus*. — *Bdellasimilis congruenta*, обитает на олигохетах; внеклеточное пищеварение происходит в основном в эктодермальной глотке. — **Dendrocoelum lacteum*, 2,5 см, широко распространённая в Европе пресноводная планария. Локомоция осуществляется при помощи мускулатуры. — **Polycelis tenuis*, более 1 см, с многочисленными бокаловидными глазами вдоль переднего края тела; в Европе часто встречается в озёрах, реках и тёплых ручьях. — **Crenobia alpina*, до 15 мм, тёмно-серого или черного цвета. Стенотермная форма (6–8°), обитающая в ручьях Средней Европы. — **Planaria torva*, до 13 мм, темно-коричневого цвета; брюшная поверхность окрашена светлее, чем спинная. Встречается в стоячих или медленно текучих водоёмах, а также в солоноватых участках Балтийского моря. — **Dugesia tigrina*, почти 2 см, с двумя глазами и треугольной головной лопастью, которая при локомоции совершает характерные движения вправо-влево. Североамериканский вид, занесённый в Европу. Бесполое размножение обычно чередуется с половым. К роду *Dugesia* относится также **D. gonocephala*, часто используемая для практических занятий по зоологии. — *Microplana termitica*, 15 см, наземная планария, питающаяся термитами. Черви проникают в вентиляционные шахты термитников и ловят термитов (в основном рабочих особей) с помощью особого клейкого органа на переднем конце тела. Добыча молниеносно подтягивается вверх и опутывается выделениями клейкого органа, после чего доставляется к глотке, расположенной далеко в задней области тела. — *Atriposthia triangulata*, 15 см, наземная планария, в 1960-е гг. занесена из Новой Зеландии в Северную Ирландию. Питается в основном дождевыми червями и представляет серьёзную опасность для отдельных популяций этих животных.

1.3.6. Rhabdocoela

Самая богатая видами группа микротурбеллярий, имеющая экзолецитальные яйца, мешковидную кишку и глотку, устроенную по типу pharynx bulbosus. Последняя направлена либо строго вертикально в дорсовентральной плоскости (pharynx rosulatus), либо вентрально, под углом к продольной оси тела (pharynx doliiformis). Половое отверстие почти всегда совмещённое и в большинстве случаев расположено в задней части тела. Имеются различные бурсальные органы, которые могут быть связаны либо с общим половым атриумом, либо с женским или мужским выводящими каналами (илл. 301В). Яичники и семенники исходно парные, но у комменсальных и паразитических форм число гонад может сильно увеличиваться.

В пределах Rhabdocoela различают 5 групп: «Typhloplanoida» и Kalyptorhynchia с глоткой pharynx rosulatus, «Dalyellioida» и Temnocephalida с глоткой pharynx doliiformis, а также Fecampiida, лишённые глотки. «Typhloplanoida» и «Dalyellioida», вероятно, являются парафилетическими группами. Представители «Typhloplanoida», обычные как в пресноводных, так и в морских биотопах, неоднократно приобретали передний хоботковый орган. Мускулистый железистый хобот является аутапоморфным признаком Kalyptorhynchia, обитающих преимущественно в морской интерстициали. Он может иметь вид мускульного цилиндра (Eukalyptorhynchia) (илл. 301А) или двураздельного хватательного органа (Schizorhynchia).

**Mesostoma ehrenbergi* («Typhloplanoida»), 1 см, в фитали стоячих пресных водоёмов; обычная форма во всей Евразии. Жизненный цикл изображён на илл. 316. — **Gyratrix hermaphroditus* (Kalyptorhynchia), прозрачная турбеллярия до 2 мм длиной. Распространена по всему миру, в пресных и морских водах. Встречается в растительности и песке. — **Dalyellia viridis* («Dallyellioida»), до 5 мм, зелёного цвета благодаря наличию симбиотических зоохлорелл, обитает на водорослях в стоячих водоёмах. «Dalyellioida», обычные в пресной воде, включают в себя не только свободноживущие, но также комменсальные и паразитические формы, хозяевами которых служат иглокожие (Umagillidae) и моллюски (Graffilidae).

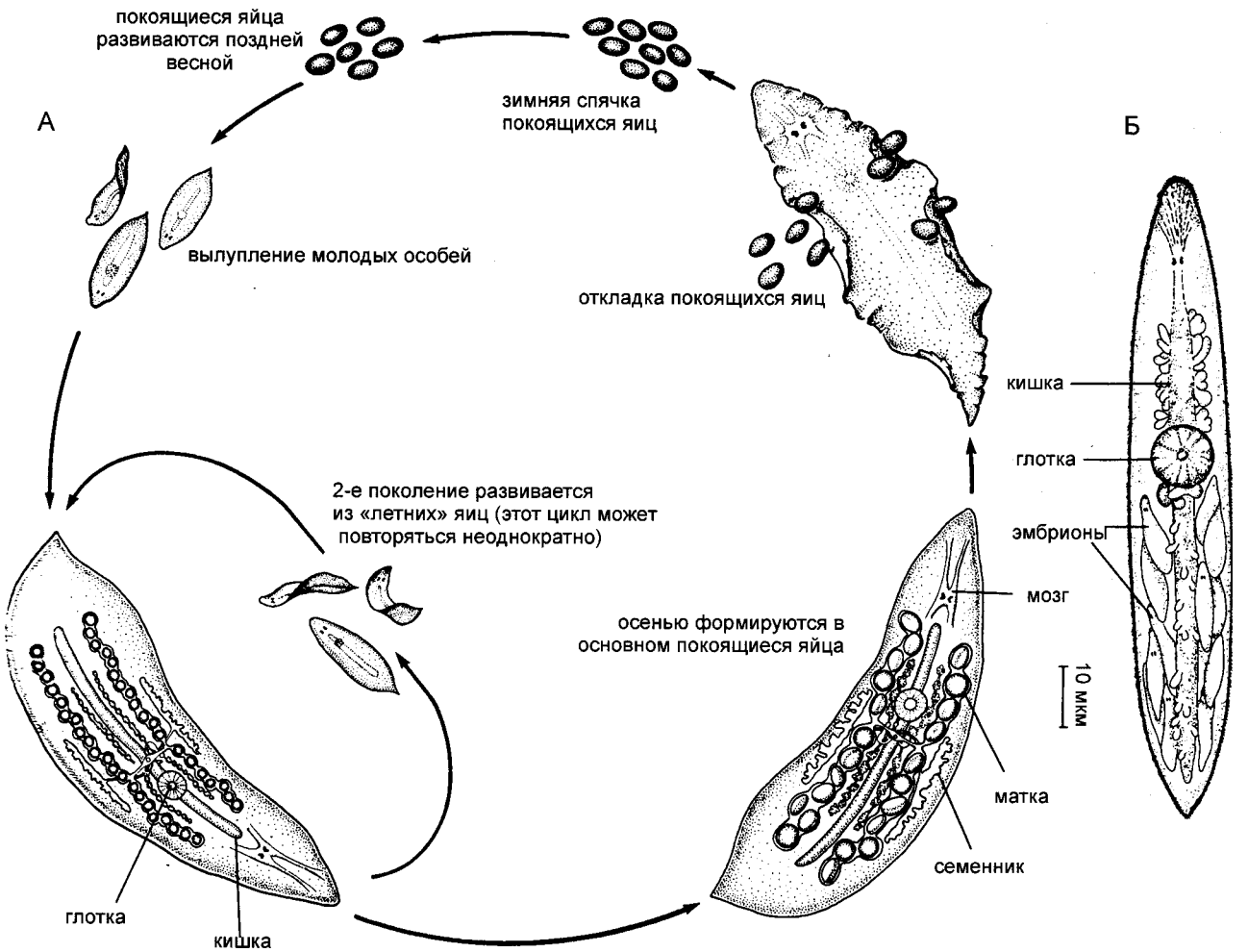
Temnocephalida — эктокомменсалы, обитающие в жаберных полостях десятиногих раков и питающиеся зоопланктоном, для чего служат длинные головные выросты.

Notodactylus handschini (Temnocephalida) несёт на дорсальной стороне тела шипы длиной 100 мкм, построенные по тому же принципу, что и щетинки Annelida, Echiurida, Pogonophora, Brachiopoda и Cephalopoda. Эти шипы — единственный пример настоящих кутикулярных образований в пределах плоских червей.

Представители Fecampiida — паразиты, обитающие в миксоцеле раков из групп Peracarida и Decapoda, а также в кольчатых червях (Myzostomida). Молодые особи напоминают прямокишечных турбеллярий (например, *Fecampia erythrocephala*). Вскоре после проникновения в полость тела хозяина они утрачивают ротовое отверстие и глотку, причём кишка сохраняется в виде замкнутого мешка. Очевидно, паразиты поглощают питательные вещества через ресничный эпидермис. Хозяин в большинстве случаев не обнаруживает никаких признаков поражения, что позволяет предположить очень древние паразитические отношения. У других видов (*Kronborgia amphipodicola*) весь пищеварительный тракт редуцирован уже у молодых особей, а плотность и длина микроворсинок на поверхности тела повышены.

Acholades asteris (Acholadidae, группа неясного систематического положения) обитает в соединительной ткани амбулакральных ножек морских звёзд. Пищеварительный тракт также полностью редуцирован. В кишечнике этих турбеллярий обитают грегарины из рода *Monocystella*. Тасмания.

http://Jurassic.ru/



Илл. 316. А — жизненный цикл *Mesostoma ehrenbergi*. Взрослые животные имеют длину 10–12 мм. Сходный цикл развития встречается у различных пресноводных и нескольких морских видов. Особи, еще не достигшие взрослых размеров (4–6 мм), производят так называемые «летние» яйца путём самооплодотворения. Этот способ размножения обеспечивает быстрый прирост численности при благоприятных условиях среды, однако все возникающие особи имеют сходные генотипы. Взрослые животные выделяют вещество, тормозящее образование «летних» яиц. Образование различных типов яиц определяет температура и другие факторы окружающей среды. Продукция покоящихся яиц с устойчивой оболочкой позволяет переживать неблагоприятные условия среды; кроме того, такие яйца формируются время от времени летом (так называемая летняя спячка). Покоящиеся яйца развиваются как после самооплодотворения, так и после перекрёстного оплодотворения, которому предшествует сложный ритуал копуляции. Б — у других видов (например, *Mesostoma appinum*) эмбрионы развиваются внутри тела материнской особи.

А — скомбинировано по Domenici и Gremigni (1977), Gölthenboth и Heitkamp (1977) и Siewing (1985); Б — из Norena-Jannsen (1991).

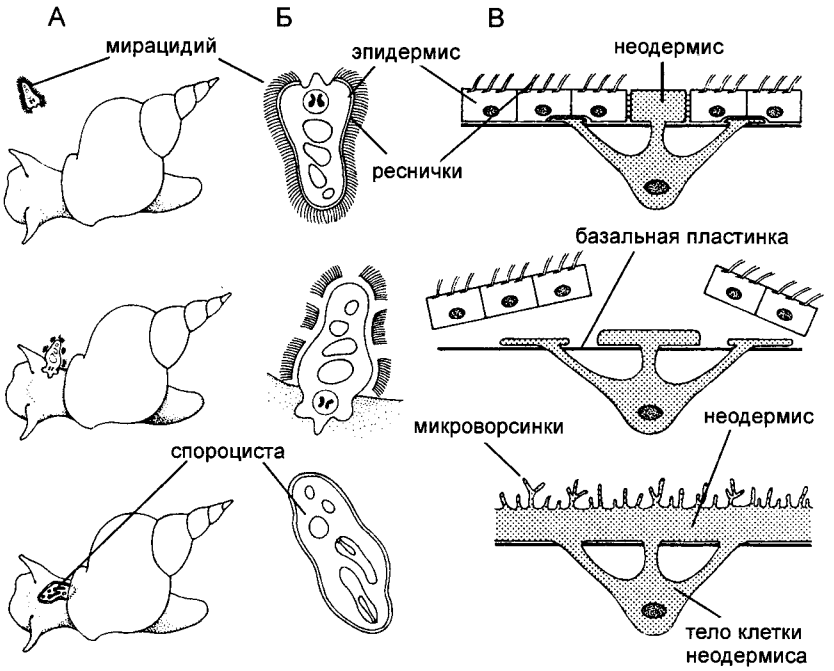
2. Neodermata*

В эту группу входят все паразитические плоские черви, у которых при переходе к паразитическому образу жизни утрачивается исходный эпидермис и формируется новый, синцитиальный покров — **неодермис**. Сюда относят Digenea, Aspidobothrii, Monogenea и Cestoda. Во многих учебниках первые три группы обозначают как сосальщики (**Trematoda**) и противопоставляют ленточным червям (**Cestoda**). Однако в системе, принятой в данном руководстве, название Trematoda относится только к Digenea и Aspidobothrii.

При внедрении в первого хозяина или непосредственно после этого первая личинка Neodermata сбрасывает ресничный эпидермис (илл. 317) и формирует «вторичный покров» (неодермис), всегда лишённый ресничек. Неодермис возникает из клеток мезодермального происхождения, которые посылают отростки к поверхности тела, в то время как их ядросодержащие тела остаются под слоем матрикса. Отростки сливаются друг с другом поверх базальной пластинки, формируя **синцитий** (илл. 317). Формирование неодермиса на всей поверхности тела

* Willi Xylander, Герлиц

http://jurassic.ru/



Илл. 317. Образование неодермиса при переходе к паразитическому образу жизни на примере *Fasciola hepatica*. А — проникновение мирацидия в промежуточного хозяина. Б — преобразование мирацидия в спороцисту. В — изменения эпидермиса во время этого процесса. Верхний ряд: свободноплавающий мирацидий приближается к промежуточному хозяину — брюхоногому моллюску из рода *Galba*. Покров мирацидия образован плоскими ресничными клетками эпидермиса и узкими полосками неодермиса, которые ограничивают области эпидермиса друг от друга. Средний ряд: во время внедрения в моллюска (сразу после контакта) клетки эпидермиса сбрасываются и уплывают благодаря активной работе ресничек. Область поверхности, занятая неодермисом, постепенно увеличивается, однако бульшая часть тела личинки на этой стадии покрыта только базальной пластинкой. Нижний ряд: примерно через 48 часов сформированная спороциста остаётся вблизи области проникновения. Её покровы представлены неодермисом, покрывающим всю поверхность тела и несущим микроворсинки неправильной формы.

Оригинал W. Xylander, Герлиц.

после сбрасывания эпидермиса может занимать от нескольких часов до нескольких дней.

Неодермис паразитических плоских червей выполняет различные функции, в том числе такие как усвоение пищи, экскреция и осморегуляция, защита от иммунного воздействия и пищеварительных ферментов хозяина. Питательные вещества, поглощённые на поверхности тела, транспортируются внутрь, а продукты обмена веществ наружу по отросткам, соединяющим синцитиальную пластину с клеточными телами. Структура неодермиса (например, толщина, строение и форма микроворсинок) сильно варьирует в зависимости от группы, стадии жизненного цикла и участка тела (илл. 322, 324, 325, 336, 342, 347, 350).

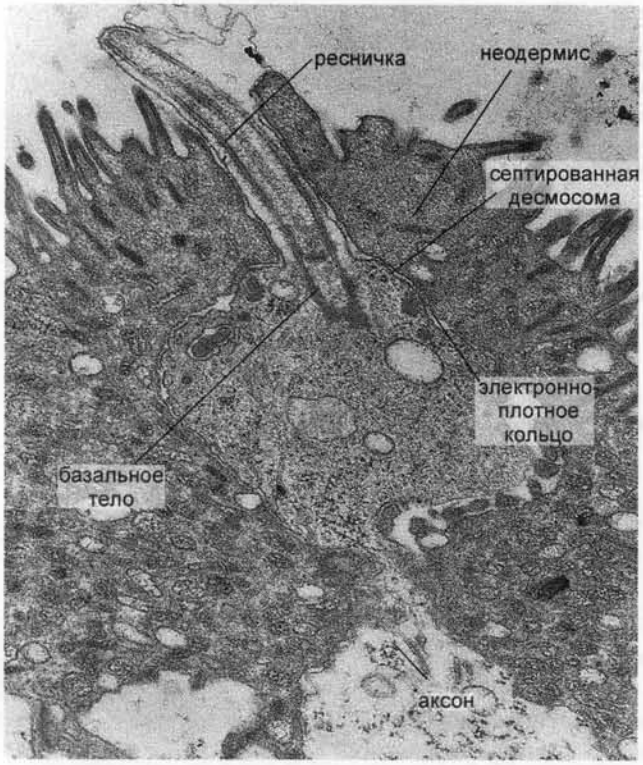
Нервная система Neodermata построена в основном так же, как и у свободноживущих плоских червей, с естественными модификациями в различных таксонах. В частности, особые нервные центры и рецепторы имеются в области органов прикрепления. Электронно-плотные кольца, окаймляющие дистальные части ресничных сенсилл (илл. 318), вероятно, обеспечивают фиксацию рецепторов в покровах.

Протонефридиальная система в большинстве случаев билатерально-симметричная и состоит из многих терминальных ресничных клеток и отводящих каналов. Между ресничками терминальных клеток имеется особое связующее вещество (илл. 300, 344). Фильтрующая верша образована чередованием отростков циртоцита и первой канальной клетки. Между отростками натянута фильтрующая мембрана, похожая на базальную пластинку. (Сходные фильтрующие аппараты у некоторых свободноживущих плоских червей возникли, очевидно, конвергентным путём).

Внутри выводящих нефридиальных каналов чаще всего находятся мощные пучки ресничек, работа которых обеспечивает дальнейшую транспортировку жидкости. Каналы объединяются дистально и впадают в два нефропора (в отдельных случаях имеется только одно отверстие). Протонефридиальная система у взрослых особей развита лучше, чем у личинок, так как в ходе развития дифференцируются новые циртоциты и сегменты выводящих каналов.

Пищеварительная система организована очень по-разному: кишка может быть прямой, раздвоенной, слабо разветвлённой, или — у большинства крупных форм — очень сильно разветвлённой; задняя кишка и анус отсутствуют. У Cestoda, а также у мирацидиев и спороцист Digenea, кишечник полностью редуцирован.

http://jurassic.ru/



Илл. 318. Ресничный рецептор *Gyrocotyle urna* (Cestoda) с электронно-плотным двойным кольцом под септированными десмосомами, которое фиксирует рецептор в неодермисе Оригинал W. Xylander, Герлиц.

Почти все Neodermata — гермафродиты (исключением является, в частности, *Schistosoma*). Мужские **гонады** почти всегда развиваются раньше женских, т.е. имеет место **протерандрический гермафродитизм**. Строение половой системы, а также положение и размер отдельных органов часто специфичны для группы или вида и служат определительными признаками.

Женская гонада, как и у всех Neoophora, подразделяется на **гермарий** и **вителлярий**. Семенники у Neodermata чаще всего парные и содержат одновременно различные стадии сперматогенеза. Число семенников может увеличиваться (например, у Cestoda) или сокращаться до одного (например, у многих Aspidobothrii).

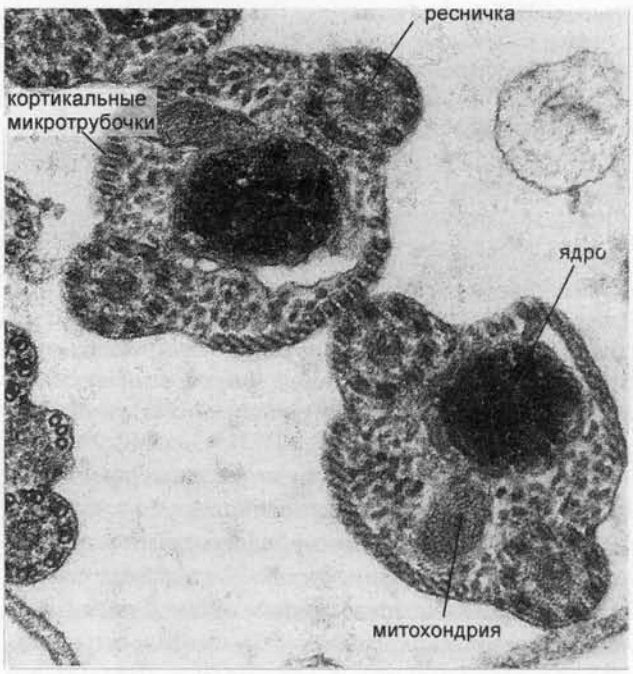
Сперматозоиды в примитивном состоянии двужгутиковые и имеют две аксонемы строения 9 × 2+1. В сравнении с большинством свободноживущих плоских червей спермии имеют две особенности: оба жгутика не свободны, а погружены в тело сперматозоида (илл. 319, 338, 351). Кроме того, отсутствуют так называемые акрозиновые зёрна. Между аксонемами расположены два ряда микротрубочек, непосредственно прилежащих к клеточной мембране. Эта основная схема претерпевает неоднократные и независимые изменения в пределах Neodermata.

При копуляции сперма попадает в семяприёмник (receptaculum seminis), часто через специализированное «влагалище», и хранится в нём. Сперматозоиды высвобождаются из семяприёмника небольшими порциями. В **оотипе** или более дистальном отделе половых путей формируются сложные экзолецитальные яйца, в которых под общей яйцевой оболочкой находятся сперматозоиды, яйцеклетка и вителлоциты. Оплодотворение происходит в оотипе или матке (илл. 302). Перед оплодотворением нитевидный спермий с длинным ядром обматывается вокруг яйцеклетки и сливается с ней всей своей поверхностью. Развитие яиц может происходить, в зависимости от вида, либо в матке, либо вне родительской особи.

Склеротизированная яйцевая оболочка, характерная для многих Neodermata, формируется из особых гранул желточных клеток и из секрета желёз, прилежащих к оотипу (тельца Мелиса) (илл. 302). Форма яйца, как «слепок», соответствует форме оотипа. В области микровиллярных выростов яйцеклетки оболочка часто остаётся более тонкой: так формируется «крышечка» (operculum).

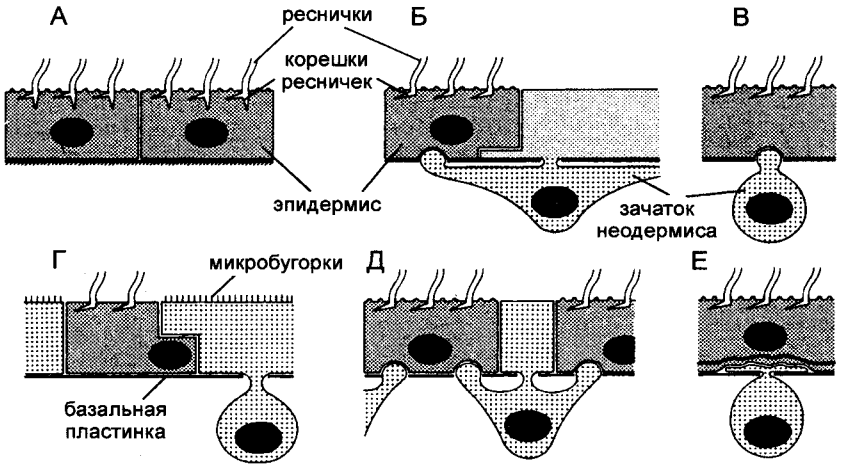
Из яиц обычно выходят ресничные **личинки**: мирацидий (Digenea), котилоцидий (Aspidobothrii), онкомирацидий (Monogenea), ликофора (Gyrocotylidea, Amphilinidea), корацидий (многие Cestoida). Если личинке не удаётся найти хозяина и внедриться в него в течение примерно 24–48 часов, она погибает.

Эпидермальные реснички первых личинок Neodermata имеют, в отличие от свободноживущих плоских червей, только один корешок, направленный вперёд (илл. 320).



Илл. 319. Сперматозоиды *Amphilina foliacea* (Cestoda). Можно различить две аксонемы, построенные по схеме 9 × 2+1 и погружённые в тело спермия, а также ядро, митохондрию и расположенные между аксонемами ряды «кортикальных» микротрубочек. Оригинал W. Xylander, Герлиц.

http://jurassic.ru/



Илл. 320. Соотношение эпидермиса и неодермиса у первых личинок различных групп Neodermata и у одного свободноживущего плоского червя.
А — «Dalyellioidea» (свободноживущий). Б — Monogenea. В — Gyrocotylidea (Cestoda). Г — Aspidobothrii. Д — Digenea. Е — Cestoida (Cestoda). По Xylander (1987), с изменениями.

У некоторых типов личинок (например, мирацидиев, котилоцидиев или онкомирацидиев) между эпидермальными клетками уже могут располагаться фрагменты неодермиса; у других личинок (ликофор и корацидиев) зачаток неодермиса полностью скрыт под эпидермисом.

У личинок в большинстве случаев имеются головной мозг и различные органы чувств (фото-, танго- и реорецепторы); у первых личинок Cestoida (корацидии, онкосферы) сложная нервная система отсутствует.

Дальнейшее развитие всегда связано с внедрением в хозяина, а часто и со сменой хозяев. В некоторых таксонах (например, большинство Monogenea и Aspidobothrii) постларвальные стадии могут достигать половозрелости уже на первом хозяине. Тем не менее, у большинства Neodermata происходит как минимум одна смена хозяина. Стадии, которые внедряются в следующего хозяина, часто имеют особые структуры (например, стилеты или железы), облегчающие проникновение. Гонады Neodermata, за немногими исключениями, развиваются только в окончательном хозяине.

У Neodermata часто встречаются свободноживущие личиночные стадии. Между личинкой и взрослой стадией могут возникать дополнительные **поколения**, образующиеся путём **бесполого** размножения (в единичных случаях, возможно, путём гетерогонии). Примером таких поколений являются дочерние спороцисты и редии Digenea, а также дополнительные сколексы в финне эхинококка *Echinococcus granulosus* (илл. 354Е,Ж). В таких случаях имеет место смена поколений (метагенез — чередование полового и бесполого поколений или гетерогония — чередование поколений с амфимиктическим и партеногенетическим размножением).

2.1. Trematoda, Трематоды

К этой группе относятся эндопаразитические Neodermata, первыми хозяевами которых служат брюхоногие или (реже) двустворчатые моллюски. Прикрепительные органы лишены каких-либо жёстких структур (крючков). К трематодам относятся Aspidobothrii и Digenea.

2.1.1. Aspidobothrii

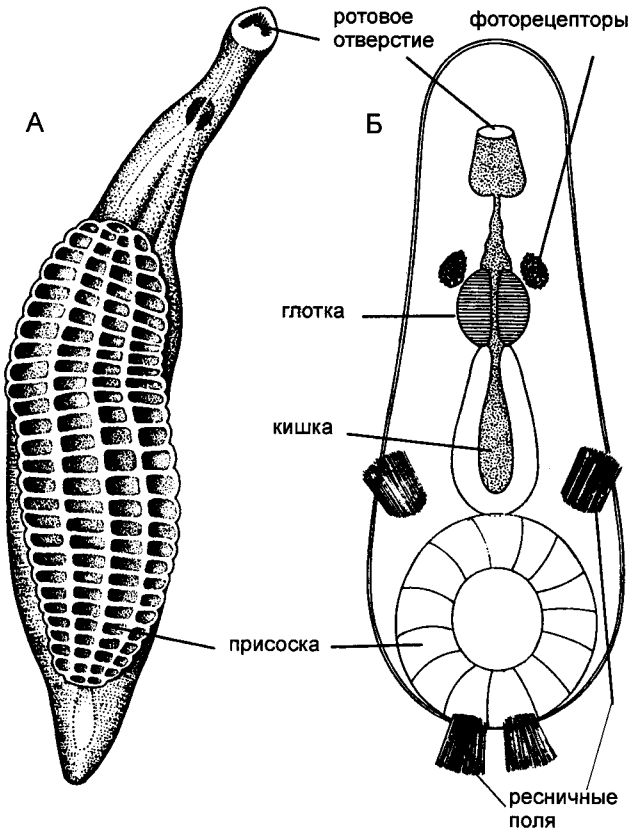
Данная группа объединяет в основном мелкие формы (редко более 5 мм), большинство которых существуют как эндопаразиты морских или пресноводных брюхоногих или двустворчатых моллюсков, ракообразных, рыб и черепах. Всего известно около 30 видов. Смена поколений отсутствует; у немногих видов возможна факультативная смена хозяина.

Строение

Наиболее характерный признак взрослых особей Aspidobothrii — очень крупная вентрокаудальная **присоска** (илл. 321А). Эта присоска исходно формируется на заднем конце тела, а в ходе постларвального развития увеличивается в размерах, покрывая брюшную поверхность животного (у некоторых видов почти до переднего конца). Присоска подразделена на многочисленные **ямки** (альвеолы), расположенные правильными продольными рядами. По краям присоски у многих Aspidobothrii расположены так называемые краевые органы — впячивания покровов, окружённые хорошо развитой мускулатурой, на дне которых открываются различные железы.

Неодермис взрослых особей (илл. 322), в отличие от Monogenea и Digenea, несёт характерные бугорки высотой 0,08 мкм, сходные по строению с микроворсинками. Непосредственно под апикальной мембраной неодермиса располагается электронноплотный слой.

http://jurassic.ru/



Илл. 321. Внешний вид Aspidobothrii.
А — взрослая особь *Aspidogaster conchicola* с хорошо заметной септированной присоской. Б — личинка (котилоцидий) *Multicotyle purvisi*. А — из Odening (1984); Б — по Rohde (1973).

Нервная система по сравнению с Monogenea и Digenea развита достаточно хорошо. Особенно сильно выражены вентральные нервы, которые иннервируют присоску и её мускулатуру. **Выделительная система** взрослых червей состоит из большого числа (более 400) терминальных клеток и связанной с ними билатерально-симметричной системы каналов, которые открываются вблизи заднего конца тела в небольшой мочевой пузырь; у личинок имеются парные пузыри. Нефропор чаще всего непарный и расположен дорсокаудально. В просвет нефридиальных каналов вдаются микроворсинки и ламеллы, а также отдельные пучки ресничек «мерцательного пламени». **Пищеварительный тракт** начинается ротовой полостью или присоской, за которой следует глотка pharynx bulbosus. Кишечник почти у всех видов неразветвлённый, мешкообразный; только в семействе Rugogastridae кишка имеет два ответвления.

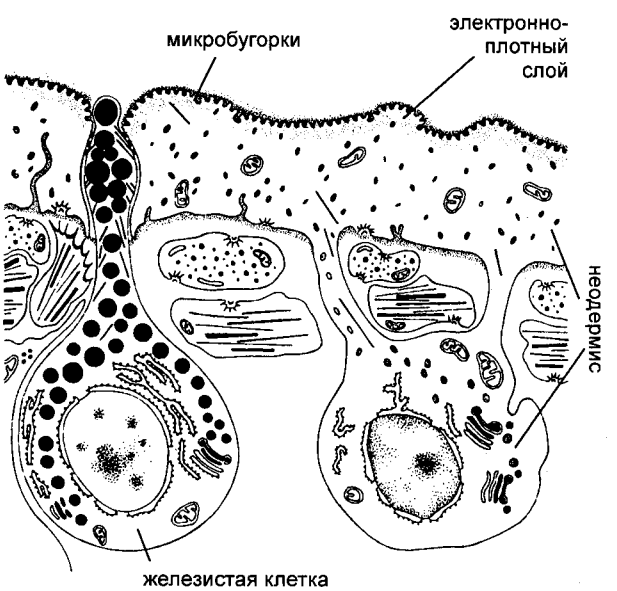
Половая система устроена очень сходно с таковой Digenea. Гермарии чаще всего компактные, редко дольчатые. Яйцевод септированный, что составляет аутапоморфию Aspidobothrii. Примерно на полпути между гермарием и оотипом яйцевод сообщается с лауреровым каналом, который либо открывается на спинной стороне тела, либо слепо заканчивается в паренхиме (не функционален), либо соединяется с выделительной системой. Желточный проток впадает непосредственно перед оотипом. Сложные яйца выводятся через матку (часто укороченную) и половой атриум; половая пура лежит в большинстве случаев перед присоской. Часто имеется только один семенник, но есть виды с несколькими семенными фолликулами. Vas deferens (семяпровод) расширяется в дистальной части, образуя семенной пузырёк. Мужские половые протоки также открываются в половой атриум. Строение сперматозоидов такое же, как у большинства других Neodermata (ср. илл. 319).

Размножение и развитие

Яйца, снабжённые крышечкой, попадают в воду. Развитие до выхода **личинок** продолжается от нескольких часов до нескольких недель, в зависимости от вида и внешних условий. Личинки размером 0,1–0,2 мм (илл. 321Б) имеют простую вентрокаудальную присоску. Личинки большинства видов, называемые **котилоцидиями**, имеют ресничные клетки в чётко ограниченных областях средней и задней частях тела. У некоторых видов личинки (так называемые аспидоцидии) полностью лишены ресничек.

У Aspidobothrii, так же как у Monogenea, не бывает личинок с полным или почти полным ресничным покровом. Поверхность тела личинки между эпидермальными ресничными клетками покрыта неодермисом (илл. 321Б), который несёт микробугорки с нитевидными отростками. Кишка у личинок неразветвлённая. Протонефридиальная система включает в себя три пары терминальных клеток, два раздельных мочевых пузыря и два нефропора.

Развитие всегда проходит без смены поколений, а у некоторых видов и без смены хозяина. Специфичность к хозяину в большинстве случаев низкая; например, *Aspidogaster conchicola* способен паразитировать в двустворчатых моллюсках семейств



Илл. 322. Неодермис *Aspidogaster conchicola* (Aspidobothrii).
По Smyth, Halton (1983), с изменениями.

http://jurassic.ru/

Unionidae, Mutelidae, Sphaeriidae и Corbiculidae, а также в переднежаберных брюхоногих моллюсках.

Ресничные личинки очень хорошо плавают, а нересничные — ползают наподобие пиявок. Первыми хозяевами Aspidobothrii, за немногими исключениями, служат брюхоногие или двустворчатые моллюски. Личинки проникают в хозяина пассивно вместе с водой (при питании или дыхании моллюска) и локализуются в перикарде, почке или мантийной полости.

Первым хозяином *Stichocotyle nephropis* служат не моллюски, а десятиногие раки *Nephrops norvegicus* или *Homarus americanus*, у которых паразит обитает в кишечнике.

Многие виды достигают половой зрелости уже в первом хозяине, тогда как другим необходима смена хозяина, причём окончательным хозяином обязательно должно быть позвоночное животное. Например, *Lobatostoma manteri* для достижения половой зрелости должен попасть в рыбу рода *Trachinotus*, питающуюся улитками.

Факультативное включение второго хозяина (рыб или черепах) было подтверждено для всех видов. При поедании заражённого моллюска позвоночным животным паразит может продолжить развитие в новом хозяине. В этом случае Aspidobothrii обитают в кишечнике, желчном протоке, желчном пузыре или ректальных железах. Непосредственное заражение позвоночного животного личинкой (минуя стадии развития в промежуточном хозяине), скорее всего, невозможно.

2.1.2. Digenea, Дигенетические сосальщики

Дигенетические сосальщики, или собственно трематоды, составляют самый крупный (примерно 7200 видов) таксон паразитических Plathelminthes. Все они являются эндопаразитами с обязательной сменой хозяина и сменой поколений. В большинстве случаев первым промежуточным хозяином служит брюхоногий моллюск, а окончательными хозяевами — челюстноротые позвоночные (в том числе человек и домашние животные). Может существовать второй промежуточный хозяин, в роли которого часто выступают членистоногие. Лишь изредка стадия, паразитирующая в позвоночном, отсутствует. В моллюске — промежуточном хозяине происходит интенсивное размножение. Взрослые формы (а также церкарии) часто имеют две присоски: ротовую и брюшную. Размеры сильно варьируют; самый крупный представитель имеет длину 12 см. Система Digenea является предметом дискуссии.

Разные стадии **цикла развития** (свободноплавающий мирацидий, спороциста, редия, в большинстве случаев свободноплавающая церкария, метацеркария и марита) очень сильно различаются по морфологии, физиологии и образу жизни. Стадии яйца, мирацидия, спороцисты, церкарии и взрослого сосальщика имеются практически у всех Digenea; наличие дочерних спороцист, дочерних редий, а также метацеркарий зависит от конкретного вида или группы. Смена поколений, вероятно, представляет собой не гетерогонию (партеногенетическое развитие дочерних спороцист, редий и церкарий из яйцеклеток), а метагенез (развитие этих стадий из недифференцированных соматических «необластов»). Все стадии, кроме мирацидия, к моменту выхода из тела предыдущей стадии покрыты неодермисом. Следует учесть, однако, что при развитии «неодермальных» стадий иногда возникает внешний клеточный слой, лишённый ресничек, который, возможно, гомологичен ресничному эпидермису мирацидия; этот «зачаток эпидермиса» исчезает ещё до завершения развития.

Строение

Взрослая особь (марита, или собственно «сосальщик») в большинстве случаев имеет уплощённое, листовидное тело, иногда с более или менее обособленным передним концом. Чаще всего имеются две мускульные присоски — ротовая и брюшная (илл. 323А); таких сосальщиков называют «дистомными». Брюшная присоска часто располагается в средней и реже — в задней части тела. Она может также отсутствовать полностью («моностомные» формы).

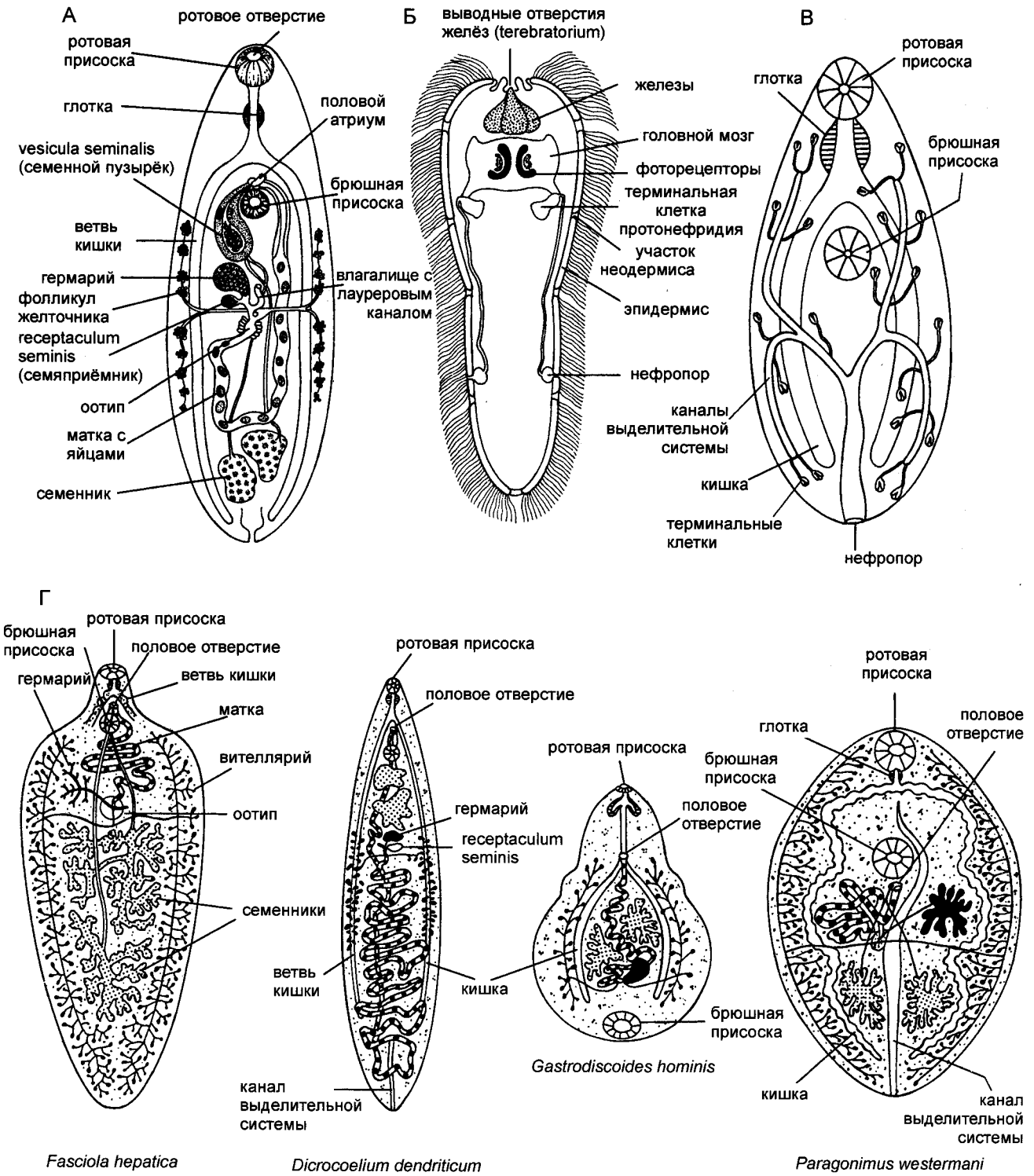
Неодермис взрослых Digenea (илл. 324) имеет сильно развитый гликокаликс и несет короткие, часто неправильной формы микроворсинки и другие структуры, которые увеличивают площадь поверхности покрова. Толщина неодермиса неодинакова в разных частях тела червя, благодаря чему на поверхности тела образуется видоспецифичный рисунок из складок и желобков.

Мариты многих видов Digenea имеют характерные **неодермальные шипы**. Эти шипы находятся полностью внутри цитоплазмы; их основания прикрепляются к базальной пластинке, а вершины торчат наружу, выпячивая апикальную мембрану неодермиса (илл. 324, 325). У некоторых видов (например, *Dicrocoelium dendriticum*) шипы отсутствуют. Клеточные тела синцитиального неодермиса имеют очень активный метаболизм и содержат в большом количестве митохондрии, эндоплазматическую сеть и диктиосомы.

Нервная система состоит из крупного церебрального ганглия и периферических нервов, расположенных по типу ортогона. Сенсорные структуры присутствуют по всей поверхности тела, но более многочисленны на переднем конце вокруг рта и в районе брюшной присоски.

Пищеварительный тракт начинается ротовым отверстием, которое расположено почти всегда на переднем конце тела и редко — на брюшной сто-

http://jurassic.ru/

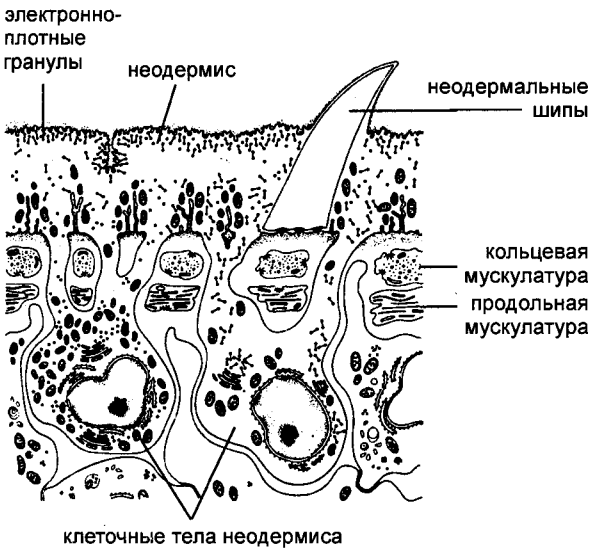


Илл. 323. Внешний вид Digenea.

А — схема строения взрослой особи (мариты). Б — мирацидий *Fasciola hepatica*. В — кишка и выделительная система. Г — различные представители Digenea. А — по Smyth и Halton (1983), с изменениями; Б — по Odening (1984); В — из Siewing (1985); Г — по данным разных авторов.

роне. Рот обычно открывается в центре ротовой присоски, которая может быть армирована стилетами («эхиностомные» формы). За ротовым отверстием часто следует предглотка, которая переходит в мускулистую глотку и далее в пищевод. Кишка у большинства видов двураздельная, а у некоторых крупных форм сильно разветвлённая (илл. 323А,Г); «гастеростомные» мариты имеют мешкообразную неразветвлённую кишку. Мариты способны питаться кровью, слизью, содержимым кишечника и тканями хозяина.

http://jurassic.ru/



Илл. 324. Неодермис Digenea (схематический продольный срез).
По Smyth, Halton (1983), с изменениями.

Протонефридиальная система билатерально-симметрична и обычно включает в себя видоспецифичное число терминальных клеток. Непарный нефропор, расположенный у заднего конца тела (илл. 323В), возникает вместо первоначально парных нефропоров церкарии в результате сбрасывания хвоста (см. ниже). Мочевой пузырь в большинстве случаев непарный, расположен впереди от нефропора.

У некоторых таксонов развиты дополнительные системы каналов: это так называемая «**лимфатическая система**» и «паранефридиальный плексус» (сплетение). Лимфатическая система чаще всего не имеет эпителиальной выстилки и, вероятно, обеспечивает транспорт питательных веществ от кишки к тканям тела. Паранефридиальный плексус, возможно, выполняет метаболическую или экскреторную функцию.

Расположение **гонад** в теле очень разнообразно и специфично для отдельных таксонов (илл. 323А). Подавляющее большинство Digenea — гермафродиты. Исключением являются шистозоматиды (*Schistosoma*, *Bilharzia*), у которых имеются мужские и женские особи (илл. 332), однако самцы сохраняют рудименты органов женской половой системы (желточников).

Мужские гонады развиваются обычно несколько раньше, чем женские, и чаще всего представлены парными семенниками (илл. 323А). Редко встречаются формы с одним семенником или (крупные черви) с многочисленными семенными фолликулами. Сперматозоиды выводятся через vasa efferentia (семенные канальцы) и vas deferens (семяпровод) и накапливаются в vesicula seminalis (семенной пузырь). Перенос спермы в тело полового партнера осуществляется с помощью половой папиллы или цирруса; циррус в состоянии покоя располагается в особой сумке.

Женские половые органы в большинстве случаев устроены типично для Neodermata (илл. 323А). У многих видов имеются многочисленные латеральные желточные фолликулы. Гермарий чаще всего небольшой, округлый, только в редких случаях (например, у *Fasciola*) разветвлённый. Экзолецитальные яйца образуются в оотипе и выводятся через матку. Форма матки и характер её изгибов в теле мариты часто видоспецифичны. Матка открывается вблизи переднего конца тела, причём её отверстие часто располагается вместе с мужским копулятивным органом в общем половом атриуме. При совокуплении циррус вводится в лауреров канал или в матку, сперма партнера накапливается в receptaculum seminis (семяприёмник) и затем доставляется в оотип.

Эмбрион развивается во время прохождения яйца через матку. В зависимости от вида имеет место частичная или полная эмбрионизация. Это означает, что покидающие матку яйца содержат уже очень хорошо (изредка даже полностью) развитых мирацидиев. Яйца выводятся из окончательного хозяина вместе с калом, мочой или слюной, в зависимости от локализации взрослых паразитов. Для завершения развития мирацидиев яйца у большинства видов должны попасть в воду.

Мирацидий Digenea, за несколькими исключениями, представляет собой свободноплавающую ресничную личинку (илл. 323Б). Покров тела образован плоскими ресничными эпидермальными клетками, между которыми вклиниваются тонкие выросты неодермиса (илл. 320). У мирацидиев, заражающих первого промежуточного хозяина пассивным путём (при проглатывании), реснички могут быть сильно редуцированы (например, *Dicrocoelium*).

Мирацидии обладают вполне развитой нервной системой, включающей в себя церебральный ганглий и различные виды механо- и хеморецепторов. У многих имеются рабдомерные фоторецепторы, лежащие дорсально от головного мозга (илл. 323Б); наряду с ними встречаются и ресничные фоторецепторы. В передней трети тела расположены железистые клетки, секреторные шейки которых тянутся вперёд и открываются в так называемый terebratorium на переднем конце тела, где имеются многочисленные механо- и хеморецепторы. Здесь же могут развиваться стилеты или склериты, служащие для проникновения в первого хозяина.

Протонефридиальная система личинок состоит из одной–двух пар терминальных клеток; выводящие каналы открываются в два нефропора, расположенных слева и справа в задней трети тела.

В задней части тела имеется большое количество недифференцированных клеток, которые после внедрения в промежуточного хозяина (моллюска) дают начало различным тканям следующего поколения: дочерней спороцисте или редии. Неясно, следует ли считать эти клетки необластами или гоноцитами. Кишечник всегда отсутствует. Мирацидии большинства видов после выхода из яйца свободно плавают в воде и активно проникают в моллюсков, сбрасывая свой ресничный эпидермис во время проник-

http://jurassic.ru/

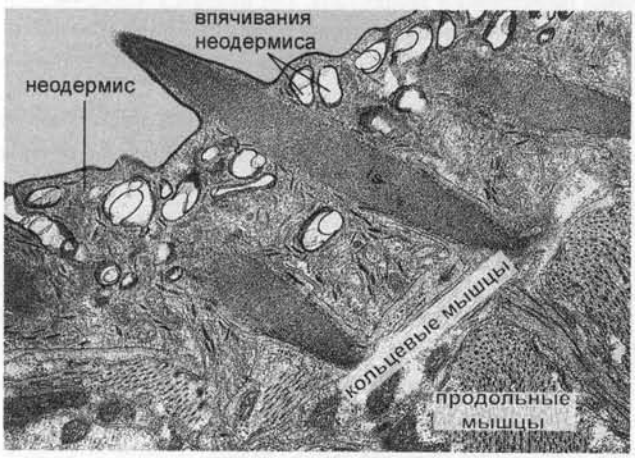
новения или (в редких случаях) вскоре после него (илл. 317).

Спороциста и редия. Сбрасывание эпидермиса и формирование неодермиса означает превращение мирацидия в **спороцисту**, которая часто остаётся вблизи места внедрения в хозяина (илл. 317). Материнская спороциста и мирацидий являются двумя последовательными онтогенетическими стадиями одной и той же особи.

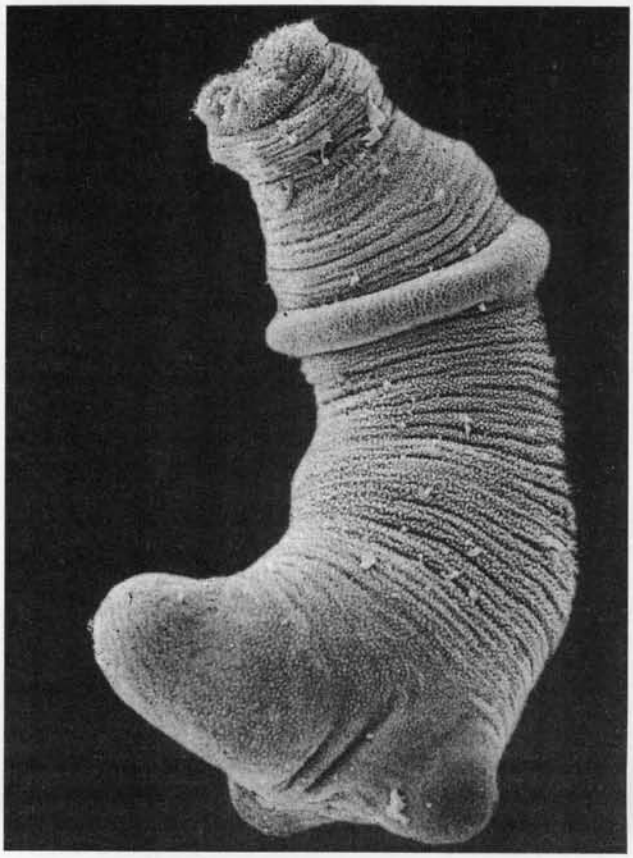
Неодермис спороцисты имеет относительно мелкие, неправильной формы, иногда разветвлённые на вершинах отростки, сходные с микроворсинками (илл. 317). Нервная система, включая и рецепторы, подвергается масштабным преобразованиям; в частности, исчезают фоторецепторы. Протонефридиальная система хорошо развита. Спороциста, как и мирацидий, лишена кишечника и поглощает питательные вещества через неодермис. Источником питания служат ткани хозяина, которые растворяются или перевариваются выделениями спороцисты.

Внутри спороцисты возникают — вероятно, из соматических необластов — дочерние особи, у которых в зависимости от вида имеется или отсутствует кишечник. Формы, лишённые кишечника, принято называть **дочерними спороцистами**, или спороцистами второго поколения (например, у *Dicrocoelium*, *Schistosoma*; см. илл. 329, 331). Если кишка и некоторые другие специфические структуры (например, «ножки» — см. илл. 326) присутствуют, то особей данного поколения называют **редиями**.

Эти поколения, как и материнская спороциста, обеспечивают увеличение числа паразитов в промежуточном хозяине. У большинства Digenea материнская и дочерняя спороцисты различаются как морфологически (размерами, строением протонефридиальной системы), так и расположением в теле хозяина. Дочерние спороцисты и редии обладают хорошо развитой протонефридиальной системой с парными нефропорами. У многих видов оба поколения имеют родильные поры, служащие для выхода следующих стадий. Особи второго поколения перемещаются по телу моллюска и обычно поселяются в печени, где особенно благоприятны условия питания.



Илл. 325. Срез через неодермис самца *Schistosoma mansoni* (Digenea).
Оригинал H. Mehlhorn, Дюссельдорф.



Илл. 326. Редия *Mesorchis denticulatus* с характерным «воротничком».
СЭМ. Из Køie (1987).

Внутри дочерних спороцист или редий формируются либо морфологически сходные особи (они составляют ещё одно поколение — дочерних спороцист второго порядка или дочерних редий, соответственно), либо личинки с более или менее сильно развитым хвостом — церкарии.

Церкарии характеризуются, прежде всего, плавательным хвостом, который, однако, у отдельных видов может быть редуцирован (илл. 327, 328). Хвост исчезает при инцистировании церкарии во внешней среде или при проникновении её в следующего хозяина.

Неодермис церкарий уже более сходен с таковым взрослых особей. Нервная система относительно хорошо развита. Часто имеются рабдомерные фоторецепторы, окруженные пигментными клетками (илл. 327). На переднем конце тела часто располагаются рецепторы с длинными сенсорными ресничками. Там же развит аппарат проникновения, который у большинства видов представлен набором желёз, выделяющих протеолитические ферменты; у некоторых форм имеются жёсткие внутриклеточные структуры — стилеты (илл. 327).

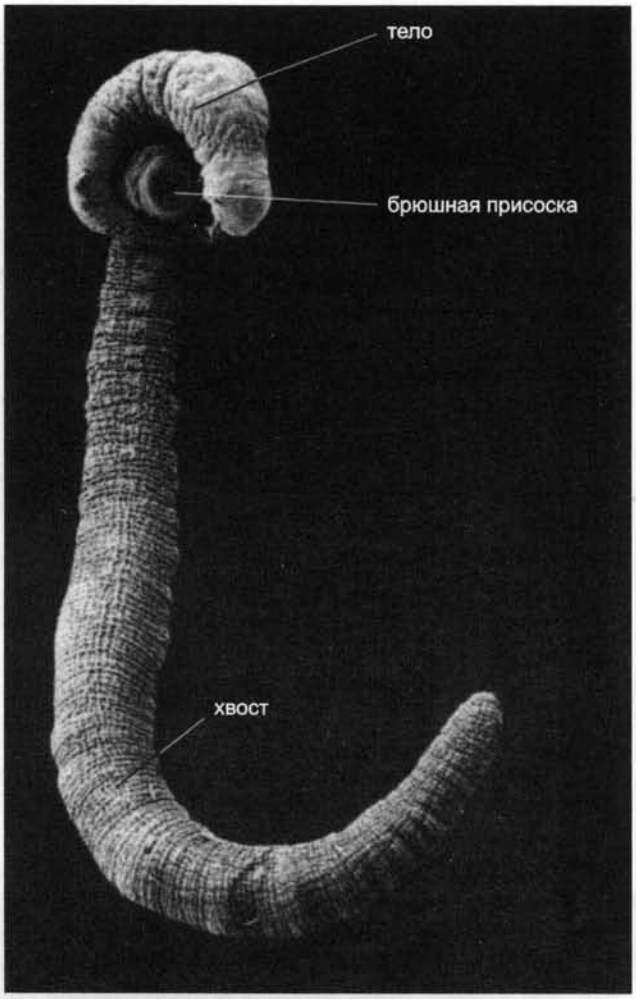
http://jurassic.ru/

Пищеварительный тракт, как правило, двуветвистый и начинается ротовой присоской. Брюшная присоска также имеется у большинства церкарий (илл. 327, 328). Протонефридиальная система состоит из многочисленных циртоцитов. Их канальцы почти всегда объединяются в один большой проток, который в хвосте часто раздваивается и в таком виде открывается во внешнюю среду. Парные нефропоры могут располагаться на различных участках мощного плавательного хвоста, например у его основания или у самого кончика (Schistosomatidae). Когда церкария при переходе к следующей стадии развития отбрасывает хвост, у неё вторично образуется непарный нефропор; такое же состояние наблюдается и у взрослых трематод.

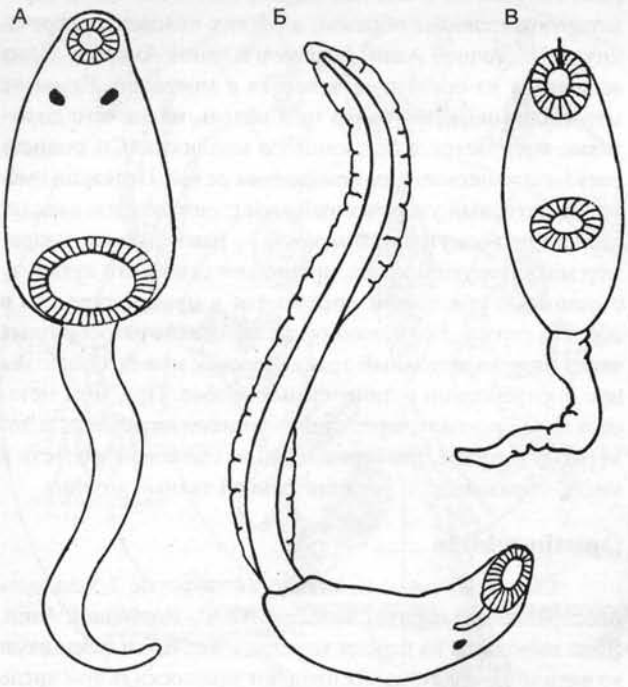
Благодаря **плавательному хвосту** церкарии могут активно искать нового хозяина или подходящий для инцистирования субстрат. Хвост в большинстве случаев имеет очень мощную косоисчерченную мускулатуру (подобный тип мускулатуры встречается лишь в очень немногих таксонах плоских червей).

Хвосты церкарий очень разнообразны: простые (например, *Fasciola*, илл. 329) или раздвоенные на вершине (фуркоцеркарии, например, *Schistosoma*, илл. 334), очень короткие (едва заметные, как у *Paragonimus westermani*) или очень длинные (неоднократно превосходящие длину тела, например у *Clonorchis sinensis*). Увеличение гребной поверхности может достигаться за счёт особых перепонок или нитевидных выростов.

Как правило, церкарии активно покидают первого хозяина — моллюска. Дальнейший путь развития (непосредственное заражение окончательного



Илл. 328. Церкария *Mesorchis denticulatus* с длинным хвостом и брюшной присоской. SEM.
Из Køie (1987).



Илл. 327. Типы церкарий.
А — Echinostomatidae. Б — Opisthorchiidae, Heterophyidae. В — ксифидиоцеркарии (со стилетом). По Dönges (1980), с изменениями.

хозяина, заражение следующего промежуточного хозяина или инцистирование вне хозяина) зависит от вида. Церкарии *Schistosoma* находят окончательного хозяина и проникают через его покровы в кровяное русло (илл. 331). В развитии некоторых других видов присутствует особая покоящаяся стадия — **метацеркария**, которая либо обитает во внешней среде, либо паразитирует во втором промежуточном хозяине (илл. 329, 330).

Большинству видов Digenea, в частности ланцетовидной двуустке (*Dicrocoelium dendriticum*) и китайской двуустке (*Clonorchis sinensis*), необходим второй промежуточный хозяин, в котором они проходят стадию метацеркарии. Дальнейшее развитие и достижение половой зрелости возможно лишь в том случае, если второй промежуточный хозяин будет съеден окончательным хозяином — позвоночным животным. Такие виды как *Fasciola hepatica* или *Fasciolopsis buski*, инцистируются на стадии метацеркарий во внешней среде (например, на растениях) и

http://jurassic.ru/

попадают в организм окончательного хозяина с пищей.

Некоторые таксоны Digenea

Echinostomatida

Взрослые особи дистомные, уплощенные, с паранефридиальным плексусом. У некоторых видов ротовое отверстие окаймлено крючками. Имеется стадия метацеркарии; церкарии с нерасчленённым хвостом; редии имеют воротничок. Мирацидии с одной парой протонефридиев. Жизненный цикл включает двух–трёх хозяев.

Fasciola hepatica*, большая печёночная двуустка, 3 см (илл. 323Г, 329). Марита обитает в желчных протоках печени различных жвачных животных, реже других млекопитающих, включая и человека. Яйца выводятся с желчью в кишечник и вместе с фекалиями попадают во внешнюю среду. Развитие мирацидиев происходит в тот период, когда пастбища залиты водой (например, при наводнениях или во время паводка). Мирацидии плавают в воде, активно находят промежуточного хозяина — водных лёгочных улиток из родов *Galba* или *Fossaria* — и внедряются в них, сбрасывая при этом эпидермис. Так мирацидий превращается в **спороцисту (илл. 329). В спороцисте развиваются многочисленные **редии** (второе поколение), способные производить дальнейшие поколения редий. Последнее поколение редий даёт начало **церкариям** (третье поколение). Церкарии мигрируют в теле моллюска по градиенту кислорода, пока не достигнут лёгкого, где и покидают тело хозяина. Далее церкарии активно плавают, выползают вверх по стеблям растений и инцистируются на растениях выше уровня воды, превращаясь в **метацеркарий**. При проглатывании цисты потенциальным окончательным хозяином её оболочка растворяется, молодой сосальщик проникает сквозь стенку кишки и мигрирует из брюшной полости в паренхиму печени и далее в желчные протоки. Иногда молодые мариты локализуются и в других тканях. Заражение человека встречается редко и может происходить, например, при употреблении в пищу сырых водных растений.

Fasciolopsis buski, 7 см, паразитирует в тонком кишечнике человека. Частый паразит человека в Юго-Восточной Азии. Мирацидии заражают брюхоногих моллюсков, в том числе из родов *Planorbis* и *Gyraulus*. Жизненный цикл включает стадии спороцисты, материнской и дочерней редии и церкарии; последняя инцистируется на водных растениях (водяной орех *Trapa natans*, болотница *Eleocharis*), превращаясь в метацеркарию. Человек может заразиться при употреблении в пищу плодов водяного ореха.

Plagiorchiida

Взрослые особи дистомные; есть стадия метацеркарии; в хвосте церкарий выделительная система отсутствует, их ротовая присоска часто вооружена стилетом; мирацидии с одной парой протонефридиев.

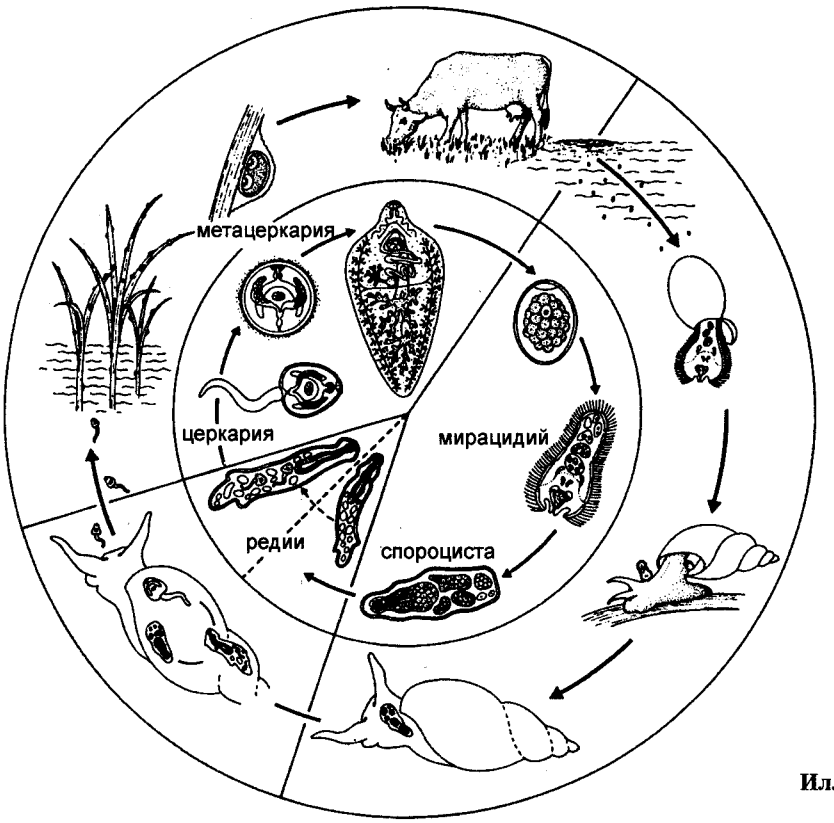
Dicrocoelium dendriticum*, ланцетовидная двуустка, 1 см (илл. 330). Паразит печени, заражающий, главным образом, жвачных животных засушливых областей (овцы, козы). Марита обитает в желчных протоках. Яйца выводятся из хозяина так же, как это описано для *Fasciola*, и поедаются наземными брюхоногими моллюсками (*Zebrina*, *Cionella*, *Helicella*). Только после этого из яиц выходят мирацидии, несущие реснички лишь на переднем конце; они проникают сквозь кишечный эпителий и превращаются в **материнских спороцист. В последних развиваются **дочерние спороцисты** (второе поколение; стадия редии отсутствует), которые производят **церкарий** (третье поколение). Церкарии находят лёгкое улитки и проникают в него. Раздражение лёгочного эпителия вызывает образование комочков слизи, во влажной среде которых церкарии некоторое время сохраняют жизнеспособность. Эти слизистые комочки могут поедать муравьи (например, *Formica fusca*), которых ланцетовидная двуустка использует как **второго промежуточного хозяина**. Большая часть церкарий проникает через кишечный эпителий муравья и инцистируется в миксоцеле, превращаясь в метацеркарий. Одна из церкарий мигрирует к переднему концу тела хозяина и проникает в подглоточный нервный ганглий. Эта особь («мозговой червь») вызывает нарушения поведения у муравья: вместо того чтобы возвращаться при наступлении темноты в муравейник, заражённое насекомое остаётся ночью на растении, цепляясь за него мандибулами, и может быть проглочено пасущимися овцами. В кишечнике жвачного животного метацеркарии выходят из цист, мигрируют по желчному протоку в печень, где примерно через 50 дней развиваются в половозрелых особей.

Paragonimus westermani, лёгочная двуустка, 3 см (илл. 323Г). Этот и ещё два близкородственных вида паразитируют, главным образом, в лёгких человека; встречаются в Восточной Азии, Африке и Южной Америке. Яйца выводятся из организма человека с мокротой. Развитие мирацидия занимает около трёх недель, после чего он активно внедряется в брюхоногого моллюска. Спороциста дает начало нескольким поколениям редий. Церкарии имеют характерный укороченный хвост; они активно находят второго промежуточного хозяина — ракообразное, например мохнаторукого краба, проникают сквозь его кутикулу с помощью стилетов и поселяются в мускулатуре или в области сердца. Возможно также заражение ракообразных через пищеварительный тракт. Человек может заразиться при употреблении в пищу сырых крабов. При этом метацеркарии проходят через стенку тонкого кишечника и диафрагму в лёгкое, где червь достигает половой зрелости в цисте, образованной соединительной тканью хозяина.

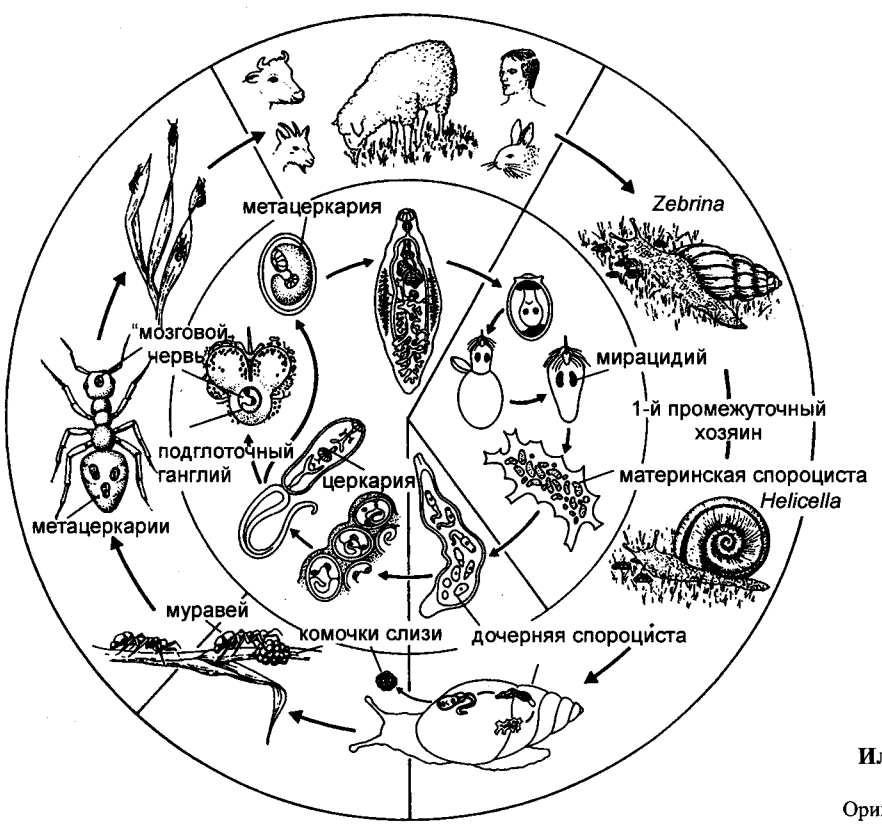
Opisthorchiida

Clonorchis sinensis, китайская двуустка, 3,5 см, распространённый паразит человека в Юго-Восточной Азии. Яйца выводятся из печени хозяина с желчью и фекалиями во внешнюю среду, где их поедают моллюски (в том числе из рода *Bulimus*). Мирацидий развивается в спороцисту, из которой выходят редии. Образующиеся в последних церкарии покидают моллюска, внедряются в кожу пресновод-

http://Jurassic.ru/

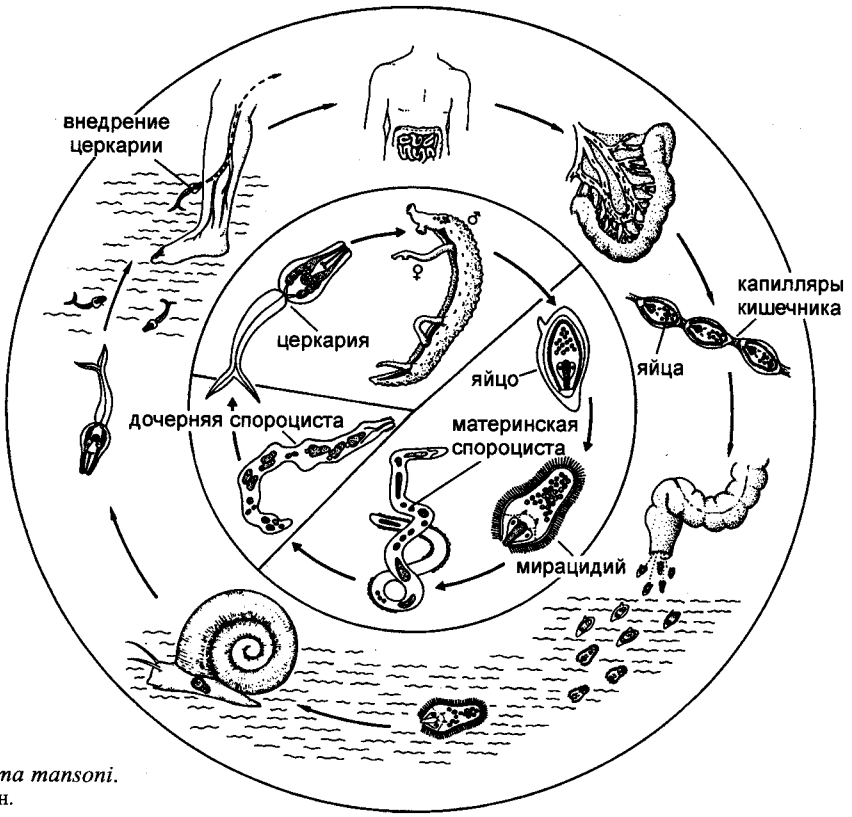


Илл. 329. Жизненный цикл *Fasciola hepatica*. Комментарии в тексте.
Оригинал W. Ehlert, Гисен.



Илл. 330. Жизненный цикл *Dicrocoelium dendriticum*. Комментарии в тексте.
Оригинал W. Ehlert, Гисен.

http://jurassic.ru/



Илл. 331. Жизненный цикл *Schistosoma mansoni*. Комментарии в тексте. Оригинал W. Ehlert, Гисен.

ных рыб и инцистируются в их мускулатуре, превращаясь в метацеркарий. Человек заражается, употребляя в пищу сырую рыбу.

Schistosomatida

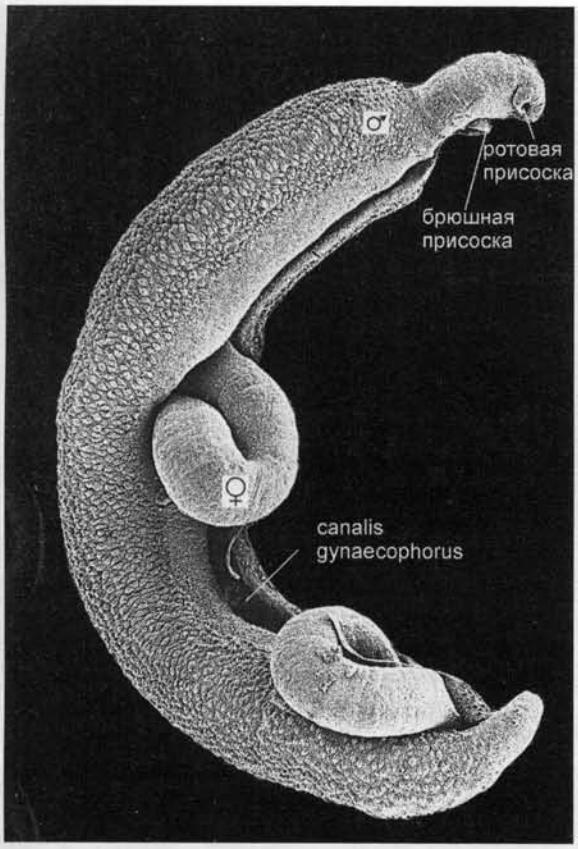
Мариты со слабо развитыми присосками или вообще без присосок; часто раздельнополые, с выраженным половым диморфизмом. Стадия метацеркарии отсутствует. Церкарии имеют раздвоенный хвост и железы проникновения (илл. 331, 334); мирацидии обладают двумя парами протонефридиев.

Schistosoma mansoni, 6–10 мм, возбудитель кишечного шистосомоза (болезни Мэнсона). Распространена в Центральной и Юго-Восточной Африке, а также в восточной и центральной частях Южной Америки. Обитает в системе воротной вены и в брыжеечных венах человека, питаясь исключительно кровью. **Самец** отличается уплощённым телом, края которого подгибаются на вентральную сторону, образуя своеобразную сумку (canalis gynaecophorus), в которой размещается удлинённая, почти круглая в поперечном сечении **самка** (илл. 331, 332). Яйца снабжены острым субтерминальным шипом (илл. 333), которым они раздвигают и повреждают эндотелий кровеносных сосудов (в частности, в области толстого кишечника). Кроме того, уже вполне сформированные мирацидии производят секрет, который выделяется через мельчайшие поры в оболочке яйца и способствует разрушению стенки кровеносного сосуда. Таким образом, яйца попадают в прямую кишку и выходят с фекалиями во внешнюю среду. От попадания яиц в воду до выхода мирацидиев проходит от нескольких минут до нескольких часов. Мирацидии заражают водных брюхоногих моллюсков из рода *Biomphalaria*, в которых развиваются материнские и дочерние спороцисты; последние производят церкарий с раздвоенным хвостом (фуркоцеркарий). Церкарии выходят из тела моллюска через дыхательное отверстие и находят окончательного хозяина, ориентируясь на химические и световые раздражители. Церкарии внедряются в тело человека через кожные покровы, отбрасывая при этом хвост. Неполовозрелые мариты проникают в подкожные кровеносные сосуды и — после периода роста в коже и лёгких — мигрируют в систему воротной вены, где образуют пары. Только после этого самки достигают половой зрелости.

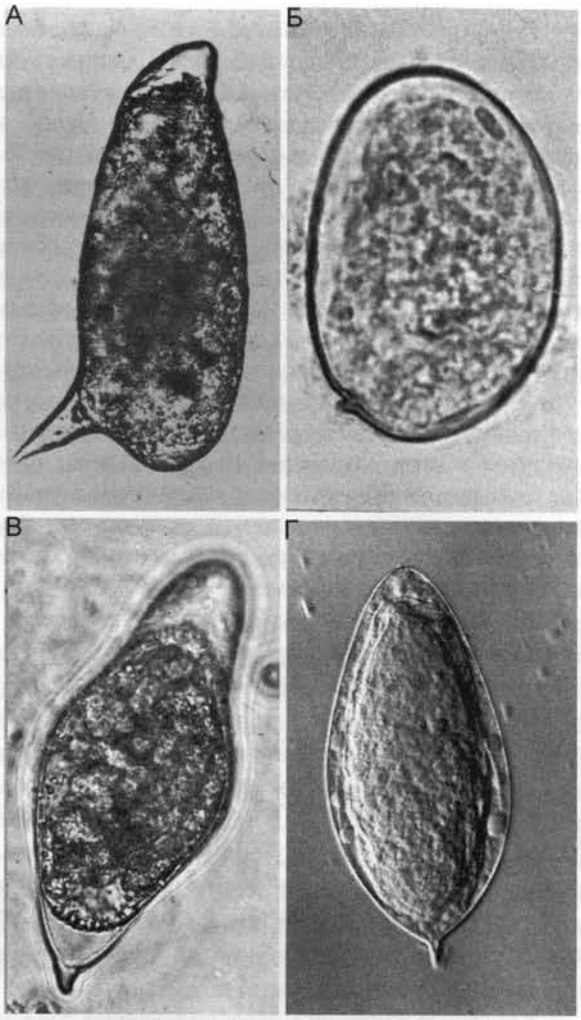
Schistosoma haematobium, возбудитель мочеполового шистосомоза. Обитает в кровеносных сосудах стенки мочевого пузыря и мочеполовой системы человека; распространена в тропической Африке и в некоторых арабских странах. В развитии данного вида, как и *S. mansoni*, промежуточными хозяевами служат моллюски из родов *Biomphalaria* и *Bulinus*, а окончательным хозяином — человек. В районах, где присутствуют оба вида, возможно комбинированное заражение человека.

Другие шистозоматиды обитают в кровеносных сосудах кишечника (*Schistosoma japonicum* — в Юго-Восточной Азии, *S. intercalatum* — в Центральной Африке). Их

http://jurassic.ru/



Илл. 332. *Schistosoma mansoni*, пара взрослых особей. Самка лежит в глубокой складке (Canalis gynaecophorus) на вентральной поверхности тела самца. СЭМ. Оригинал H. Mehlhorn, Дюссельдорф.



Илл. 333. Яйца различных шистозом. А — *Schistosoma mansoni*. Б — *S. japonicum*. В — *S. intercalatum*. Г — *S. haematobium*. А — оригинал W. Ehlert, Гисен; Б, В, Г — оригиналы H. Mehlhorn, Дюссельдорф.

яйца также проникают в просвет кишечника через разрыв стенки кровеносного сосуда и покидают организм окончательного хозяина вместе с фекалиями.

2.2. Cercomeromorpha

Под этим названием объединяют всех представителей Neodermata, у личинок которых имеется особый придаток (**церкомер**), расположенный в задней части тела и несущий характерные крючья. К этой группе относятся **Monogenea** и **Cestoda**.

2.2.1. **Monogenea**, Моногенетические сосальщики, или Моногенеи

Эктопаразиты рыб, амфибий и других водных позвоночных, редко — беспозвоночных животных. Иногда паразитируют в различных полостях, сообщающихся с внешней средой (например, в ротовой полости, глотке, мочевом пузыре, глазнице). Случаи настоящего эндопаразитизма (например, в печени) крайне редки. Развитие без смены поколений, очень редко со сменой хозяев. На заднем конце тела взрослых особей в большинстве случаев имеется особый **прикрепительный диск** (opisthaptor), часто снабженный склеротизированными элементами различного размера и формы. Имеются также одна–три **передние присоски** (prohaptor), окружающие ротовое отверстие. Примерно 2 000 видов.

Строение

Большинство Monogenea имеют слабо уплощённое тело. Форма и строение прикрепительного диска, его склеритов и присосок (илл. 335) адаптированы к обитанию на конкретном хозяине. Из-за этого круг хозяев включает немного видов или всего один вид; иногда распространение паразита ограничено даже определёнными частями тела хозяина. У моногеней, обитающих на хозяевах с очень твёрдыми покровами, прикрепление может обеспечиваться особыми клеевыми железами. Мускулатура прикрепительного диска очень хорошо развита и связана с туловищной мускулатурой.

http://jurassic.ru/

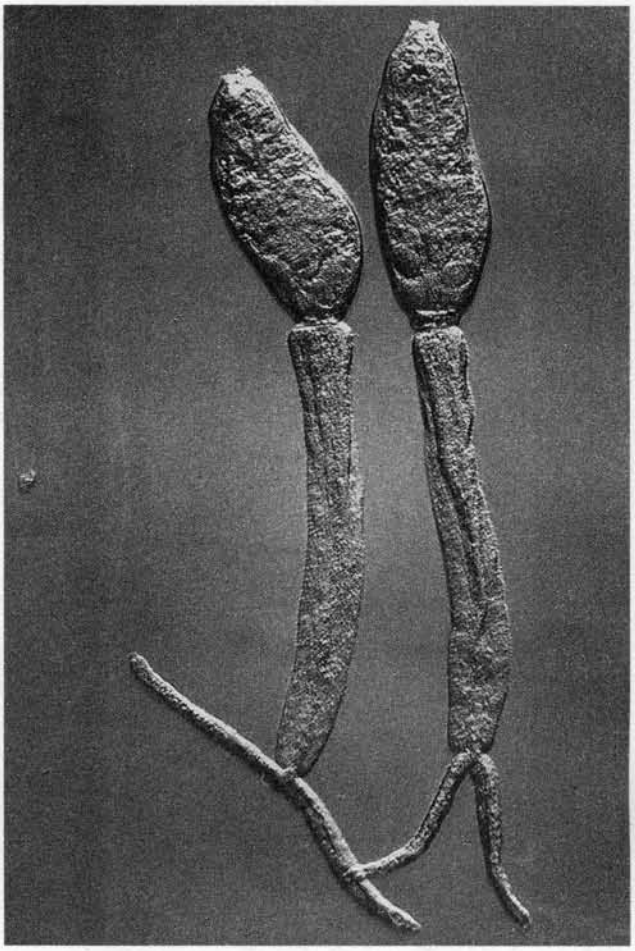
Поверхность **неодермиса** моногеней несёт складки или микроворсинки неправильной формы (ультраструктура которых отличается от таковой Cestoda), служащие для увеличения поверхности тела (илл. 336, 337). Иногда эти структуры имеются только на определённых участках тела. Как и у других Neodermata, покровы моногеней служат кроме всего прочего для поглощения питательных веществ (например, свободных аминокислот), выделения, осморегуляции, а у эктопаразитических форм — и для дыхания. **Нервная система** состоит из парного церебрального ганглия и обычно шести главных нервных стволов, из которых вентральные развиты сильнее; стволы связаны друг с другом многочисленными комиссурами. Кроме того, особые нервные центры имеются в области прикрепительных структур и ротового отверстия. Неодермис несёт многочисленные ресничные рецепторы, которые часто концентрируются на переднем конце тела. У взрослых моногеней часто имеются также две пары рабдомерных фоторецепторов с пигментными бокалами.

Ротовое отверстие расположено почти всегда на переднем конце тела или субтерминально на брюшной стороне. В области рта у многих видов открываются многочисленные железы, которые, помимо других функций, обеспечивают временное прикрепление к хозяину. Имеется глотка pharynx bulbosus, часто переходящая в пищевод. **Кишечник** чаще всего двуветвистый (илл. 335) или сильно разветвлённый; последнее наблюдается, прежде всего, у крупных форм (например, *Diplozoon* или *Polystoma*) (илл. 297, 340). У некоторых видов обе ветви кишки соединяются на заднем конце тела (илл. 335А).

Кишечный эпителий у Monopisthocotylea представлен клетками только одного типа (столбчатые клетки с очень многочисленными пищеварительными вакуолями). У Polyopisthocotylea, напротив, кишка состоит из пигментированных пищеварительных клеток и окружающего их синцития. Взрослые особи питаются слизью, клетками или кровью хозяина. *Entobdella soleae*, хорошо изученный паразит камбалы (морского языка) *Solea vulgaris*, крепко прикрепляется глоткой к коже хозяина, растворяет её секретом своих глоточных и пищеводных желёз и всасывает продукты лизиса. Подобный способ внекишечного пищеварения известен также для других моногеней. Некоторые виды, наоборот, выгрызают и заглатывают целые клетки из эпителия хозяина; пищеварение у них происходит исключительно в кишечнике.

Протонефридиальная система взрослых особей включает в себя большое число терминальных клеток. Выводящие канальцы объединяются в более крупные сборные каналы, снабжённые мерцательными «насосами». В просвет каналов вдаются многочисленные складки, за счёт которых увеличивается поверхность их эпителия. Продукты экскреции накапливаются в парных мочевых пузырях и выделяются через два латеральных нефропора в передней трети тела.

Мужские **гонады** у большинства моногеней представлены одним семенником (реже семенников два или



Илл. 334. Фуркоцеркарии *Schistosoma mansoni*. Оригинал H. Mehlhorn, Дюссельдорф.

больше), расположенным чаще всего в задней части тела (илл. 335). Сперма через vas deferens (семяпровод) попадает в семенной пузырёк, откуда поступает в копулятивный орган, открывающийся в общий половой атриум. Сперматозоиды Monopisthocotylea и Polyopisthocotylea демонстрируют различные отклонения от основного плана строения, свойственного всем Neodermata: у Monopisthocotylea кортикальные микротрубочки отсутствуют (илл. 338А), а у Polyopisthocotylea они окружают не только ядро и митохондрию, но также и аксонемы (илл. 338Б). Мужской копулятивный орган в разных группах моногеней может быть представлен стилетом или циррусом; последний часто бывает снабжён шипами.

Женская гонада состоит из непарного гермария (яичника), лежащего в большинстве случаев спереди от семенника, и, преимущественно, парных желточников, расположенных рядом с кишкой. Желточники часто распадаются на многочисленные отдельные фолликулы, а у *Gyrodactylus* вообще отсутствуют. Сложные яйца образуются в оотипе и выводятся через матку. В формировании яиц принимает участие секрет желёз Мелиса. У большинства Polyopisthocotylea оотип соединяется каналом с одной из ветвей кишки (чаще всего правой). Функция этого генито-интестинального протока (ductus genito-intestinalis) неясна; возможно,

http://jurassic.ru/

он служит для «утилизации» в кишке лишнего желтка и материала яйцевых оболочек. Прочие элементы половой системы — выводящие каналы, оотип, железы, у многих видов также матка — весьма сходны с общим планом строения Neodermata. У некоторых таксонов моногеней влагалище и настоящая матка отсутствуют. Мужское половое отверстие и матка впадают в большинстве случаев в общую половую клоаку (илл. 335).

Оплодотворение происходит во влагалище, в половом атриуме или же при внедрения сперматозоидов через покровы. У нескольких видов (например, *Entobdella diadema*, *E. soleae*) образуются сперматофоры. Род *Diplozoon* представляет уникальный случай в биологии размножения, при котором два червя срастаются вместе, причём семяпровод каждой особи врастает в тело партнера и сливается там с его влагалищем (см. выше).

Подавляющее большинство Monogenea размножаются **яйцами**, представители Gyrodactylida — живородящие. Яйца самой разнообразной формы, часто снабжены крышечкой. Оболочка яйца может быть гладкой или скульптурированной (илл. 339).

Онкомирацидий. Ресничная личиночная стадия Monogenea, называемая онкомирацидием (буквально «мирацидий с крючками»), имеет длину 100–300 мкм и ширину 30–100 мкм. Тело личинки несёт ресничные эпидермальные клетки, разделённые участками неодермиса (илл. 335В). Часто имеются три ресничных эпидермальных пояса: в передней части тела, в средней части и на заднем конце. Хорошо развитый церебральный ганглий лежит в передней трети тела. Дорсально от него находятся две пары рабдомерных фоторецепторов с бокальчатым расположением рабдомеров, которые могут быть окружены пигментными клетками.

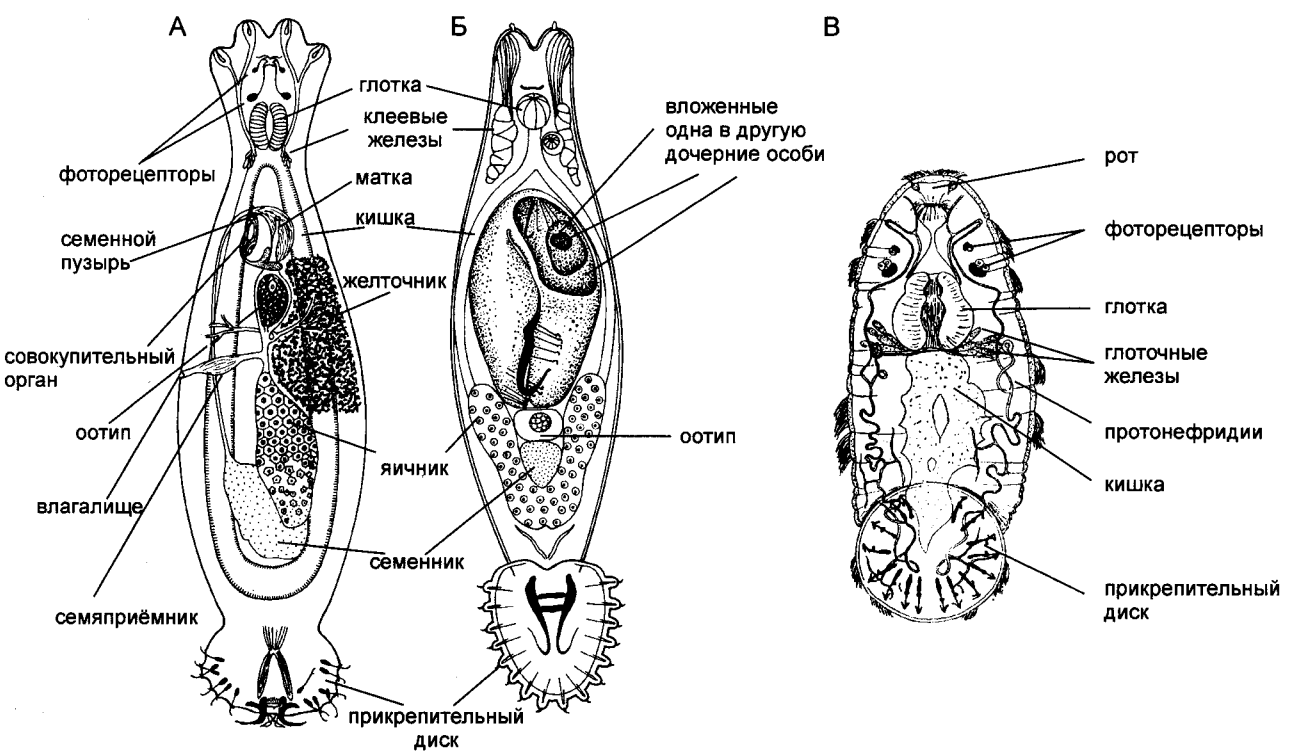
«Пигментные бокалы» передней пары часто обращены вперёд, а задние — назад, что позволяет личинке различать направление падающего света. Известно, что реакции на свет играют важную роль при выходе личинки из яйца и при поиске хозяина. Онкомирацидии имеют также ресничные фоторецепторы. Передний конец личинки несёт множество различных рецепторов ресничного или нересничного строения, которые, вероятно, выполняют тангo-, хемо- или реорецепторные функции.

Кишечник личинки чаще всего мешкообразный, неразветвлённый и богат железами (илл. 335В). Ротовое отверстие лежит в передней трети тела. Протонефридиальная система состоит из трёх или более пар терминальных клеток и выводящих каналов; иногда имеются парные мочевые пузыри. Нефропоры лежат в передней части тела.

Личиночный прикрепительный орган находится на заднем конце тела онкомирацидия. Он состоит из 10–16 **ларвальных крючков** типичного строения и часто включает в себя также дополнительные склериты и присосковидные структуры (илл. 335В).

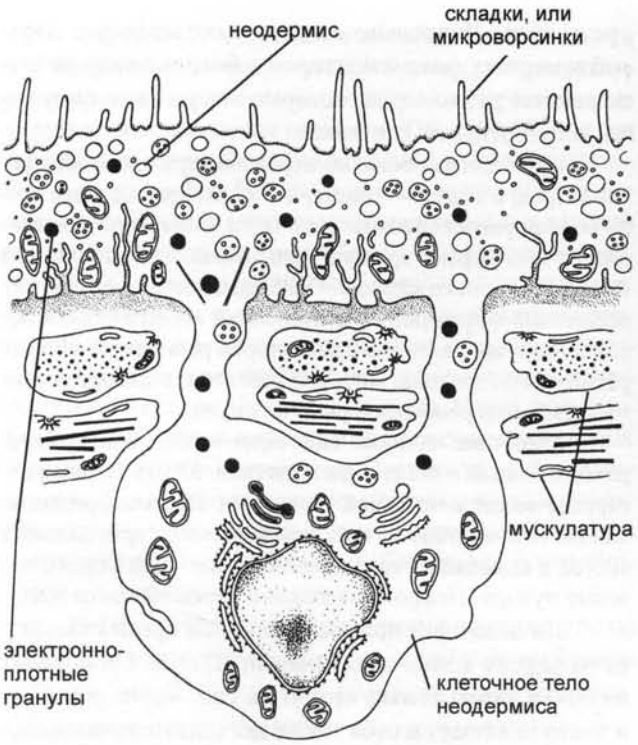
Monopisthocotylea

К этой группе относятся моногенеи, имеющие прикрепительный диск в виде неразделённой присоски. Эта присоска несёт одну–две, редко три пары крупных прикрепительных склеритов (большие



Илл. 335. А — *Dactylogyrus* sp. Б — *Gyrodactylus* sp. В — онкомирацидий *Polystoma*.
А, Б — по Odening (1984), с изменениями; В — по Hyman (1951).

http://Jurassic.ru/

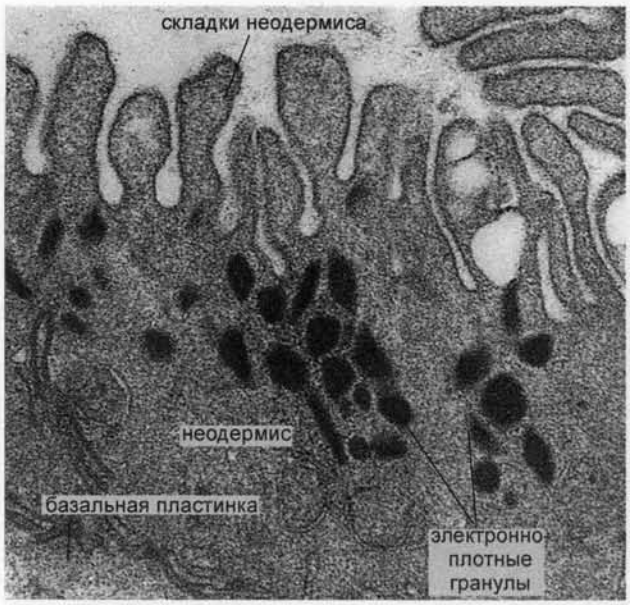


Илл. 336. Схема строения неодермиса Monogenea. По Smyth и Halton (1983), с изменениями.

крючки, или hamuli), нередко связанные друг с другом поперечными стяжками, и обычно 12–16 малых краевых крючков. Как большие, так и малые крючки обеспечивают закрепление в покровах хозяина. Генито-интестинальный канал отсутствует. Головка сперматозоида лишена периферических (кортикальных) микротрубочек.

**Gyrodactylus* sp. (илл. 335Б), примерно 1 мм. Паразитируют на коже, иногда также на жабрах и в носовой полости рыб. Передний конец тела имеет два характерных выроста, несущих рецепторы. Живородящая форма, в отличие от других моногеней. В матке развивается нерешничная «личинка», внутри которой находятся личинки следующего поколения. Нерешничная личинка после отрождения прикрепляется на том же самом хозяине; только после этого в матку материнской особи поступает следующая яйцеклетка, которая также развивается в крупную личинку с мелкими личинками внутри.

**Dactylogyrus* sp. (илл. 335А), 0,5–2 мм. Обычные паразиты, обитающие на жабрах различных видов рыб.



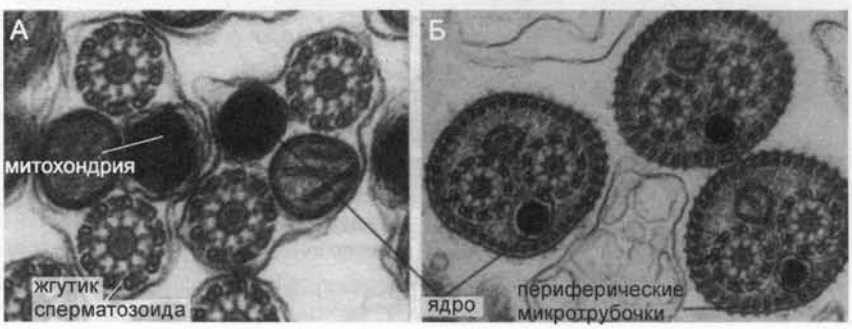
Илл. 337. Неодермис *Udonella caligorum* (Udonellidae). ТЭМ. Из Xylander (1988).

Передний конец с четырьмя выростами; у взрослых особей хорошо заметны четыре бокальчатых глазка. Прикрепительный диск несет 14 краевых крючков и два крупных склерита, связанных друг с другом. Этим диском червь прочно прикрепляется к жабрам (часто на вершине жаберного лепестка). Яйца свободно выделяются в воду и падают на дно. Взрослые особи после откладки яиц погибают, а онкомирацидии непосредственно заражают новых хозяев.

Polyopisthocotylea

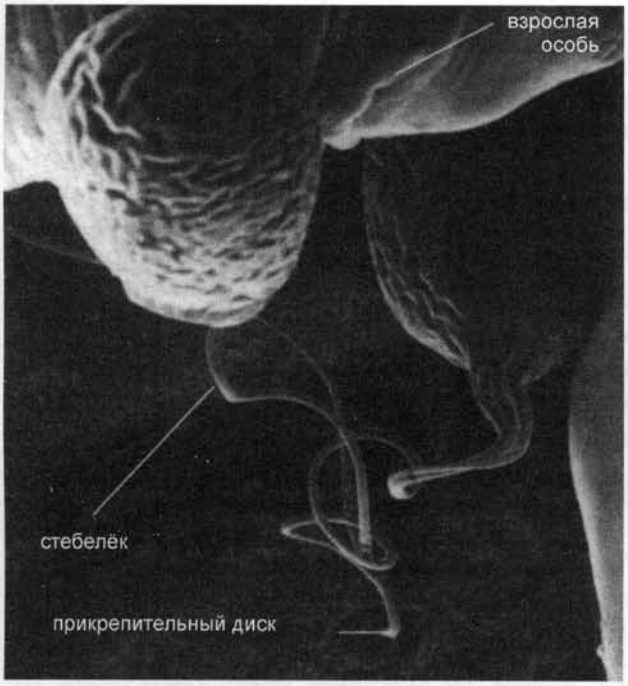
Прикрепительный диск этих моногеней состоит из нескольких небольших присосок, которые могут быть дополнительно усилены крючками. Часто имеется генито-интестинальный канал.

**Polystoma integerrimum* (илл. 340), 10 мм. Эта эндопаразитическая форма обитает в мочевом пузыре лягушек и обнаруживает тесную связь с жизненным циклом хозяина. Яйца откладываются весной во время нереста лягушек и выводятся во внешнюю среду через клоаку хозяина. Онкомирацидии выходят из яиц через 4–6 недель, практически одновременно с головастиками хозяев. Формирование и откладка яиц полистомы инициируется половыми гормонами лягушки; таким образом, цикл развития паразита координируется с циклом хозяина. Онкомирацидии прони-



Илл. 338. Сперматозоиды Monogenea. А — *Dionchus remorae* (Monopisthocotylea). Б — *Pseudomazocraes* sp. (Polyopisthocotylea). Из Justine и Mattei (1985, 1987).

http://jurassic.ru/

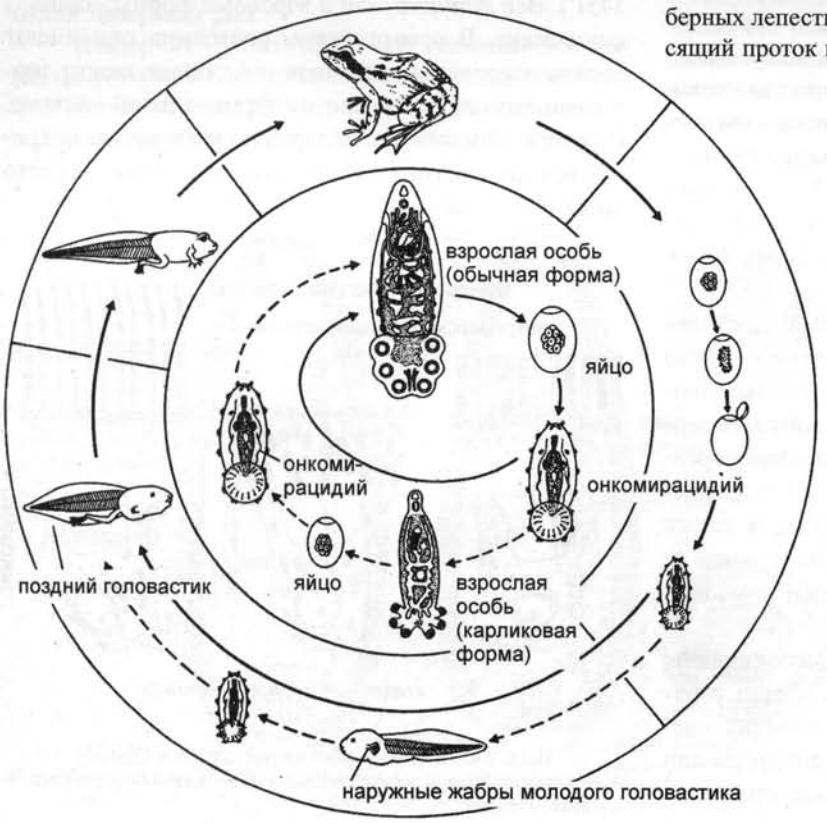


Илл. 339. Яйцо *Udonella caligorum* с длинным стебельком и прикрепительным диском.
СЭМ. Из Xylander (1988).

кают в жаберную полость головастиков и поселяются на их внутренних жабрах. В начале лета, когда головастики проходят метаморфоз и их жабры рассасываются, молодые полистомы мигрируют по брюшной стороне тела хозяина и проникают в его клоаку и далее в мочевой пузырь.

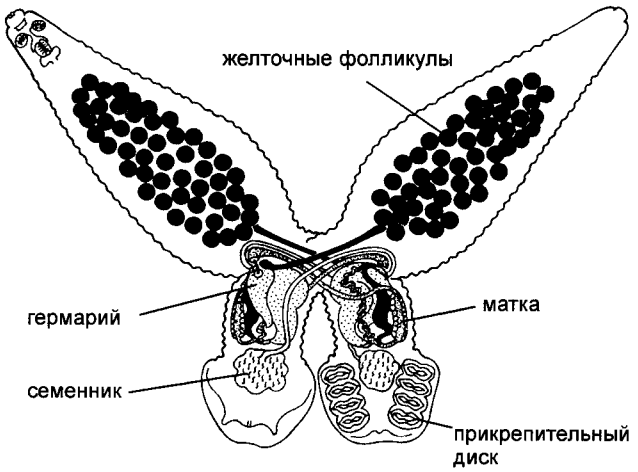
Эта миграция совершается в ночное время. Развитие взрослой полистомы занимает 3 года, что соответствует времени полового созревания лягушек. Откладка яиц взрослыми червями приходится строго на тот период, когда лягушки во время нереста находятся в водоёмах. Наряду с этим «нормальным» циклом развития, у *Polystoma* может встречаться сокращённый цикл. Рано вышедший из яйца онкомирацидий может поселиться на очень молодом головастике, у которого ещё имеются внешние жабры. В этом случае онкомирацидий в течение трёх–четырёх недель развивается в карликовую взрослую форму, которая производит примерно 400 яиц и погибает при метаморфозе головастика. Онкомирацидии, выходящие из этих яиц, поселяются на внутренних жабрах более поздних головастиков того же поколения незадолго до их метаморфоза. Развитие этих личинок проходит как описано выше.

Diplozoon paradoxum* (илл. 341), спайник, 6–10 мм. Обычный паразит жабр карповых рыб. Две особи срастаются крест-накрест. Весной взрослые черви откладывают яйца, в которых примерно в течение десяти дней развиваются **онкомирацидии (с двумя присосками и двумя крупными ларвальными крючками, расположенными между ними). Личинки поселяются на жабрах молодых карповых рыб, теряют ресничный покров и превращаются в особую ювенильную стадию, называемую **diporpa**. У последней формируются брюшная присоска и спинная бугорок. При встрече двух ювенильных червей они располагаются таким образом, что одна особь охватывает своей присоской спинной бугорок партнёра; затем две особи срастаются. После питания кровью хозяина наступает фаза роста, во время которой прикрепительные диски располагаются так, чтобы обеспечить наиболее прочное прикрепление на жаберных лепестках. Затем развиваются гонады. Семявыносящий проток каждого из червей прорастает в тело парт-



Илл. 340. Жизненный цикл *Polystoma integerrimum*.
По Mehlhorn, Piekarski (1994), с изменениями.

http://jurassic.ru/



Илл. 341. Внешний вид *Diplozoon paradoxum*. Из Odening (1984).

нера и сливается там с его влагалищем. Оплодотворение происходит перекрёстно. Откладка яиц начинается на следующую весну после объединения спайников.

2.2.2. Cestoda, Ленточные черви

Ленточные черви, или цестоды, — группа Cercomeromorpha, демонстрирующая крайнюю степень приспособления к эндопаразитическому образу жизни. Развитие проходит почти всегда со сменой хозяина и очень редко — со сменой поколений. Кишка отсутствует на всех стадиях развития, и поглощение питательных веществ происходит только через покровы. Половозрелые особи сильно уплощены и обитают в кишечнике или (редко) в полости тела позвоночных животных. Прикрепительные органы имеются на переднем конце тела, а в отдельных случаях (Gyrocotylidea) также на заднем конце. Известно примерно 3 500 видов; самые крупные представители могут достигать длины около 20 м (*Diphyllobothrium latum*).

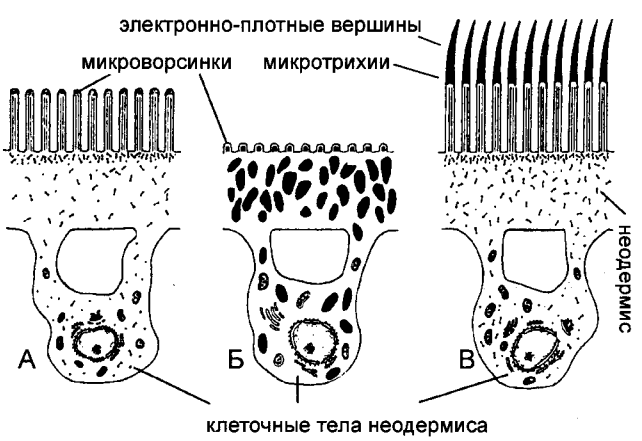
Неодермис часто очень толстый. У постларвальных стадий он несёт микроворсинки особого строения, имеющие электронно-плотный полый центральный цилиндр и часто электронно-плотную вершину (илл. 342). У этих лишённых кишечника организмов неодермис выполняет, помимо прочих, функцию поглощения питательных веществ, а также функцию защиты от иммунной системы хозяина (у неполовозрелых форм) и от его пищеварительных ферментов (у взрослых особей).

Протонефридиальная система имеет сетчатое строение (илл. 343). Первая канальная клетка, в отличие от аналогичных клеток других плоских червей, имеет форму не манжеты, а полого цилиндра или тора (илл. 300В, 344). Выстилка каналов представляет собой синцитий с погружёнными цитонами. Пучки ресничек в выделительной системе имеются только в терминальных клетках (исключение: Gyrocotylidea).

Большинство цестод — гермафродиты. Для группы в целом характерно наличие большого числа одинаковых наборов органов **половой системы**. Тело червя подразделяется на обособленные членики — **проглоттиды**, каждый из которых содержит один (реже два) комплекта гермафродитных половых органов. После оплодотворения или после созревания яиц проглоттиды по одиночке или группами отделяются и выводятся из тела хозяина.

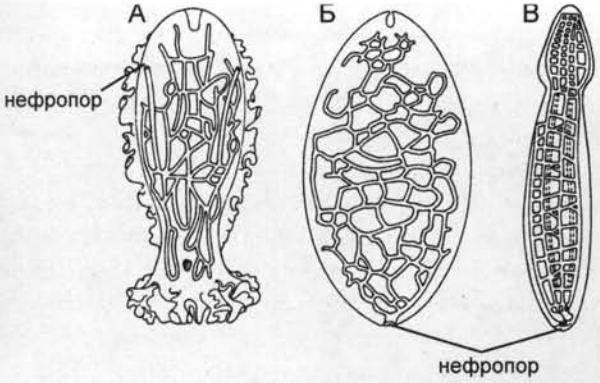
В некоторых группах ленточных червей, например Spathebothriidae и Ligulidae, внешнего расчленения тела на проглоттиды нет и отделения созревших члеников не происходит, несмотря на наличие нескольких комплектов половых органов. Цестоды с обособленными проглоттидами почти всегда являются протерандрическими гермафродитами. Некоторые группы имеют только один набор половых органов (так называемые **монозоичные** формы: Gyrocotylidea, Amphilinidea, Caryophyllida; илл. 346); у них мужские и женские половые продукты образуются одновременно. Это состояние следует рассматривать как исходное для цестод.

Первые **личиночные стадии** цестод — **корацидий** или **ликофора** (см. илл. 345) — покрыты синцитиальным эпидермисом. В некоторых продвинутых таксонах (например, Cyclophyllidea) имеется лишённая ресничек личинка — **онкосфера** (илл. 345Г). Все личинки, как и взрослые формы, лишены кишечника. В примитивном состоянии они имеют десять ларвальных крючков и не более шести терминальных клеток в протонефридиальной системе. В группе Cestoida число ларвальных крючков сокращается до шести, а терминальных клеток — всего до двух.



Илл. 342. Схема строения неодермиса Cestoda. А — Gyrocotylidea. Б — Amphilinidea. В — Cestoida. Оригинал W. Xylander, Герлиц.

http://jurassic.ru/



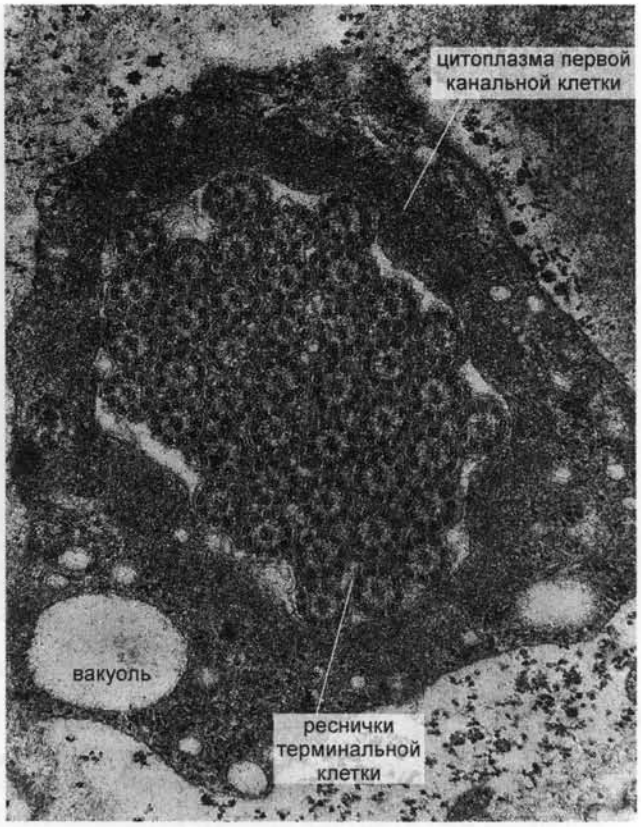
Илл. 343. Строение протонефридиальной системы и расположение нефропоров у разных цестод.
А — *Gyrocotyle urna*. Б — *Amphilina foliacea*. В — плероцеркоид *Diphyllobothrium dendriticum*. По Xylander (1992).

Gyrocotylidea

Монозоичные ленточные черви длиной 2–20 см, имеющие хорошо развитый задний прикрепительный орган (так называемую **розетку**). Взрослые черви паразитируют в кишечнике химеровых рыб (Holocephali). Личинка — ликофора. Жизненный цикл изучен плохо; вероятно, промежуточными хозяевами служат ракообразные. Около 10 видов.

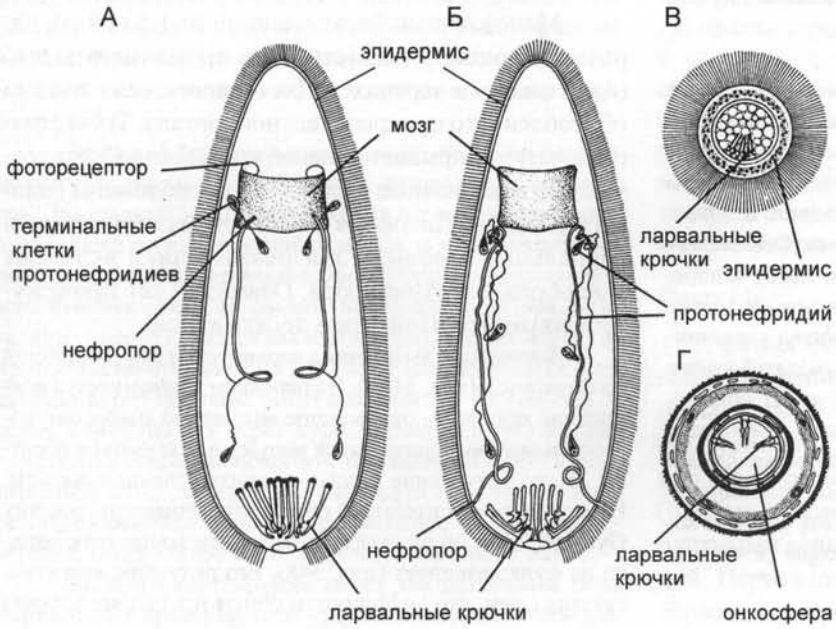
На переднем конце тела имеется углубление, полностью выстланное неодермисом. Края тела образуют тонкую ундулирующую кайму (илл. 346А). Задний конец тела несёт мощную розетковидную присоску, складки которой охватывают кишечные ворсинки хозяина. Таким образом, происходит закрепление паразита в спиральном клапане кишки химеровых рыб.

Неодермис Gyrocotylidea несет типичные для цестод микроворсинки, которые снабжены «колпачками», но не имеют заострённых электронно-плотных вершин, характерных для Cestoida (илл. 347). Форма микроворсинок



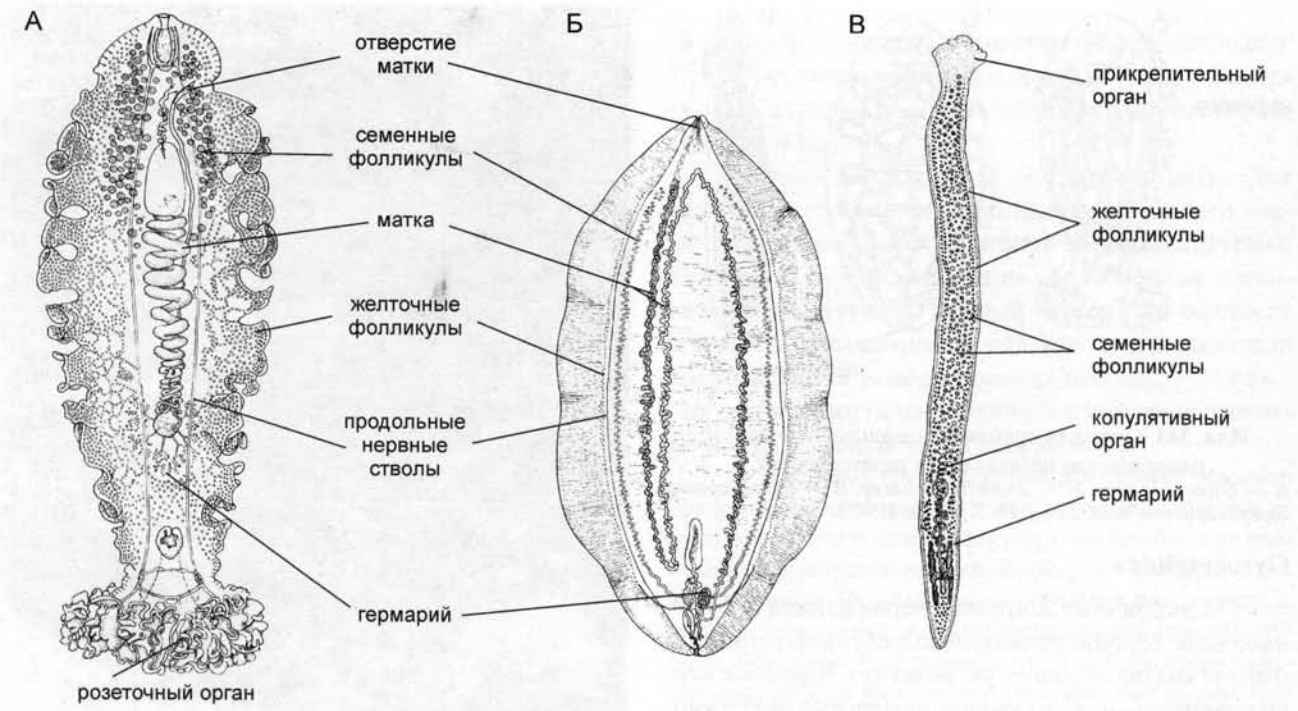
Илл. 344. Протонефридий.
Первая канальная клетка *Gyrocotyle urna* (Cestoda), не имеющая продольной щели и десмосом. Из Xylander (1992).

в разных частях поверхности тела различна. В неодермисе лежат так называемые «шипы», которые простираются далеко под покровы и имеют в большинстве случаев видоспецифичную форму. Функция этих образований неизвестна.



Илл. 345. Первые личинки Cestoda.
А — ликофора *Gyrocotyle urna*. Б — ликофора *Austramphilina elongata*. В — корацидий. Г — онкосфера внутри яйцевой оболочки. А — по Malmberg (1974) и Xylander (1990), с изменениями; Б — по Rohde (1990), с изменениями; В и Г — по Hyman (1951).

http://jurassic.ru/



Илл. 346. Внешний вид монозоичных цестод.
А — *Gyrocotyle fimbriata*. Б — *Nesolecithus africanus*. В — Caryophyllida. А — по Lynch (1945); Б — по Donges, Harder (1966), с изменениями; В — по Hyman (1951).

Центральная нервная система состоит из двух центров — головного мозга и более крупного нервного узла, иннервирующего розетковый орган. Имеются два главных нервных ствола. Многочисленные ресничные и нересничные рецепторы присутствуют, в частности, на переднем конце тела и в прикрепительном органе. Пучки ресничек «мерцательного пламени» в **протонефридиальной системе** располагаются не только терминально, но и по ходу каналов; в этом заключается отличие от Amphilinidea и Cestoida, у которых имеются только терминальные пучки. Парные нефропоры лежат в передней трети тела (илл. 343А).

Мужская **половая система** представлена большим количеством семенных фолликулов, которые располагаются в передней трети тела. Многочисленные желточные фолликулы лежат по бокам тела (илл. 346А). Вителлоциты по ресничному желточному протоку попадают в оотип. Гермарий находится в задней четверти тела. Оплодотворённые яйца поступают в мешкообразную матку в передней половине тела. Здесь могут скапливаться несколько тысяч яиц, которые затем выделяются в просвет кишечника хозяина и вместе с его экскрементами выводятся в воду.

Личинка Gyrocotylidea (илл. 345А) имеет примерно 100 мкм в длину и несёт десять одинаковых крючков, три пары терминальных клеток и четыре пары желёз. Эта свободноплавающая личинка покрыта ресничным эпидермисом, в котором отсутствуют ядра. Нервная система хорошо развита; имеются различные рецепторы (в частности, ресничный фоторецептор).

Nephroposticophora

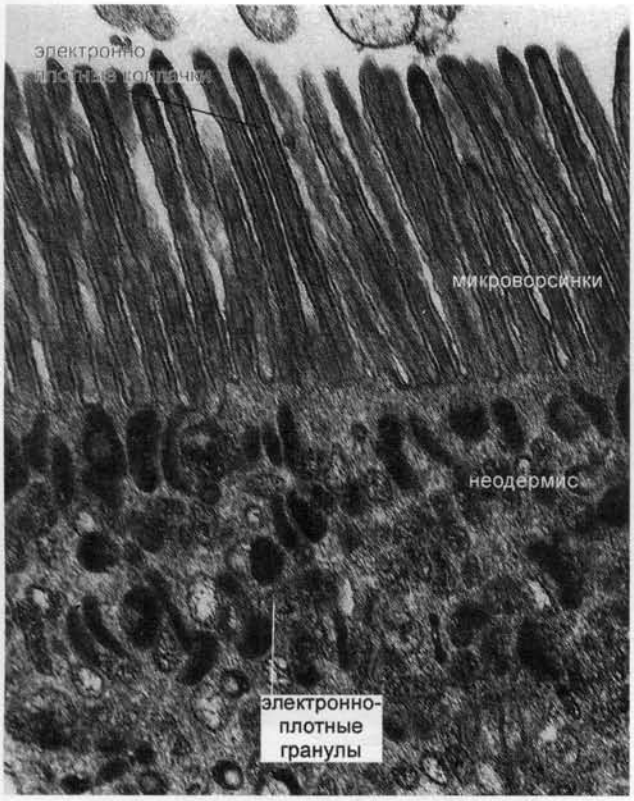
Взрослые черви имеют непарный нефропор, расположенный на заднем конце тела (илл. 343Б,В). Каналы нефридиальной системы лишены ресничек. Личинки не имеют ресничных фоторецепторов, а их парные нефропоры лежат в задней трети тела. Данный таксон включает **Amphilinida** и **Cestoida**.

Amphilinida

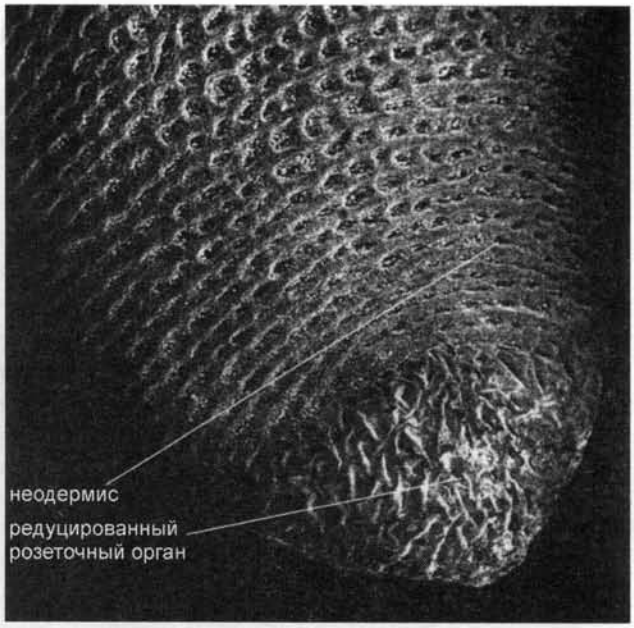
Монозоичные формы длиной от 1 до 20 см, паразитирующие в полости тела примитивных рыб (один вид — в черепахе). Листовидное тело лишено обособленного прикрепительного органа. Трёхветвистая матка открывается на переднем конце тела; семенные и желточные фолликулы расположены рядами по бокам. Ликофора имеет два различных типа ларвальных крючков. Жизненный цикл включает ракообразных (Amphipoda, Decapoda) как промежуточных хозяев. Примерно десять видов.

Форма тела амфилинид варьирует от листообразной до вытянутой (илл. 346Б). На переднем конце имеется впячивание покровов, окружённое мышечной манжетой, которое может выворачиваться наружу и втягиваться обратно. В это углубление впадают многочисленные железы. Имеется прикрепительный орган, напоминающий розетку Gyrocotylidea; он расположен на заднем конце тела, однако не функционирует (илл. 348). Его редукция, вероятно, связана с тем, что амфилиниды обитают в целóме хозяина

http://jurassic.ru/



Илл. 347. Неодермис *Gyrocotyle urna*.
Оригинал W. Xylander, Герлиц.



Илл. 348. Редуцированный (не функционирующий) розетковый орган на заднем конце тела *Amphilina foliacea*.
СЭМ. Оригинал W. Xylander, Герлиц.

и поэтому им не приходится противостоять перистальтике кишечника.

Поверхность тела представлена **неодермисом** с очень короткими микроворсинками без электронно-плотных вершин (илл. 342). Типичные для ленточных червей микроворсинки встречаются только на переднем конце тела. **Протонефридиальная система** имеет сетчатое строение. Её каналы лишены ресничек и открываются (у взрослых червей) непарным нефропором на заднем конце тела (илл. 343Б); оба признака совпадают с диагнозом Cestoida. Нервная система состоит из одного переднего центрального ганглия. Рецепторы у постларвальных форм, по-видимому, не столь многочисленны, как у других представителей Neodermata.

Семенные фолликулы располагаются двумя рядами по бокам от матки, а желточники — латеральнее семенников. Два главных желточных протока объединяются перед впадением в оотип. Гермарий разделён на многочисленные доли или даже на отдельные фолликулы. Receptaculum seminis (семяприёмник) связан с половым отверстием (влагалищем; редко имеются два влагалища), а его выводящий проток также открывается в области яйцевода непосредственно перед оотипом. Яйца созревают в трёхколенной матке и выделяются через пуру, расположенную вблизи переднего впячивания покровов. Для выведения яиц в воду передний конец паразита высовывается наружу либо через абдоминальные целомопоры хозяина, либо через отверстие, проделанное в его покровах с помощью желёз.

Ликофора Amphilinidea несёт два различных типа **ларвальных крючков**: шесть из них имеют типичное для Cercomeromorpha строение, а другие четыре сильно изменены (илл. 345Б). Синцитиальный эпидермис личинки содержит ядра. Нервная система хорошо развита и включает в себя головной ганглий; имеется много различных рецепторов. В составе протонефридиальной системы обнаруживаются шесть терминальных клеток. Парные нефропоры лежат в задней трети тела.

Amphilina foliacea, длина до 10 мм. Заражение промежуточных хозяев (рачков из группы Amphipoda, реже Mysidacea) происходит при поедании ими яиц. Личинки вылупляются в теле хозяина. Рачков поедает окончательный хозяин — стерлядь (*Acipenser ruthenus*, Chondrostei). — *Austramphilina elongata*, 12 см. Ликофоры активно находят промежуточного хозяина — десятиногого рака *Cherax destructor* — и внедряются в него, прободая кутикулу в области межсегментных сочленений. Окончательным хозяином является черепаха *Chelodina longicollis*; паразит обитает в полости тела, куда попадает через стенку пищевода. — *Nesolecithus africanus*, 30 мм. Промежуточным хозяином служит пресноводная креветка *Desmocaris trispinosa*; окончательным — рыба *Gymnarchus niloticus*.

Cestoida

Самая богатая видами группа ленточных червей. Прикрепительные органы расположены на переднем конце тела. У подавляющего большинства видов имеется несколько комплектов половых органов. Неодермис взрослых особей несет микротрихии (особые микроворсинки с крупными электронно-плотными вершинами); спермии лишены митохондрий. Первая личиночная стадия имеет только шесть ларвальных крючков, не более двух пар желёз, одну

http://jurassic.ru/

пару терминальных клеток и не имеет центральной нервной системы и дифференцированных сенсорных клеток.

Строение

Для большинства Cestoida характерно **расчленение тела** (илл. 349) на небольшую головную часть, или **сколекс** (чаще всего не более 1 мм в длину) с прикрепительными органами, более или менее недифференцированную шейную область, **зону стробиляции** и **стробилу**, состоящую из члеников-**проглоттид** и часто достигающую нескольких метров в длину. Исключением являются представители группы Caryophyllida, у которых короткая стробила содержит всего один комплект половых органов (илл. 346В).

На сколексе располагаются прикрепительные органы, строение которых очень сильно варьирует у разных групп и даже отдельных видов. В частности, они могут быть представлены продолговатыми ямками или клапанами (**ботрии** и **ботридии**, например у Pseudophyllidea), округлыми **присосками** с сильно развитой мускулатурой (acetabula у Cyclophyllidea) или венчиками крючков (rostellum у некоторых Cyclophyllidea).

Проглоттиды, составляющие стробилу, не отделены друг от друга эпителиальными слоями или какой-либо иной перегородкой. Однако между проглоттидами могут быть перетяжки или складки, которые и создают ошибочное впечатление изолированных сегментов.

Число проглоттид варьирует в зависимости от вида от нескольких (например, трёх у *Echinococcus granulosus*) до очень многих (например, до 4 000 у *Diphyllobothrium latum*). В каждой проглоттиде располагается чаще всего один комплект гермафродитных половых органов (илл. 352). В редких случаях встречаются раздельные мужские и женские членики; возможна также ситуация, при которой в одной проглоттиде присутствуют два полных комплекта половых органов (*Moniezia*, *Dipylidium*).

Проглоттиды созревают спереди назад. У большинства видов сначала развиваются мужские половые органы, а затем женские, т.е. имеет место протерандрия. После оплодотворения и формирования яиц членики отделяются от стробилы по отдельности или группами (так наз. аполизис). Членики отделяются поперечной перетяжкой, которая возникает при сокращении кольцевых и поперечных мышц, обычно в области главного поперечного нефридиального канала.

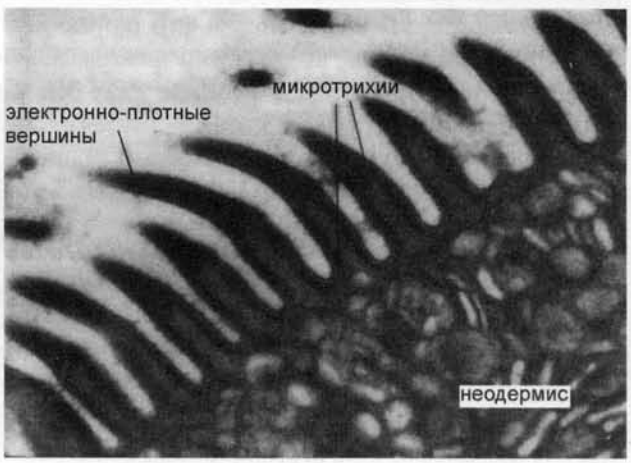
Наряду с типичными микроворсинками, которые были рассмотрены выше на примере Gyrocotyloidea, **неодермис** Cestoida несет так наз. **микротрихии** — специализированные микроворсинки с электронно-плотными вершинами (илл. 342В, 350). Форма микротрихий может сильно варьировать в зависимости от вида, стадии развития и участка тела.



Илл. 349. Cestoida. Организация различных частей тела высших цестод.
По Barnes (1982).

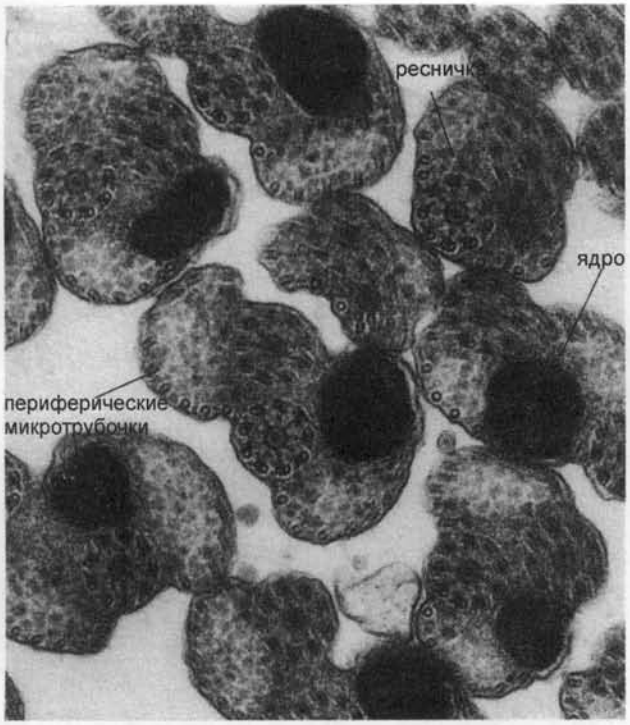
Нервная система состоит из парного церебрального ганглия и шести продольных нервов, направленных назад. Как ресничные, так и нересничные рецепторы встречаются по всей поверхности тела.

Протонефридиальная система включает в себя очень много терминальных клеток. Выводящие нефридиальные каналы не имеют собственных ресничек. Нефропор исходно непарный. В сколексе и



Илл. 350. Неодермис Cestoida с типичными микротрихиями.
Оригинал W.H. Coil, Лоуренс.

http://jurassic.ru/



Илл. 351. Сперматозоиды *Duthiersia fimbriata* (Pseudophyllidea, Cestoida).
ТЭМ. Из Justine (1986).

зоне роста сохраняется ретикулярная система каналов. При формировании проглоттиды в большинстве случаев возникают две пары главных продольных каналов, которые располагаются по бокам членика и соединяются поперечными каналами. Таким образом, выделительная система отдельной проглоттиды вторично приобретает более или менее билатеральное строение. Во время обособления проглоттид у Cestoida первичный непарный нефропор (илл. 343) оказывается на самом «старом», т.е., самом последнем членике. В тех группах, где зрелые проглоттиды отделяются от стробилы, возникают вторичные парные «нефропоры» в местах разрыва продольных каналов.

Каждый членик обычно содержит много (до 800) **семенных фолликулов** (но, например у *Hymenolepis* имеются всего три компактных семенника). Зрелые сперматозоиды, как правило, лишены митохондрий (илл. 351), а у некоторых Tetraphyllidea и Cyclophyllidea имеют только одну аксонему. Сперматозоиды, сначала по тонким семявыносящим канальцам, а затем по крупному семяпроводу (vas deferens), поступают в семенной резервуар и оттуда — в циррус. Последний часто вооружён шипами (модифицированные микротрихии) и способен выпячиваться в полость полового атриума.

Органы женской половой системы у примитивных форм соответствуют основному плану строения для всех Neodermata (илл. 352). Гермарий непарный, хотя часто разделён на две доли. Исходно имеются два фолликулярных желточника (например, у Pseudophyllidea), у высших цестод из группы Taeniida сохраняется только один желточник более или менее компактного строения (илл. 352Б), а у некоторых таксонов (*Stilesia*, *Avitellina*) желточники полностью отсутствуют. Оотип располагается чаще всего позади гермария. Влагалище начинается в половом атриуме и впадает в оотип; у многих видов имеется расширение влагалища семяприёмник (receptaculum seminis).

Расположение полового атриума варьирует. У многих групп (например, *Taenia*, *Echinococcus*, *Hymenolepis*) атриум лежит сбоку, либо на одной стороне у всех члеников (*Vampirolepis nana*), либо с правильным или неправильным чередованием. У видов, имеющих два комплекта половых органов в одной проглоттиде, атриумы располагаются зеркально. Наконец, у видов рода *Diphyllobothrium* атриум лежит медианно на брюшной стороне членика.

Размножение и развитие

Сперматозоиды при копуляции могут переноситься во влагалище того же самого членика, другого членика той же стробилы (более старого, т.е., расположенного каудальнее), или же во влагалище другой особи паразита, обитающей в том же хозяине.

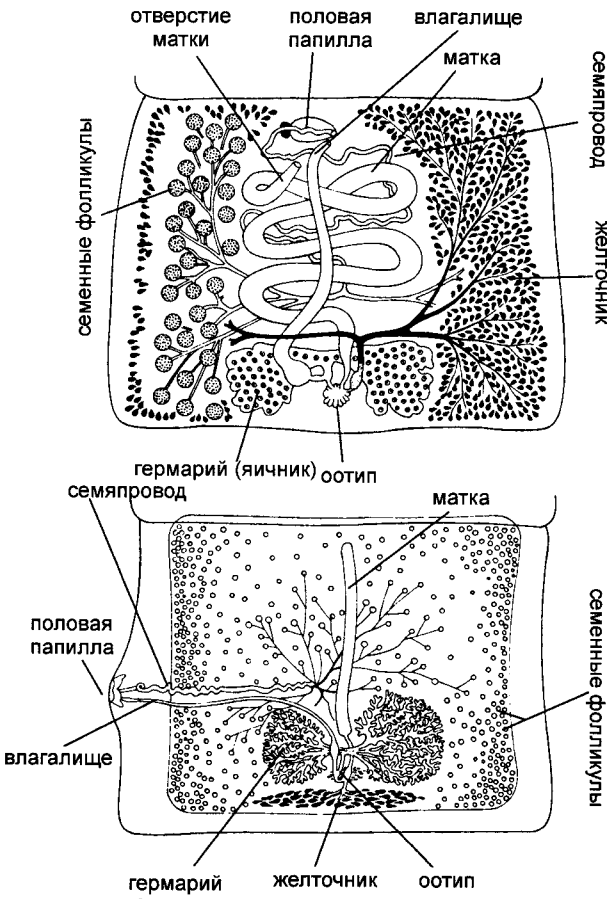
Авторадиографическим методом было показано, что если несколько цестод обитают в одном хозяине, то самооплодотворение у них происходит лишь в исключительных случаях.

Сперматозоиды накапливаются в семяприёмнике и оттуда поступают к яйцеклеткам по каналу, снабжённому сфинктером. Оплодотворение яйцеклеток происходит в оотипе. После формирования яйцевых оболочек яйца остаются в матке. Сложные яйца Pseudophyllidea содержат одну оплодотворённую яйцеклетку и довольно много (примерно 20) желточных клеток. В более продвинутых группах (Cyclophyllidea, Proteocephalidea) на одну яйцеклетку приходится только лишь один вителлоцит. У некоторых цестод (*Avitellina*) желточные клетки отсутствуют. Яйца либо выводятся наружу через отверстие матки (например, у Pseudophyllidea), либо высвобождаются при разложении отделившихся члеников во внешней среде (у многих Cyclophyllidea). В последнем случае отверстие матки обычно отсутствует (илл. 352Б).

Молодые членики, расположенные в передней части стробилы, имеют трубчатую матку. По мере заполнения матки яйцами она часто разветвляется, приобретая видоспецифичную форму. В зрелых члениках матка плотно забита яйцами; число яиц в одном членике может варьировать от 200 у *Echinococcus* до примерно 100 000 у *Taenia saginata*.

Сложные **яйца** (точнее, яйцевые капсулы), которые формируются в матке, могут быть устроены по одному из двух основных типов. Яйца первого

http://jurassic.ru/



Илл. 352. Проглоттиды Cestoida с комплектом половых органов.
А — *Diphyllobothrium latum*. Б — *Taenia saginata*. А — по Fuhrman (1930); Б — по Lumsden и Hildreth (1983).

типа имеют сильно склеротизированную оболочку, в образовании которой принимают участие как вителлоциты, так и железа Мелиса; они имеют шов и **крышечку** (например, Pseudophyllidea; илл. 353). Такое строение является исходным для цестод, как и для всех прочих Neodermata. В яйцах этого типа обычно развиваются **корацидии**, которые выходят в воду и могут несколько часов жить вне хозяина. Яйца другого типа имеют хотя и толстую, но слабо склеротизированную или вообще не склеротизированную оболочку (например, Cyclophyllidea, илл. 353). В них развиваются нересничные личинки (**онкосферы**), которые представляют собой более позднюю эмбриональную стадию. Онкосферы выходят из оболочки яйца только после того, как яйцо будет проглочено промежуточным хозяином.

Личинки (корацидии и онкосферы) шарообразные и значительно мельче, чем ликофоры (илл. 345В,Г). Они имеют не более одной пары терминальных клеток протонефридиальной системы (у морских форм эти клетки часто вообще отсутствуют), не более одной пары желёз и шесть личиночных крючков. Корацидии покрыты ресничным синцитиальным эпидермисом, в котором имеются ядра. Головной мозг и рецепторы отсутствуют; нервные клетки встречаются в небольшом числе.

Недоразвитие нервной системы связано, по-видимому, с тем, что личинки Cestoida попадают в хозяина пассивно (при проглатывании). Поэтому им не нужны сложные нервные образования, обеспечивающие поиск хозяина.

В организме промежуточного хозяина корацидий или онкосфера развивается в так называемую **метацестоду** — особую неполовозрелую (постларвальную) стадию (илл. 354), строение которой специфично для отдельных таксонов. Формирование метацестоды часто рассматривается как метаморфоз.

Корацидий проглатывается промежуточным хозяином, в роли которого выступают ракообразные. С помощью крючков и секрета личиночных желёз корацидий проникает сквозь кишечный эпителий хозяина. После этого он сбрасывает ресничный эпидермис, превращаясь фактически в **онкосферу**. Далее в полости тела хозяина развивается удлинённая постларвальная форма — **процеркоид**. Обособленный задний конец тела (**церкомер**) на этой стадии по-прежнему несёт шесть ларвальных крючков (илл. 354А). В следующем хозяине (например, у *Diphyllobothrium* — в рыбе) формируется **плероцеркоид**, у которого уже может намечаться разделение тела на сколекс и незрелые проглоттиды (илл. 354Б).

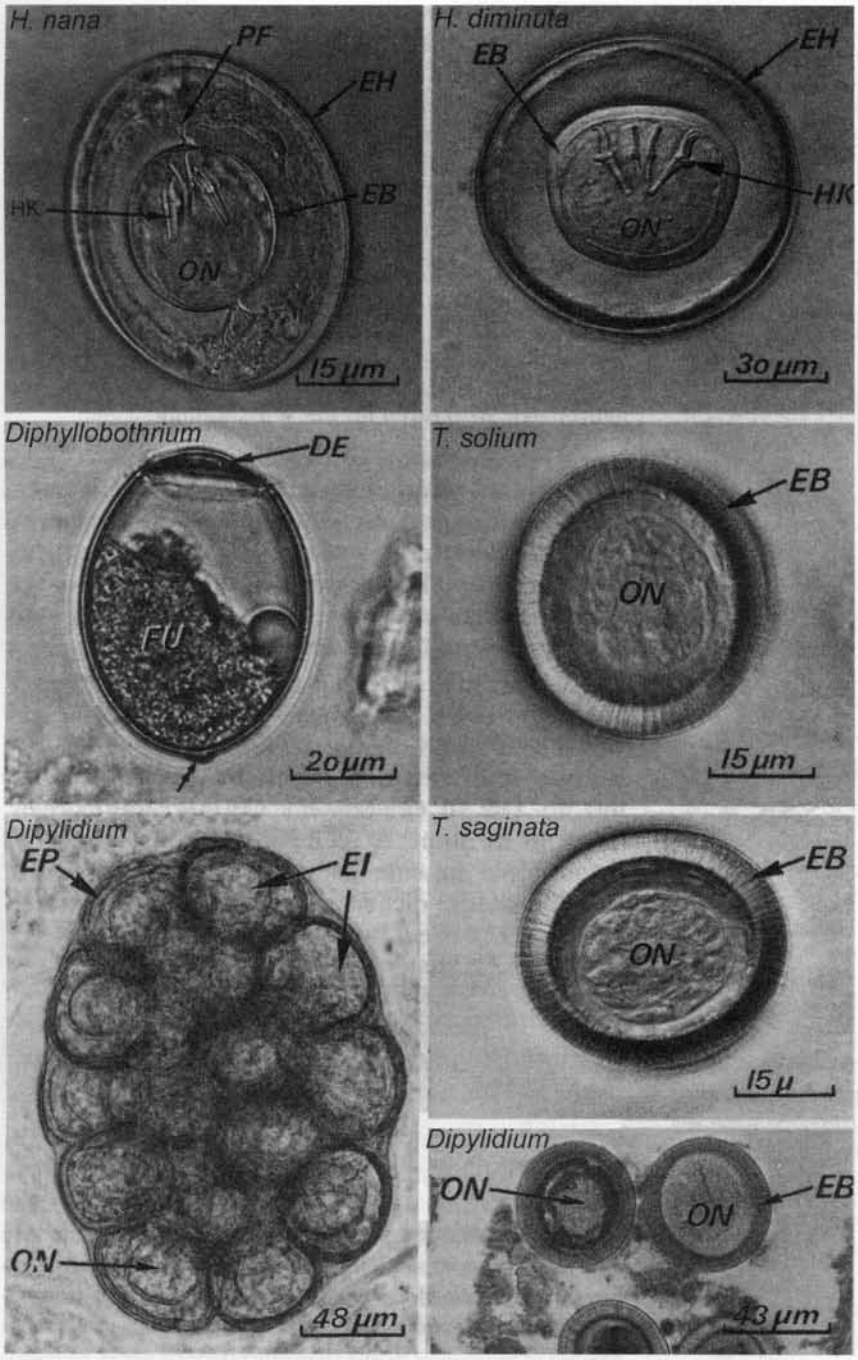
У цестод, развитие которых начинается со стадии онкосферы (например, Cyclophyllida), в промежуточном хозяине формируются **постларвальные стадии** других морфологических типов: цистицеркоид, цистицерк, стробилоцерк, полицерк (=ценур), финна, альвеоциста и т.д.

Цистицеркоид (илл. 354Г) встречается у цестод (*Hymenolepis diminuta*, *Dipylidium caninum*), чьими промежуточными хозяевами служат наземные членистоногие, например мучной хрущак или собачья блоха. Тело цистицеркоида представляет собой открытый спереди пузырь, внутри которого располагается сколекс; иногда присутствует хвостовой придаток с крючками.

Цистицерк (илл. 354В) (у эхинококка обозначается как **финна**) встречается только у цестод, промежуточными хозяевами которых являются позвоночные (*Taenia solium*). Цистицерк представляет собой объёмный пузырь, часто наполненный жидкостью. Один или несколько сколексов, вывернутых наподобие пальцев перчатки, обращены внутрь пузыря.

Постларвальная стадия некоторых видов (в частности, *Taenia taeniaeformis*) напоминает миниатюрную взрослую форму с многочисленными проглоттидами и пузырём на заднем конце тела. Такой тип обозначается как **стробилоцерк** (илл. 354Д).

http://jurassic.ru/

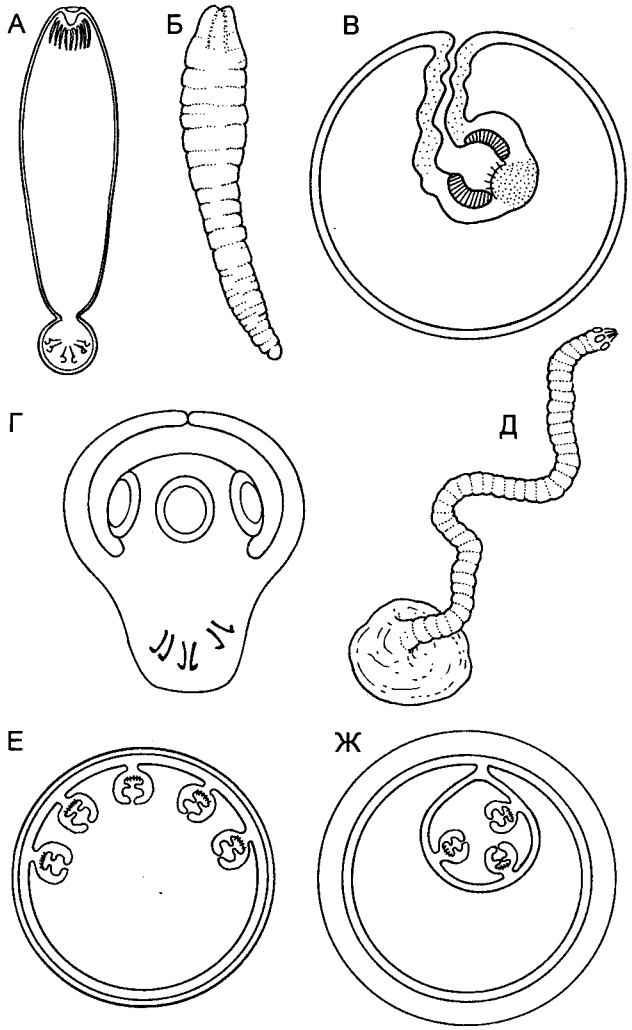


Илл. 353. Яйца различных представителей Cestoida.
DE — крышечка; EB — эмбриофор; EH — оболочка яйца; EI — отдельные яйца в капсуле; EP — яйцевая капсула, FU — стадия дробления; HK — личиночные крючки; PF — полярные нити; ON — онкосфера. Оригинал H. Mehlhorn, Дюссельдорф.

На стадии метацестоды может происходить бесполое размножение, которое иногда сопровождается сменой поколений. Из необластов формируются дополнительные сколексы, которые в организме окончательного хозяина вырастают в самостоятельные особи. Например, **финна** эхинококка *Echinococcus granulosus* инкапсулируется в соединительной ткани промежуточного хозяина (таким хозяином, правда неспецифическим, может быть и человек). Финна представляет собой наполненный жидкостью пузырь (**гидатиду**), где внутри развиваются дочерние пузыри (илл. 354Ж). В последних образуются очень мелкие сколексы (протосколексы), которые могут развиться во взрослого червя только в организме окончательного хозяина (собаки или других видов семейства Canidae). Таким образом, в жизненном цикле эхинококка имеет место метагенез, или чередование полового и бесполого поколений.

Альвеококк (*Echinococcus multilocularis*) образует в промежуточном хозяине особую форму, называемую **альвеоцистой**. В отличие от компактной пузыревидной финны *E. granulosus*, сильно расчленённая альвеоциста прорастает в ткани хозяина (у человека это обычно печень, очень редко также головной мозг). Во внутренних полостях альвеоцисты развиваются протосколексы.

http://jurassic.ru/



Илл. 354. Различные постларвальные формы (метацестоды) Cestoida.
А — процеркоид *Diphyllobothrium latum*. Б — плероцеркоид *Diphyllobothrium latum*. В — цистицерк. Г — цистицеркоид. Д — стробилоцерк *Taenia taeniaeformis*. Е — ценур *Multiceps (Taenia) multiceps*; Ж — финна (гидатида) *Echinococcus granulosus*. По Siewing (1985), с изменениями.

Caryophyllida

Единственная группа в пределах Cestoida, которая объединяет монозоичные формы, паразитирующие преимущественно в кишечнике рыб. Передний конец тела несёт просто устроенный прикрепительный орган с железами (илл. 346В, 356Б). Промежуточными хозяевами являются водные олигохеты, в полости тела которых паразиты иногда могут достигать половой зрелости. Из проглоченного яйца выходит нересничная личинка, которая прободает стенку кишки промежуточного хозяина и развивается далее в его целóме. При поедании промежуточного хозяина окончательным паразит превращается во взрослую форму.

Pseudophyllida

К этой группе относятся ленточные черви, не имеющие сложных прикрепительных структур на сколексе. Для закрепления в кишечнике окончательного хозяина служат чаще всего две присасывательные ямки (ботрии или ботридии) по бокам сколекса. Яйца в твёрдой оболочке, с крышечкой; они выводятся из матки через особую пору в просвет кишки хозяина, а эмбриональное развитие начинается только во внешней среде. Личинки (корацидии) ресничные, свободноплавающие. Первым промежуточным хозяином часто служат членистоногие (ракообразные), вторым — рыбы. Факультативно в цикле развития могут присутствовать третий и последующие промежуточные хозяева — хищные рыбы. Окончательными хозяевами служат рыбы, птицы и млекопитающие.

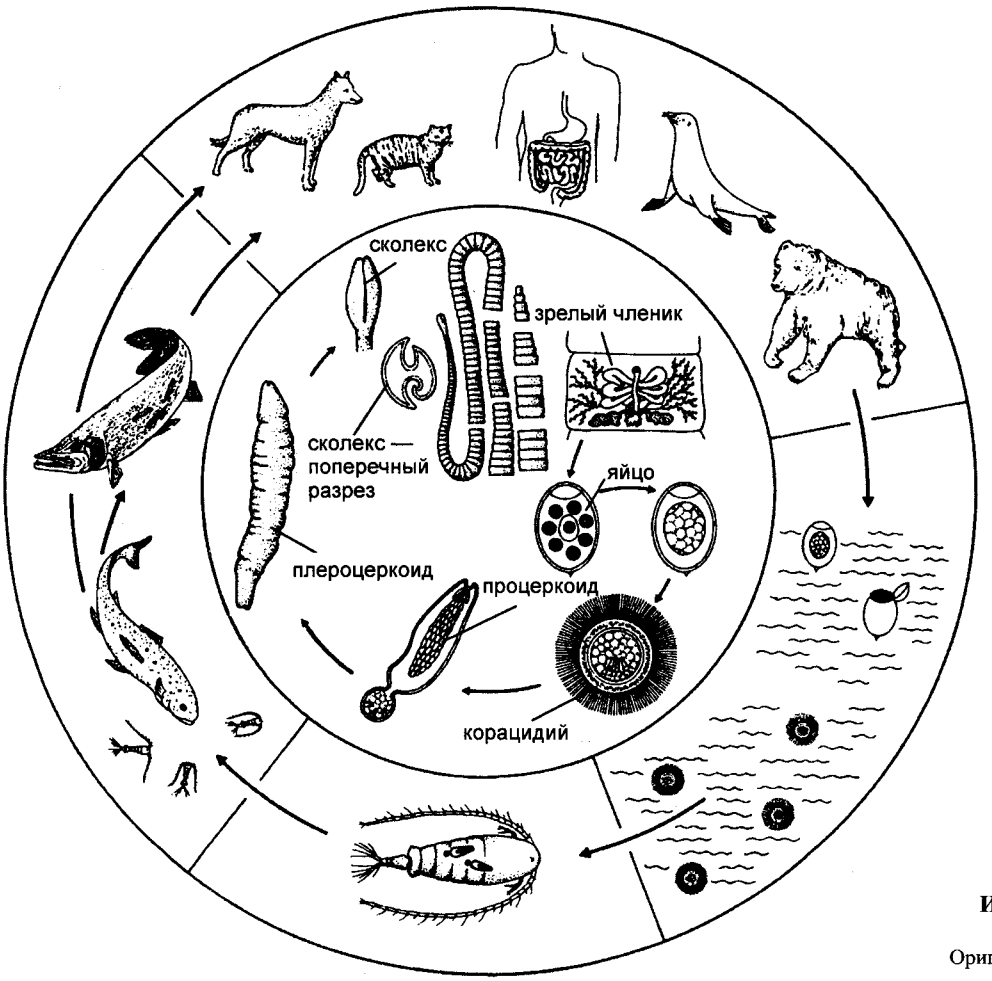
Ремнецы (Ligulidae, например *Ligula*) имеют не расчленённое на отдельные проглоттиды тело, в котором, однако, содержится много наборов половых органов. Корацидии заражают копепод, которые затем поедаются рыбами (второй промежуточный хозяин). Метацестоды в рыбе достигают значительных размеров и имеют уже практически развитые половые органы. При поедании рыбы водоплавающими птицами начинается формирование яиц. Взрослый червь существует в окончательном хозяине всего несколько дней, после чего покидает хозяина и выделяет яйца в воду.

Diphyllobothrium latum*, широкий лентец, длиной до 20 м (илл. 355). Кишечный паразит человека и рыбоядных млекопитающих. Яйца выделяются из матки в просвет кишечника хозяина и выводятся с фекалиями наружу; одновременно часто выводятся и зрелые проглоттиды. Через несколько суток в воде из яйца выходит **корацидий, который должен быть проглочен первым промежуточным хозяином — рачком из группы Copepoda. Корацидий прободает кишечник промежуточного хозяина с помощью личиночных крючков и желёз, проникает в миксоцель, теряет ресничный эпидермис и превращается в покрытый неодермисом **процеркоид**. Эта стадия ещё сохраняет церкомер с шестью ларвальными крючками. При поедании рачка рыбой (например, карповой) паразит проникает сквозь стенку кишки в мускулатуру или печень второго промежуточного хозяина, где развивается в **плероцеркоид**. Если второй промежуточный хозяин становится жертвой хищной рыбы, то такой хищник может включаться в цикл паразита в качестве дополнительного звена (паратенный или накопительный хозяин); в этом случае метацестода также прободает кишку рыбы и проникает в её мускулатуру. При поедании зараженной рыбы млекопитающим червь развивается в тонком кишечнике этого окончательного хозяина и достигает половой зрелости.

Cyclophyllida

Сколекс несёт мощно развитые прикрепительные структуры, часто в виде присосок и крючков. У *Taenia solium*, *Echinococcus granulosus*, *E. multilocularis*, *Dipylidium caninum*, *Multiceps multiceps* имеется двойной венчик крючков. Крючки отсутствуют у немногих видов, например у *Taenia saginata* (илл. 356), *Hymenolepis diminuta*, *Mesocestoides* sp. Число проглоттид варьирует от трёх до нескольких сотен. Матка без выводного отверстия. Яйца почти полно-

http://jurassic.ru/



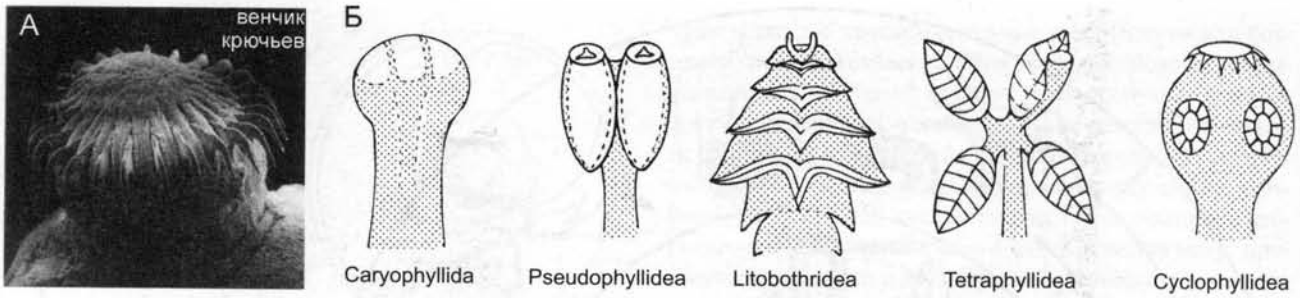
Илл. 355. Жизненный цикл *Diphyllobothrium latum*. Оригинал W. Ehlert, Гисен.

стью завершают развитие внутри матки и высвобождаются через разрыв поверхности уже отделившихся члеников. Промежуточными хозяевами служат членистоногие или млекопитающие; окончательные хозяева всегда относятся к Amniota. Сперматозоиды имеют только одну аксонему, построенную по схеме $9 \times 2+1$.

Первая личиночная стадия — нересничная **онкосфера** — после выхода из яйца заключена в склеротизированный эмбриофор (см. ниже). Она должна быть проглочена промежуточным хозяином, в кишечнике которого происходит окончательное вылупление.

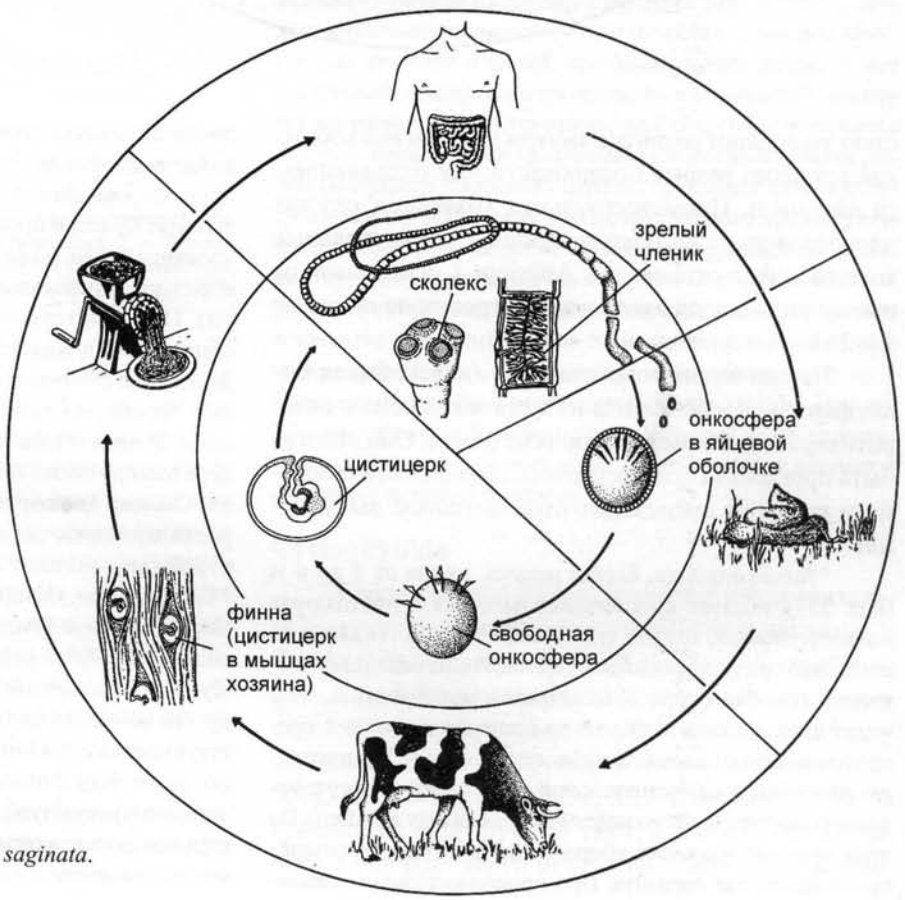
Taenia saginata*, бычий цепень, длина от 4 до 6 м (илл. 357), обитает в кишечнике человека и плотоядных млекопитающих, откуда его проглоттиды выводятся во внешнюю среду с фекалиями. Проглоттиды обладают подвижностью благодаря сокращениям мускулатуры. Они могут даже активно выходить из кишечника хозяина, преодолевая сопротивление анального сфинктера. Проглоттиды способны к самостоятельной локомоции и могут, например, достигать расположенных неподалёку пастбищ. По этой причине удаление уборных от пастбищ не создаёт препятствий для паразита. При продолжительном нахождении на воздухе проглоттиды засыхают или разлагаются, а яйца высвобождаются из них и поедаются коровами (реже другими жвачными). В тонкой кишке хозяина онкосферы выходят из яиц и проникают сквозь кишечный эпителий в кровяное русло, по которому достигают мускулатуры и там образуют **финны (известны под названием *Cysticercus bovis*). При санитарном контроле туш скота финны можно обнаружить в жевательной мускулатуре и тканях языка. Заражение окончательного хозяина происходит при поедании сырого или недостаточно обработанного мяса с финнами. В тонком кишечнике окончательного хозяина цистицерк выворачивает сколекс, превращаясь во взрослого червя. Сколекс фиксируется в кишечном эпителии, а в зоне роста начинают развиваться членики. Через 2–3 месяца стробила начинает отделять зрелые проглоттиды. — **Taenia solium*, свиной цепень, имеет очень похожий жизненный цикл, с теми отличиями, что его проглоттиды не обладают собственной подвижностью. Основным промежуточным хозяином является свинья, однако человек и другие млекопитающие также могут заражаться. Соответствующее заболевание человека (цистицеркоз) весьма опасно, поскольку финны паразита могут локализоваться не только в мускулатуре, но и в нервной ткани. Взрослая особь свиного цепня, в отличие от бычьего, имеет венчик крючков на сколексе.

http://Jurassic.ru/



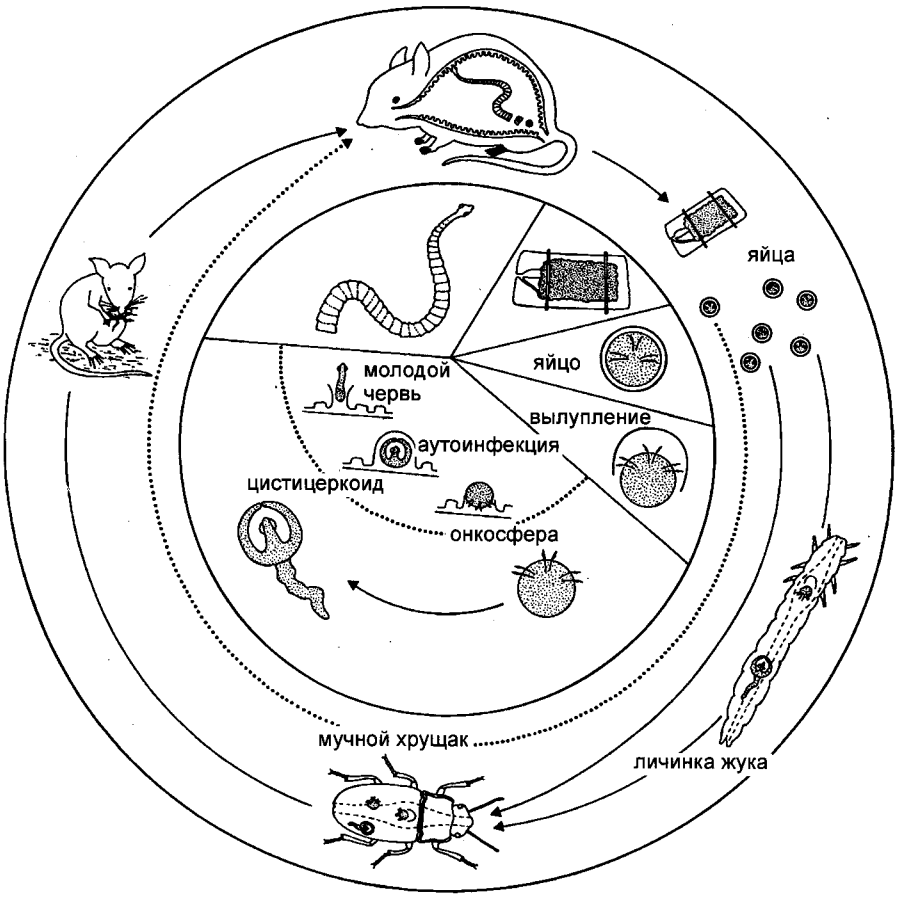
Илл. 356. А — сколекс *Schistotaenia* sp. с венчиком крючьев. Б — различные формы сколекса цестод.
А — из Coil (1991); Б — из Siewing (1985).

Echinococcus granulosus*, эхинококк. Взрослая форма паразитирует в кишечнике домашних собак и других псовых. Стробила длиной около 3,5 мм состоит всего из трёх–четырёх проглоттид. Сколекс имеет четыре присоски и двойной венчик крючков. Окончательный хозяин часто несёт в себе очень много особей паразита. Промежуточными хозяевами служат различные копытные, грызуны и зайцеобразные, а также человек. Заражение происходит при проглатывании промежуточным хозяином отдельных яиц или зрелых проглоттид, которые выделяются с калом. Онкосферы вылупляются в двенадцатиперстной кишке, проникают сквозь стенку кишки и чаще всего попадают по системе воротной вены в печень, где развивается характерная пузырчатая финна (так наз. **гидатида; илл. 354Ж). В более редких случаях онкосферы по кровеносным сосудам достигают других органов (лёгких, головного мозга), где образуют соединительтканные капсулы. Финна имеет центральную наполненную жидкостью полость, объём которой постепенно увеличивается, и может достигать размеров мяча. Из внутренней выстилки этой полости развиваются дочерние или вторичные пузыревидные финны. В последних закладываются протосколексы, которые сначала связаны со стенкой дочерних пузырей. Благодаря компактной форме и гладкой поверхности, финна эхинококка может быть удалена хирургическим путем. Однако даже небольшое повреждение финны во время операции может привести к высвобождению дочерних пузырей, которые затем вырастают в новые крупные гидатиды. Подобные случаи обычно заканчиваются летально. При поедании потенциальным окончательным хозяином мяса, содержащего финны, протосколексы паразита высвобождаются в его тонком кишечнике и развиваются во взрослых чер-



Илл. 357. Жизненный цикл *Taenia saginata*.
Оригинал W. Ehlert, Гисен.

http://jurassic.ru/



Илл. 358. Жизненный цикл *Vampirolepis nana*.
Заражённая крыса выделяет зрелые проглоттиды с экскрементами. Из яиц, съеденных промежуточным хозяином (мучной хрущак, его личинка или личинка блохи), выходят онкосферы; они проникают сквозь кишечный эпителий насекомого и в его миксоцеле развиваются в цистицеркоиды. При поедании заражённого насекомого крысой метацестоды превращаются во взрослых червей. Если же яйца паразита попадают сразу в организм крысы (аутоинфекция; показано на схеме пунктирной линией), то онкосферы вбуравливаются в ворсинки слизистой оболочки кишки и развиваются в цистицеркоиды без участия промежуточного хозяина. Метацестоды затем выходят обратно в просвет кишки, прикрепляются к её стенке и развиваются во взрослых цестод. По Schmidt et al. (1978).

вей. — **Echinococcus multilocularis*, альвеококк. Круг окончательных хозяев шире, чем у *E. granulosus*, и включает различных хищных млекопитающих (в том числе кошек). Взрослая форма мельче, чем эхинококк, и состоит из четырёх–пяти проглоттид. Развитие и спектр потенциальных промежуточных хозяев в целом сходны с *E. granulosus*. Основными промежуточными хозяевами служат полёвки. Заражение человека возможно, например, при охоте на лисиц (при снятии шкуры) или при употреблении лесных плодов и ягод, загрязнённых лисьими экскрементами. Онкосфера в печени хозяина развивается не в пузыревидную гидатиду, а в сильно разветвлённую альвеоцисту, прорастающую в ткани наподобие раковой опухоли. Протосколексы формируются на внутренних стенках многочисленных лакун. Как и финна эхинококка, альвеоциста содержит дочерние пузыри, которые при повреждении высвобождаются и начинают расти. Из-за разветвлённой формы удалить альвеоцисту хирургическим путём практически невозможно. Химиотерапия также представляет значительные трудности (новые препараты только испытывают). Поэтому заражение *E. multilocularis* часто приводит к гибели человека. Основной окончательный хозяин — лисица — заражается при поедании полёвок.

**Hymenolepis diminuta*, карликовый цепень, 2–4 см в длину. Важный объект лабораторного изучения цестод. Окончательными хозяевами являются различные грызуны, в частности крысы; человек заражается редко. Промежуточными хозяевами служат различные насекомые, например блохи, вши или чернотелки (*Tenebrio*). — **Vampirolepis nana*, 5 см, всемирно распространённый паразит тонкого кишечника человека; заражает также грызунов (илл. 358).

Дополнения (с. 896).

http://jurassic.ru/

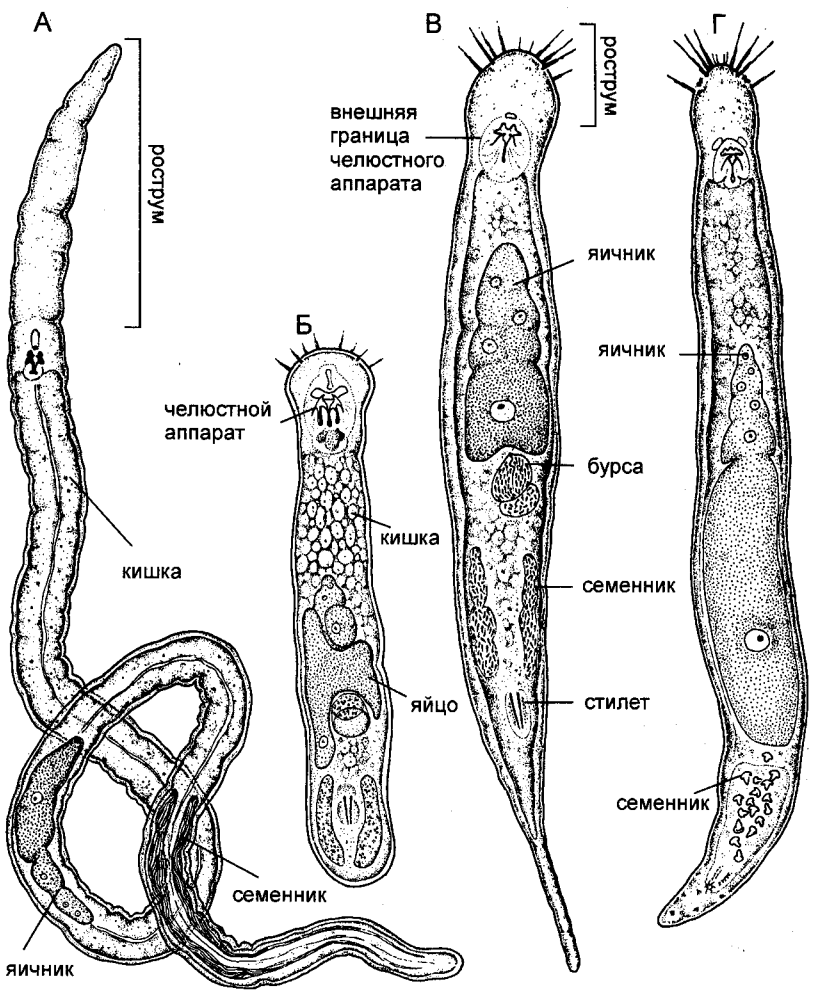
Gnathostomulida, Гнатостомулиды

Гнатостомулиды — исключительно морские, свободноживущие черви микроскопических размеров. Несмотря на небольшой объём данной группы (в настоящее время известно менее 100 видов), она является объектом оживлённых дискуссий в области зоогеографии, экологии и филогении, что обусловлено всемирным распространением гнатостомулид, обитанием их в сероводородных песках и особенностями их организации. Две подгруппы — **Filospermoida** и **Bursovaginoida** — хорошо различаются по форме тела и строению органов чувств и половой системы. Все гнатостомулиды имеют прямое развитие без стадии личинки.

Большинство видов известно из литоральных и сублиторальных местообитаний на глубине до 25 м, однако отдельные находки были сделаны на глубине 400 м.

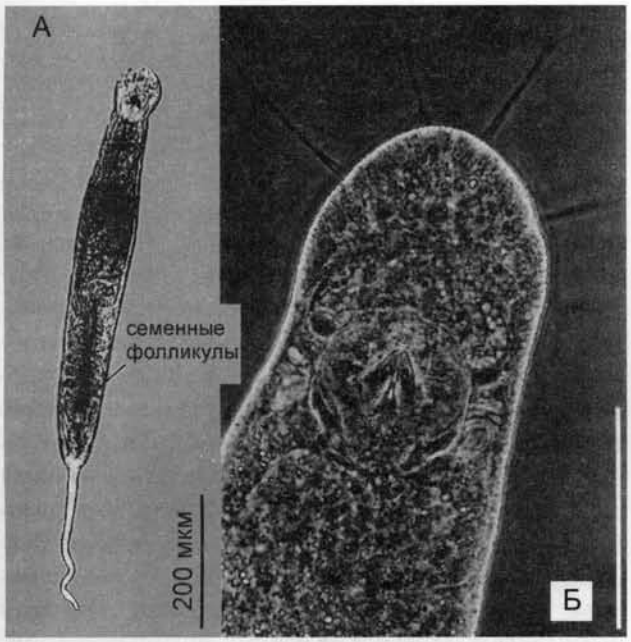
Гнатостомулиды обитают почти исключительно в богатых детритом песках, где они часто являются массовыми формами и образуют доминирующий компонент мейофауны. Такие биотопы возникают на участках песчаной литорали, укрытых от сильного волнения, в прибрежных лагунах и бухтах, в волновой тени тропических коралловых рифов, в мангровых зарослях и на гипергалинных участках морского дна. В этих местах имеется очень тонкий поверхностный слой грунта, насыщенный кислородом, в то время как нижележащий слой содержит ничтожно малые количества кислорода или вообще лишён его. Граница между двумя слоями представляет собой хемоклин, т.е., область резкого изменения окислительно-восстановительного потенциала. Эту границу принято обозначать RPD, от английского redox potential discontinuity. Условия в нижнем слое определяются низким содержанием кислорода и высокой концентрацией H_2S, из-за чего совокупность обитающих там организмов называют «тиобиосом» (thiobios). Наряду с гнатостомулидами здесь обитают, в

Wolfgang Sterrer, Бермудские острова



Илл. 359. Gnathostomulida. Схематизированный внешний вид представителей разных таксонов. А — *Haplognathia rosea* (Filospermoida), длина 2 мм. Б — *Problognathia minima*, длина 0,3 мм. В — *Gnathostomula peregrina*, длина 0,6 мм (Б и В — Bursovaginoida, Scleroperalia). Г — *Austrognatharia microconulifera* (Bursovaginoida, Conophoralia), длина 0,7 мм. По Sterrer (1986).

http://jurassic.ru/



Илл. 360.
А — *Gnathostomula axi*. Тело подразделено на рострум, туловище и хвостовой придаток. Мужская гонада лежит в задней трети тела и состоит из последовательно расположенных парных фолликулов. Фазово-контрастная микроскопия. Б — рострум и челюстной аппарат *Gnathostomula jenneri*. В состоянии покоя челюсти сомкнуты, по бокам от них видны железы и мощная мускулатура челюстного аппарата. Рострум несёт хорошо различимые органы чувств (сзади вперед): lateralia, frontalia (и те и другие составлены из дендритных отростков нескольких первично-чувствующих моноцилиарных клеток), и моноцилиарные apicalia. Масштаб 50 мкм. Оригинал G. Rieger, R. Rieger, Инсбрук.

частности, турбеллярии из семейств Solenophilomorphidae и Retronectidae, а также Gastrotricha, Nematoda и другие группы. Населяющие эту зону представители мейофауны не только отличаются крайне низким уровнем дыхания, но, по-видимому, имеют какие-то особые механизмы для обезвреживания H_2S. Преимущества этих «экстремальных» местообитаний, вероятно, заключаются в обилии пищи (бактерий) и относительно малом числе конкурентов.

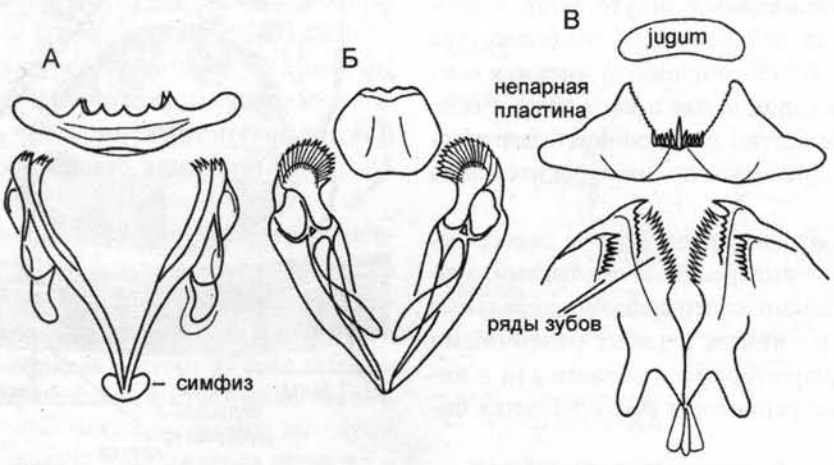
Строение

Тело гнатостомулид вытянутое, округлое в поперечном сечении, обычно около 1 мм (реже до 4 мм) в длину и 40–100 мкм в диаметре. Большинство видов прозрачные, бесцветные или желтоватые; некоторые представители Filospermoida имеют красный цвет благодаря эпидермальному пигменту. Предротовая область тела (**рострум**) у Filospermoida нитевидно вытянута и заострена, а у Bursovaginoida, напротив, закруглена в виде головки (илл. 359). Позади рта тело червя обычно слегка расширяется. Задний конец тела либо округлён, либо вытянут в более или менее различимый хвостовой придаток.

Всё тело покрыто однослойным мерцательным **эпидермисом**. Для всех без исключения гнатостомулид характерен **моноцилиарный** эпидермис, в котором каждая клетка несёт только одну ресничку длиной до 25 мкм (илл. 363, 365). Животные довольно медленно передвигаются между частицами грунта при помощи ресничного скольжения.

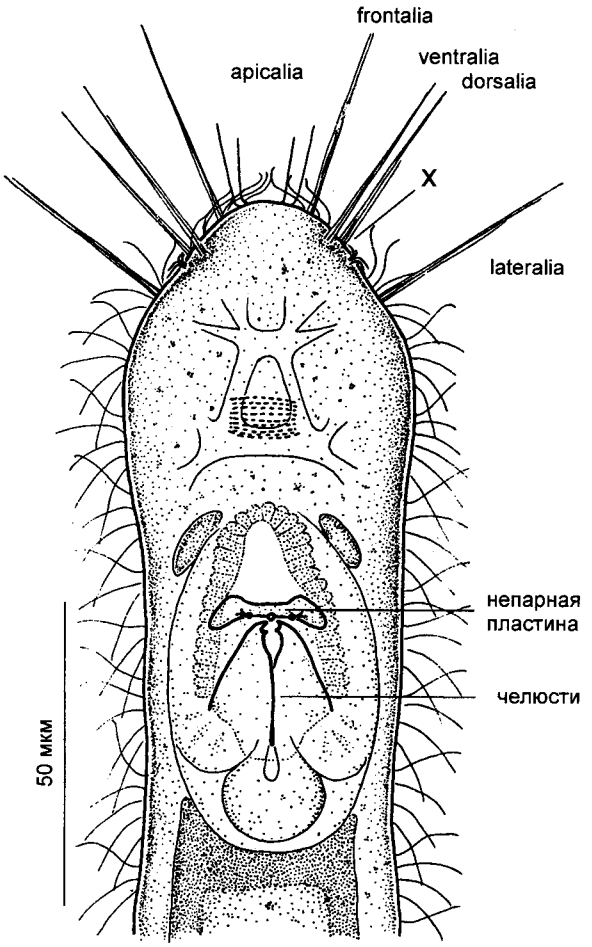
Основание реснички погружено в ямку, которая окружена восемью микроворсинками. Корешковый аппарат реснички состоит из базального тельца, дополнительной центриоли, расположенной под прямым углом к главной центриоли, и двух корешков: короткого ростального, направленного вперёд, и более длинного заднего каудального, который тянется косо в глубину клетки.

Базальная пластинка эпидермиса тонкая и гомогенная. У Filospermoida специализированные же-



Илл. 361. Склеротизированные части челюстного аппарата гнатостомулид.
А — *Pterognathia swedmarki* (Filospermoida). Б — *Mesognatharia remanei* (Scleroperalia). В — *Gnathostomula mediterranea* (Scleroperalia). Расположение и размеры зубов варьируют. Функциональное значение различных вариантов неясно; возможно, они представляют собой адаптации к различным способам питания, подобно тому, что наблюдается у цихлидовых рыб в восточноафриканских озёрах. Данные структуры имеют размер всего несколько микрометров и, вероятно, служат не для ловли добычи, а для собирания грибов или бактерий с поверхности песчинок. Непарная пластина на илл. Б имеет размер 10 мкм. По Sterrer (1972).

http://jurassic.ru/



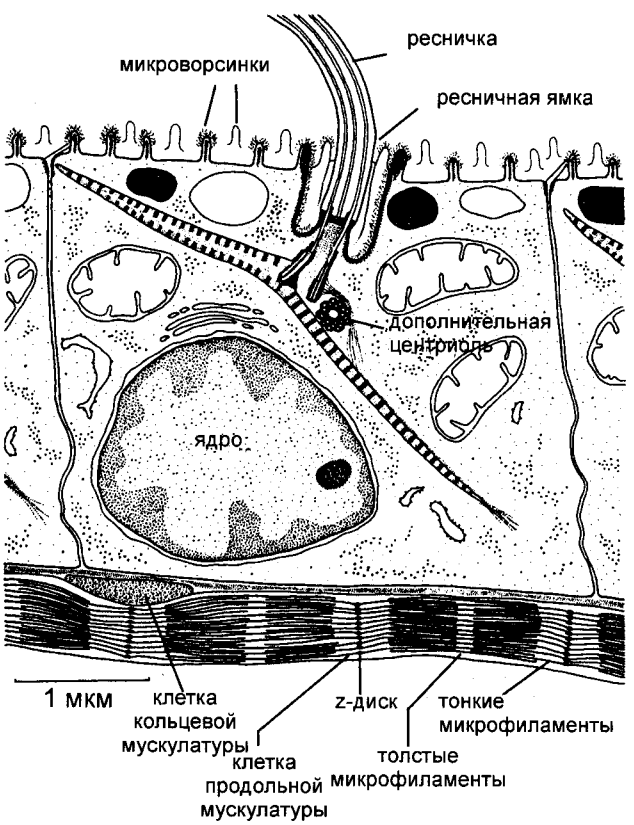
Илл. 362. Рострум и челюстной аппарат *Austrognatharia kirsteueri*.
Непарная пластина в состоянии покоя располагается таким образом, что зубы на её заднем крае перпендикулярны плоскости изображения. Отверстия парных спиральных органов помечены буквой X. Из Sterrer (1970).

лезистые клетки в эпидермисе отсутствуют. У продвинутых представителей Bursovaginoida (семейства Onychognathiidae и Gnathostomulidae) имеются слизистые железы, расположенные в виде лент, и одиночные железистые клетки на брюшной поверхности тела, выполняющие, вероятно, прикрепительную функцию.

Сенсорные органы представлены сенсорными ресничками и циррами, ресничными ямками, пучками ресничек, органами, содержащими спиральные или колбовидные реснички, а также различными эпидермальными рецепторами в области рта и половых органов. Все рецепторы располагаются билатерально.

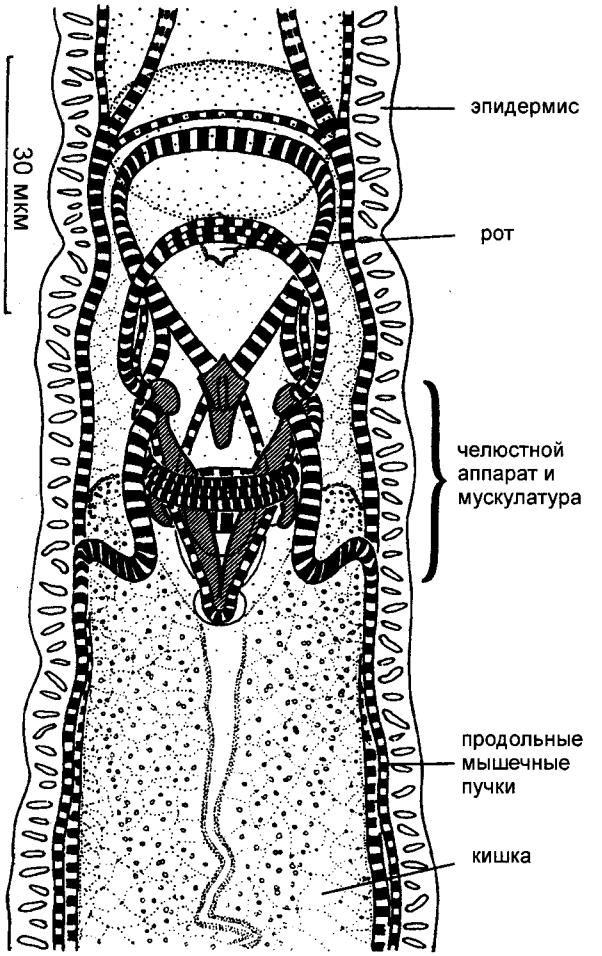
Рострум Bursovaginoida (илл. 359Б–Г, 362) в типичном случае несет одну–две пары ригидных сенсорных ресничек (apicalia), дорсомедианный ряд сенсорных ресничек (occipitalia) и четыре пары цирр (frontalia, ventralia, dorsalia и lateralia). Каждая цирра состоит из примерно 16 очень длинных (до 75 мкм) ресничек. В большинстве случаев цирры неподвижны, но могут участвовать и в локомоторном биении. У Filospermoida (илл. 359А) сенсорные цирры отсутствуют; по-видимому, сильно вытянутый и снабжённый рецепторами рострум целиком выполняет тактильную функцию. На переднем конце рострума располагаются парные спиральные органы — колбовидные клетки с полостью, в которой лежит очень длинная спирально свёрнутая ресничка. Эти органы рассматривают либо как фоторецепторы, либо как рецепторы силы тяжести.

Нервная система состоит из непарного головного мозга (фронтального ганглия), непарного глоточного ганглия, парных глоточных коннектив и парных и парных буккальных и продольных нервов. Последние связаны между собой в каудальной области и спереди от пениса (илл. 366). У Filospermoida есть только одна пара вентролатеральных продольных нервов, а у всех изученных представителей Bursovaginoida имеются две–три пары продольных нервов. Нервная система лежит в основном базиэпителиально (т.е., снаружи от базальной пластинки эпидермиса) и погружается только в отдельных местах; в частности, сильно вытянутый головной мозг Filospermoida расположен как бы в канале из базального матрикса, в то время как колпачковидный мозг Bursovaginoida лежит полностью снаружи от него.



Илл. 363. Gnathostomulida.
Моноцилиарная эпидермальная клетка, базальная пластинка и мускулатура стенки тела. Обобщённая схема, скомбинированная из признаков разных видов. По Rieger и Mainitz (1976).

http://jurassic.ru/



Илл. 364. Мускулатура челюстного аппарата *Haplognathia simplex*.
Вид сверху; реконструкция по серии поперечных гистологических срезов. Из Sterrer (1969).

Мускулатура тела состоит из слабо развитых наружных кольцевых мышц и несколько более мощных внутренних продольных мышц, подразделенных обычно на три пары тяжей (илл. 363, 365). Дорсовентральная мускулатура отсутствует. Все мышцы поперечно-полосатые и расположены субэпителиально, т.е., отделены от эпидермиса и эпителия ротовой полости (но не от кишечного эпителия) базальной пластинкой.

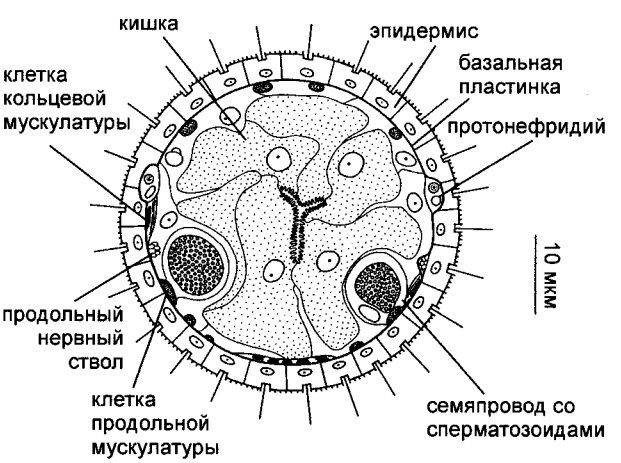
Парные группы **протонефридиев** лежат непосредственно под базальной пластинкой эпидермиса в трёх областях тела: позади глотки и по бокам от женских и мужских половых органов (илл. 365).

Каждый протонефридий состоит из трёх эктодермальных клеток: это терминальная клетка с одной ресничкой, окружённой восемью микроворсинками, вытянутая канальная клетка, в которую продолжаются ресничка и микроворсинки первой клетки, и эпидермальная выводная клетка. Дистальная часть канальной клетки пронизывает базальную пластинку и вдавлена в выводную клетку. Постоянный нефропор отсутствует.

Органы дыхания и кровообращения отсутствуют.

Пищеварительный тракт снабжен билатерально-симметричной глоткой с особым кутикулярным вооружением. Глотка, наличие которой обусловило название таксона, представляет целый комплекс характерных структур, специфичных для отдельных видов и для группы в целом. Ротовое отверстие, расположенное субтерминально на брюшной стороне, расширяется в щелевидную ротовую полость, к которой снизу и сзади присоединяется мускулистая глотка (илл. 362, 364, 366). Однослойная кишка тянется через всё тело. Постоянного анального отверстия нет, однако у многих видов на спинной стороне тела была обнаружена медианная зона, в которой базальная пластинка отсутствует, и клетки кишечного эпителия напрямую соприкасаются с эпидермисом; предполагается, что в этом месте находится временный анус. За немногими исключениями, у всех гнатостомулид имеется **непарная базальная пластина**, прилежащая изнутри к нижней губе ротового отверстия, и парные **челюсти**, вдающиеся в ротовую полость (илл. 361, 362, 364). В семействе Gnathostomulidae дополнительно имеется седловидная непарная пластина, укрепляющая верхнюю губу (**jugum**). Все эти элементы челюстного аппарата представляют собой кутикулярные структуры, которые секретируются специализированными эпидермальными клетками ротовой полости.

Форма непарной базальной пластины и расположение зубов на ней крайне разнообразны. Непарная пластина может быть щитковидной с шипиками на переднем крае или на спинной поверхности (у некоторых видов *Haplo-*

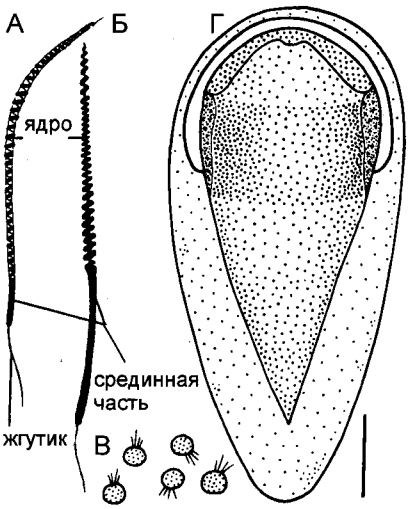


Илл. 365. Схематизированный поперечный срез через заднюю часть туловища *Haplognathia rosea*.
Отчётливо виден просвет кишки; снаружи от него располагаются либо паренхимные клетки, либо специализированные клетки кишечного эпителия. В современной литературе неоднократно указывалось на отсутствие настоящих паренхимных клеток у гнатостомулид. Оригинал, по ТЭМ микрофотографии E.B. Knauss, R. Rieger, Инсбрук.

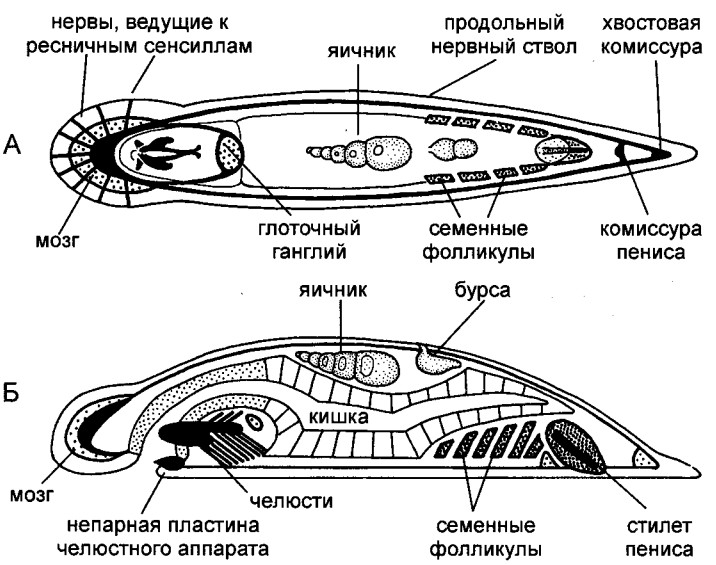
http://jurassic.ru/

gnathia и большинства примитивных Scleroperalia); поперечной в виде балки, с рядом зубов по переднему краю (*Pterognathia*); подковообразной, с крыловидными боковыми отростками (*Gnathostomula*, *Semaeognathia*); или гантелевидной с правильным рядом зубов, обращённых вверх (*Austrognathia*). Челюсти в самом простом случае (Filospermoida и примитивные Bursovaginoida) напоминают пинцет: две жёсткие кутикулярные ветви образуют каудальное соединение (симфиз), погружённое в глоточный бульбус, а к передним крыловидным апофизам крепятся мощные глоточные мышцы. Вершины челюстей чаще всего вооружены шипиками или зубчиками, которые в самом простом случае (например, у *Haplognathia rosea*) покрывают их сплошь, а в более сложных (у *Gnathostomula*, *Triplignathia*) образуют до трёх продольных рядов. Сложные челюсти имеют форму полых конусов. Мышцы входят в эти конусы сзади и прикрепляются к внутренней стороне конуса. Все типы челюстей имеют сходные ультраструктурные особенности: их медианные края укреплены параллельными продольными тяжами с электронно-плотной сердцевиной. Непарная пластина отсутствует у некоторых родов в пределах Scleroperalia, а представители одного рода (*Agnathiella*) вообще не имеют челюстей. О способе питания гнатостомулид известно ещё мало. Предполагается, что челюсти служат для соскабливания бактерий и грибов с поверхности песчинок, причём основная пластинка, возможно, выполняет функцию очистки челюстей.

Все без исключения гнатостомулиды являются **гермафродитами**. Трубчатые или фолликулярные семенники лежат в задней части тела (илл. 359, 366). У всех Scleroperalia, а также у рода *Haplognathia* семенники парные. У Conophoralia (и, вероятно, *Pterognathia*) имеется только один дорсальный семенник, который, однако, развивается из парных зачатков. Сперматозоиды гнатостомулид представлены тремя различными типами (илл. 367). Это нитевидные сперматозоиды (Filospermoida), мелкие округлые или каплеобразные безжгутиковые спермии и крупные конусовидные безжгутиковые спермии — так называемые **conuli** (Conophoralia). Нитевидные сперматозоиды способны к винтообразному движению, в то время как спермии двух других типов неподвижны. У Filospermoida (и, вероятно, Conophoralia) имеется просто устроенный розетковидный **пенис**, который открывается субтерминально на брюшной стороне тела; в этом месте базальная пластинка эпидермиса прерывается. Пенис Scleroperalia имеет другое строение: он состоит из трубчатого стилета, образованного 8–10 клеточными отростками и окружённого мышечным бульбусом (илл. 359, 366). Мужские копулятивные органы гнатостомулид скорее всего представляют собой производные стенки тела.



Илл. 367. Спермии гнатостомулид.
А — *Haplognathia simplex*. Б — *Pterognathia swedmarki* (Filospermoida). В — *Gnathostomula jenneri* (Scieroperalia). Г — *Austrognathia riedli* (Conophoralia). Масштаб для всех рисунков 10 мкм. По Sterrer (1972).



Илл. 366. *Gnathostomula paradoxa* (Gnathostomulida, Bursovaginoida).
А — схема организации нервной и половой систем, вид сверху. Б — общая схема строения, вид сбоку. По Lammert (1986), с изменениями.

http://Jurassic.ru/

Непарный грушевидный **яичник** (илл. 359, 366) располагается в передней половине тела позади глотки. Он лежит на спинной стороне между базальной пластинкой эпидермиса и кишкой и не имеет собственной эпителиальной оболочки. Ооциты созревают по одному, спереди назад; у мелких форм размеры самого зрелого ооцита могут достигать четверти длины тела животного.

Размножение и развитие

Перенос мужских гамет осуществляется путем копуляции. У Filospermoida женские копулятивные органы отсутствуют; сперматозоиды, по-видимому, вводятся через разрыв эпидермиса и затем сохраняются во всем теле между покровами и кишкой. У Conophoralia имеется более или менее постоянное влагалище, которое располагается позади яичника и соединяется с мешковидной **бурсой**. Для Scleroperalia характерна сложная система из округлой каудальной предбурсы и расположенной впереди неё конической бурсы (илл. 359В,Г, 366). В области предбурсы имеется дорсальный разрыв базальной пластинки, который, вероятно, отмечает место временного влагалища. Стенка бурсы укреплена как внеклеточными, так и внутриклеточными структурами. Она состоит из уплощённых клеток, собранных в продольные кристы; на переднем конце бурсы эти же клетки образуют канал, по которому чужие спермии попадают непосредственно к зрелому ооциту. Женские выводные протоки отсутствуют полностью. Яйцо, по крайней мере, у Scleroperalia, откладывается через разрыв эпидермиса на спинной стороне тела, примерно на том же месте, где располагается временное влагалище.

Гнатостомулиды обладают прямым **развитием**, детали которого ещё недостаточно изучены. Яйца прочно прикрепляются к песчинкам. Дробление происходит по спиральному типу. Из яйца выходит покрытая ресничками молодая особь; из всех её внутренних органов полностью развит, вероятно, только зубной аппарат челюстей. Случаи бесполого размножения неизвестны.

Систематика

Первый представитель группы (*Gnathostomula paradoxa*) был обнаружен в 1928 г. Адольфом Ремане (A. Remane) — первооткрывателем морской интерстициальной фауны. В 1956 г. Петер Акс (P. Ax) обосновал выделение этого вида в новый таксон Gnathostomulida, который сначала рассматривали в составе турбеллярий. Описание многочисленных новых видов (W. Sterrer, R. Riedl) привело к тому, что данную группу стали рассматривать как отдельный таксон более высокого ранга.

Со времени их открытия, гнатостомулид пытались связать как с Plathelminthes, так и с Nemathelminthes. Они принадлежат к крайне немногочисленным представителям червеобразных Bilateria, взрослые особи которых имеют моноцилиарный эпидермис. До сих пор единственные наблюдения эмбрионального развития *Gnathostomula jenneri* свидетельствуют о принадлежности этой группы к Spiralia.

Настоящая паренхимная ткань между кишкой и стеной тела у большинства представителей этой группы, вероятно, отсутствует. Более того, гастродермис у гнатостомулид непосредственно граничит с кожно-мускульным мешком, что принято считать примитивным признаком.

Гнатостомулид рассматривают как очень примитивных представителей Bilateria. Некоторые авторы (P. Ax) считают Gnathostomulida и Plathelminthes сестринскими группами и объединяют их в таксон Plathelminthomorpha. Другие исследователи (R. Rieger), однако, приводят аргументы против этой точки зрения. В частности, образование челюстных структур из настоящей кутикулы не свойственно Plathelminthes, но встречается в пределах Nemathelminthes (Rotatoria) и других, более высоко организованных Spiralia (Mollusca, Annelida). Кроме того, сериально расположенные парные протонефридии, открывающиеся независимо во внешнюю среду, также неизвестны у Plathelminthes, однако очень похожие структуры имеются у гастротрих.

1. Filospermoida

Тело нитевидное, с заострённым рострумом. Парные сенсорные цирры отсутствуют. Спермии нитевидные, снабжены жгутиками. Система бурс и влагалище отсутствуют (илл. 359А).

**Haplognathia simplex*, 2,5 мм. Простые челюсти в виде пинцета лишены зубов, у старых особей часто фрагментируются. Северное море. — **Pterognathia swedmarki*, 3 мм. Зубы хорошо развиты как на челюстях, так и на основной пластинке. Северное море.

2. Bursovaginoida

Тело более или менее компактное, в большинстве случаев с закруглённым в виде головки рострумом, несущим парные сенсорные цирры. Спермии не нитевидные, лишены жгутиков. В большинстве случаев имеется система бурс и иногда — влагалище (илл. 359Б–Г).

http://jurassic.ru/

2.1. Scleroperalia

Спермии мелкие (3–8 мкм), округлые или каплевидные. Бурсы и пенис в большинстве случаев имеют склеротизированные части. У представителей нескольких родов отсутствует непарная пластина челюстей (*Clausognathia*, *Tenuignathia* и *Rastrognathia*), а у видов рода *Agnathiella* отсутствуют также и сами челюсти. — **Gnathostomula paradoxa*, 0,8 мм, относительно эвритопный вид, живущий как в промытом песке, так и в илистом грунте. Побережье Северного и Балтийского морей (илл. 360). — *Gnathostomaria lutheri*, 1 мм. Единственный известный вид гнатостомулид, населяющий солоноватые грунтовые воды верхней литорали. Средиземноморское побережье Франции.

2.2. Conophoralia

Спермии крупные (8–70 мкм), характерной конической формы («conuli»). Бурсы и пенис лишены склеротизированных структур. Некоторые виды способны к инцистированию. — *Austrognathia riedli*, 1 мм; в гетерогенных, богатых детритом песках. Средиземное море (илл. 359Г).

Дополнения (с. 896).

http://Jurassic.ru/

Nemertini, Немертины

Данная группа объединяет примерно 900 видов лентовидных червей (илл. 368). Размеры большинства немертин составляют от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров. Некоторые формы достигают очень большой длины (*Lineus longissimus* — более 30 м), однако ширина их и в этих случаях измеряется миллиметрами. Только пелагические и комменсальные виды утратили лентовидную форму тела и стали широкими и короткими (илл. 385). Многие немертины ярко окрашены, некоторые обладают характерным рисунком. Сегментация отсутствует, хотя у некоторых видов (*Lineus socialis*, интерстициальные формы из рода *Annulonemertes*) на теле имеются правильно расположенные перетяжки. Какие-либо придатки отсутствуют, за исключением щупалец и копулятивных органов у некоторых пелагических форм. Область головы может быть ограничена косыми ямками или впячиваниями (Hoplonemertini). У некоторых представителей Heteronemertini в области головы имеются боковые щели. Самым характерным признаком этих почти исключительно хищных червей является подвижный **хобот**, служащий для удержания добычи (илл. 375).

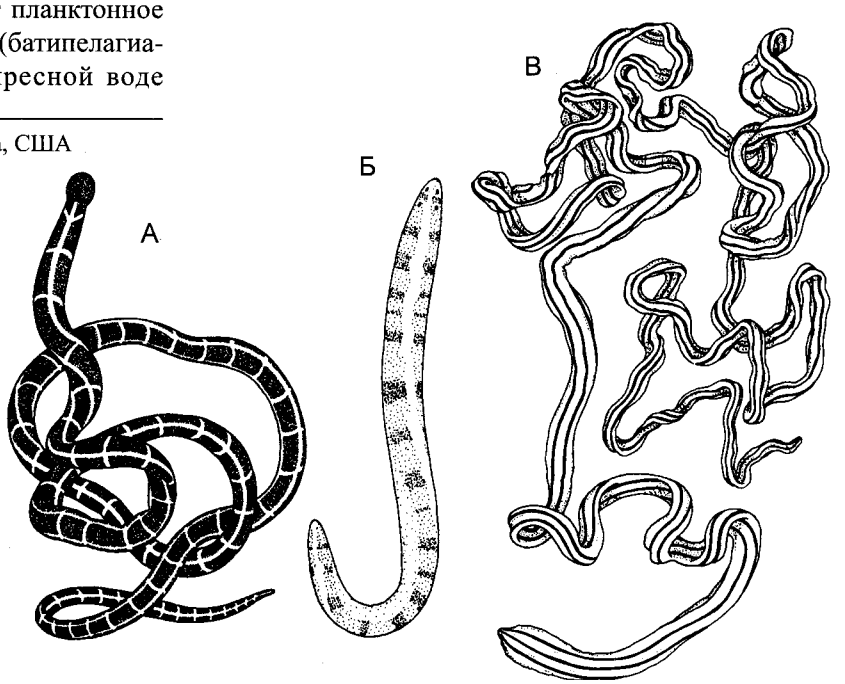
Немертины составляют часть эпи- и эндофауны морских грунтов, главным образом в литоральной и сублиторальной зонах. Есть формы, обитающие в интерстициали, т.е. в капиллярных пространствах между частицами грунта. Виды, входящие в состав эпифауны, в большинстве случаев обитают под камнями и раковинами или между водорослями; немертины из рода *Tubulanus* строят пергаментоподобные трубки. Немногие виды ведут планктонное существование в глубоководной зоне (батипелагиали). Немертины встречаются и в пресной воде (*Prostoma*); в тропиках есть даже наземные формы. Некоторые представители группы являются комменсалами — *Malacobdella* в мантийной полости крупных двустворчатых моллюсков, *Gononemertes* в атриуме оболочников, *Cryptonemertes* на подошве актиний. *Carcinonemertes* обитает на жабрах десятиногих раков и питается их яйцами.

Жизненный цикл Heteronemertini двухфазный и включает в себя личинку, называемую **пилидий**. У большинства же немертин развитие прямое.

Строение

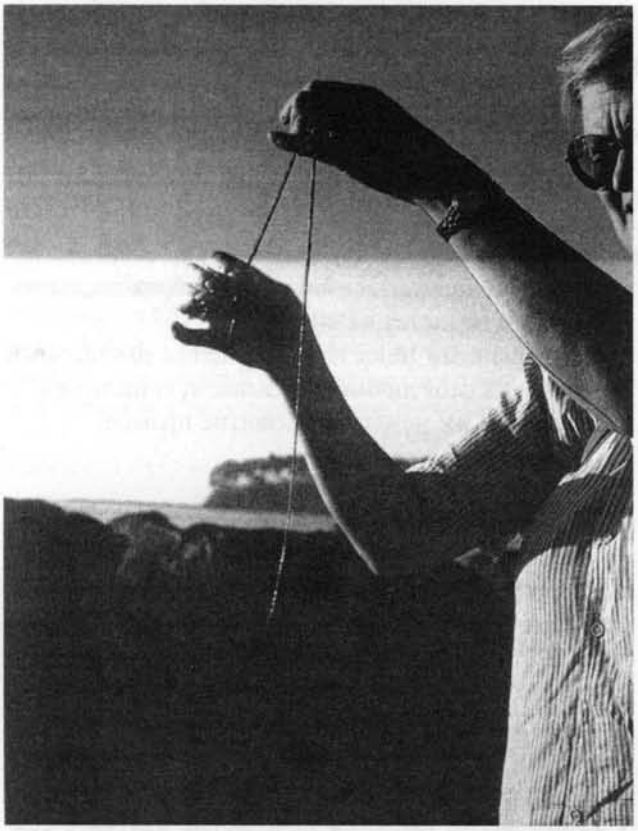
Эпидермис состоит из цилиндрических или кубических мультицилиарных клеток, чувствительных клеток, различных железистых клеток, пигментных клеток и гранулоцитов, или «базальных клеток» (илл. 373). Эпидермис лежит на внеклеточном матриксе, который в большинстве случаев подразделяется на базальную пластинку и волокнистый слой, содержащий клетки. У некоторых видов развивается многорядный (ложный многослойный) эпидермис. У *Zygonemertes* имеются железистые клетки с секретом, оформленным в виде крючков, которые похожи на рабдиты турбеллярий, но, по-видимому, не гомологичны им. У Heteronemertini тела различных железистых клеток погружены в базальный матрикс. Вместе с соединительной тканью и отростками клеток продольной мускулатуры, эти цитоны формируют так называемый **кутис**, или «кожу» (илл. 371, 372). Соединительная ткань в составе кутиса может отсут-

J. McClintock Turbeville, Файетвилл, Аризона, США



Илл. 368. Варианты формы тела немертин. А — шнуровидное тело *Tubulanus capistratus* (Palaeonemertini). Б — *Oerstedia dorsalis* (Hoplonemertini), напоминающая плоского червя. В — лентовидное тело *Baseodiscus quinquelineatus* (Heteronemertini). Из Gibson in Palmer (1982).

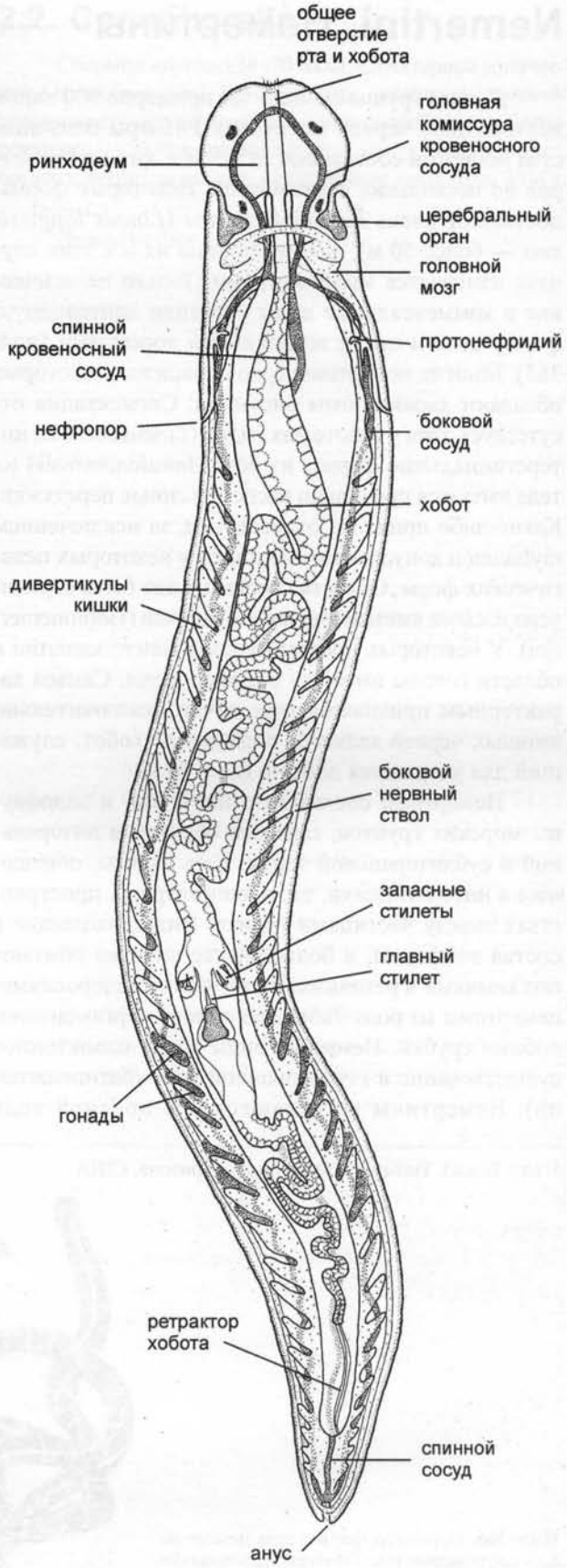
http://Jurassic.ru/



Илл. 369. Немертины, которых легко обнаружить на морском побережье, представляют собой длинные и тонкие, очень нежные организмы.
Оригинал W. Westheide, Оснабрюк.

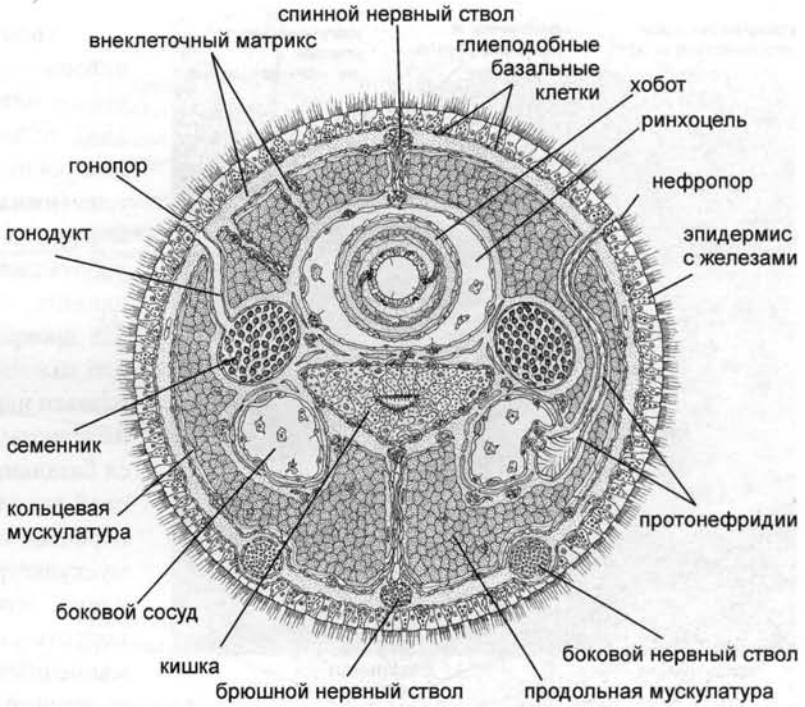
ствовать, и в таких случаях её место занимает мускулатура.

Мускулатура тела у немертин развита очень сильно. Она состоит преимущественно из продольных и кольцевых мышц, к которым у многих видов добавляются диагональные. У Palaeonemertini и Hoplonemertini кольцевые мышцы лежат снаружи, а продольные — внутри (илл. 374А,Б,Г); у некоторых представителей Palaeonemertini имеется ещё дополнительный внутренний слой кольцевой мускулатуры. Мускулатура Heteronemertini в большинстве случаев представлена тонким (иногда неполным) наружным кольцевым слоем, под которым располагаются последовательно внешние продольные мышцы, средние кольцевые мышцы и внутренние продольные мышцы (илл. 374В). У нескольких видов рода *Lineus* сильно развитые внешние продольные мышцы лежат непосредственно под тонким кольцевым слоем; вместе с погружёнными телами железистых клеток они образуют кутис (илл. 372А). У других Heteronemertini кутис разделяет внешние кольцевые мышцы и тонкие слои продольной мускулатуры (илл. 372Б). Иногда встречаются также дорсовентральные и радиальные мышцы. У некоторых Palaeonemertini (*Carinoma*) отдельные мышечные волокна проникают наружу



Илл. 370. Анатомия *Tetrastemma* sp. (Hoplonemertini).
По Bürger (1897–1907).

http://jurassic.ru/



Илл. 371. Поперечный срез представителя Palaeonemertini по данным электронной микроскопии.
Из Turbeville и Ruppert (1985).

сквозь базальную пластинку эпидермиса и разветвляются, образуя интраэпидермальный мышечный слой. У Heteronemertini (*Lineus*) мышечные волокна также иногда достигают эпидермиса, но не образуют там отдельного слоя. Интраэпидермальные мышцы рассматривают как синапоморфию Heteronemertini и видов рода *Carinoma*.

В большинстве случаев мускулатура состоит из гладких волокон, типичных для беспозвоночных, однако у трёх видов Palaeonemertini обнаружена своеобразная форма косоисчерченной мускулатуры.

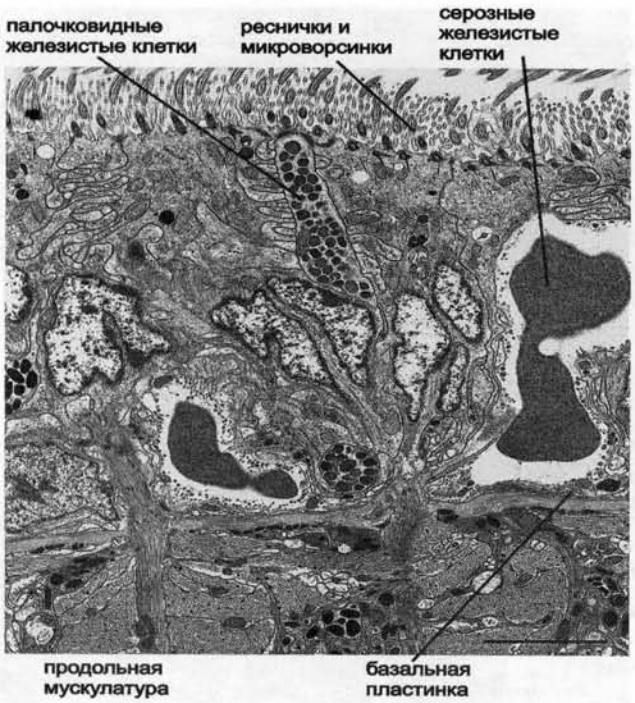
Соединительная ткань состоит из волокнистого слоя внеклеточного матрикса (см. выше) и разнообразных клеток, в том числе «фибробластов» и вакуолизированных клеток, функция которых неизвестна (илл. 371). Белковые волокна в матриксе расположены в виде перекрещенных спиралей. У некоторых видов слой матрикса между кишкой и мускулатурой стенки тела достигает значительной толщины. Наряду с этим имеется система **гранулоцитов**, связанных с внеклеточным матриксом и с нервной системой. Она, возможно, гомологична глиоинтерстициальной системе кольчатых червей и моллюсков. Соединительная ткань немертин принципиально сходна с паренхимой плоских червей.

Мелкие и ювенильные формы, как правило, передвигаются путём ресничного скольжения по дорожке из выделяемой слизи. Потревоженное животное переходит к более эффективной локомоции за счёт сокращения тела (реакция бегства). Более крупные виды эпифауны передвигаются главным образом благодаря перистальтике тела, вызванной попеременным сокращением кольцевой и продольной мускулатуры. Многие немертины способны к очень эффективной локомоции в толще грунта, иногда с помощью хобота (*Cerebratulus*), но в основном благодаря перистальтическим волнам, проходящим по телу спереди назад. У *Carinoma* перистальтика ограничена преимущественно передней областью тела, в которой сильнее развита мускулатура тела и боль-



Илл. 372. Строение стенки тела Heteronemertini (поперечные срезы). А — виды рода *Lineus*. Б — другие таксоны. Оригинал J.M. Turbeville, Файетвилл.

http://jurassic.ru/



Илл. 373. Эпидермис *Lineus socialis*. ТЭМ. Масштаб 4 мкм. Из Turbeville (1991).

ше диаметр ринхоцеля (илл. 370). Ринхоцель (см. ниже) выполняет важную гидроскелетную функцию при рытье в грунте.

Некоторые глубоководные виды, а также *Cerebratulus*, могут плавать при помощи ундулирующих движений тела. Эти немертины имеют мощно развитые дорсовентральные мышцы, при сокращении которых задняя половина тела сильно уплощается.

Пищеварительный тракт состоит из субтерминального рта, передней кишки, средней кишки и терминального заднего прохода (илл. 370). Рот и хобот могут открываться раздельно или иметь общее внешнее отверстие (илл. 370, 384). Передняя кишка часто подразделяется на ротовую полость, пищевод и желудок. Средняя кишка немертин, за исключением некоторых видов из группы Anopla (см. ниже), образует боковые выросты — дивертикулы. Передняя кишка, как и эпидермис (оба имеют эктодермальное происхождение), состоит из ресничных и железистых клеток. Эпителий средней кишки тоже слагается из этих двух типов клеток, однако его ресничные клетки имеют меньше ресничек. Железы передней кишки производят кислый секрет, служащий для обездвиживания добычи, а также слизь, которая облегчает её заглатывание. Транспорт пищи в кишке обеспечивается за счёт перистальтики кожно-мускульного мешка.

Внеклеточное пищеварение происходит очень быстро. Фаза внутриклеточного пищеварения начинается с того, что отростки кишечных клеток окружают частички пищи.

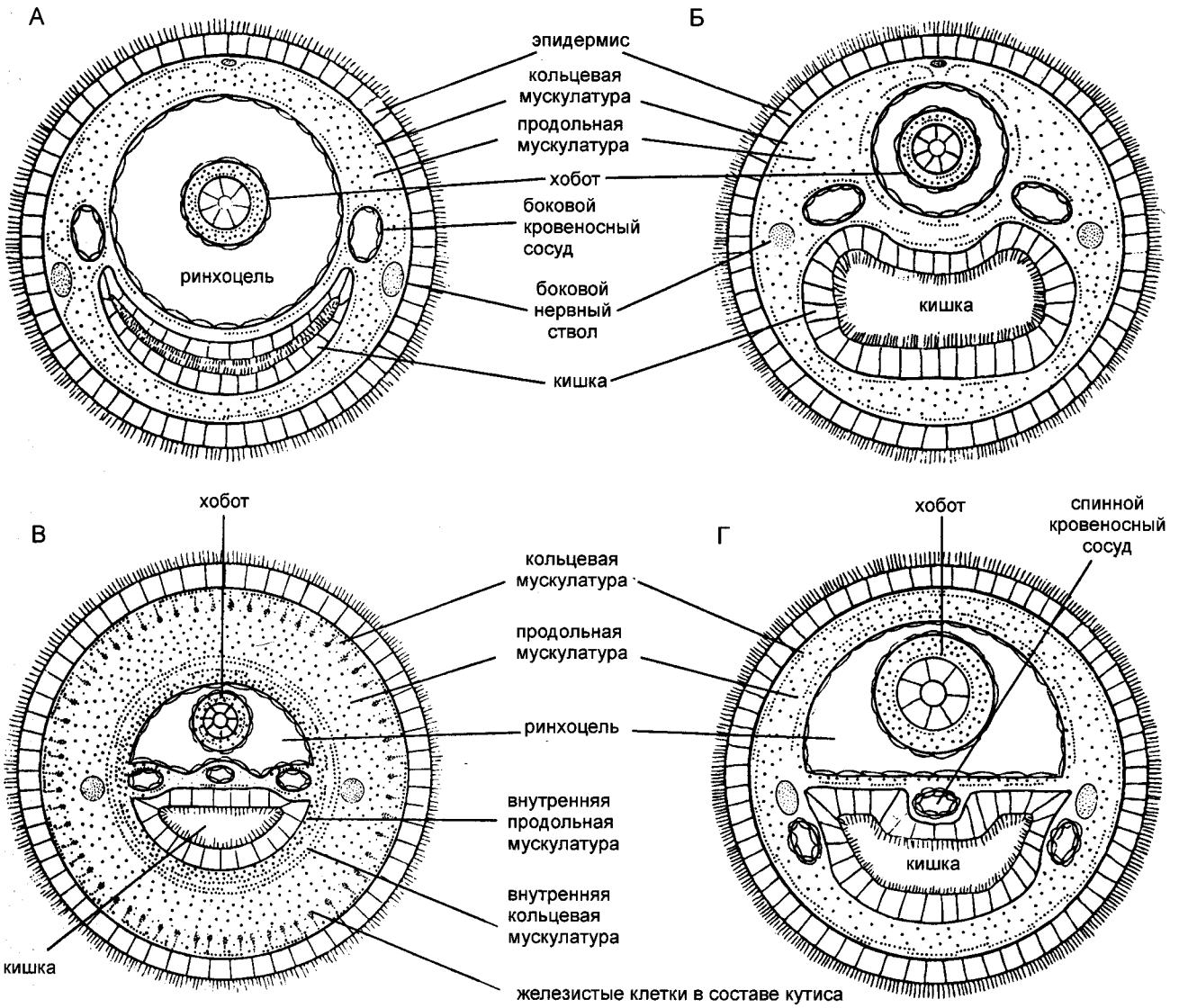
Хобот, который является основополагающим признаком таксона, представляет собой цилиндрическое впячивание стенки тела (илл. 370, 375, 376, 384); только у одного вида он разветвляется. Хобот тянется от эпителиальной трубки на переднем конце тела (**ринходеум**, **rhynchodaeum**) до задней стенки влагалища хобота (**ринхоцель**, **rhynchocoel**). Длина хобота сильно варьирует, он может быть короче или длиннее, чем тело червя. В большинстве случаев хобот прикрепляется к задней стенке ринхоцеля особой мышцей-ретрактором (илл. 370, 375). Хобот образован наружным кубическим или цилиндрическим железистым эпителием, под которым располагаются базальная пластинка, мышечные пучки, ещё один слой внеклеточного матрикса с заключённым в нём нервным плексусом, субперитонеальная кольцевая мускулатура и, наконец, рыхлый эпителий (перитонеум), ограничивающий заполненную жидкостью полость ринхоцеля (илл. 371). Последовательность мышечных слоев и положение нервных стволов и сплетений могут варьировать.

Наружный железистый эпителий — то есть тот эпителий, который располагается на внешней поверхности вывернутого хобота — состоит из моноцилиарных сенсорных клеток, клеток с апикальными цитоплазматическими отростками и различных железистых клеток, которые производят, в том числе, и токсины для иммобилизации добычи. У некоторых представителей Palaeonemertini и Heteronemertini железы формируют палочковидный секрет сложной структуры (капсулы с внутренним стержнем). Эти образования, называемые «псевдокнидами» или «рабдоидами», вероятно, участвуют в поимке добычи, однако их нельзя считать гомологами рабдит турбеллярий или стрекательных капсул Cnidaria.

У «вооружённых» немертин (Enopla: Hoplonemertini) в средней части хобота располагается **стилетный аппарат** (илл. 370, 376), помогающий обездвиживать добычу. Этот аппарат состоит из основания (так называемый базис), в центре которого закреплен шиповидный стилет (Monostylifera) или несколько таких стилетов (Polystylifera). Кроме того, имеются два или несколько резервных мешков с уже сформированными стилетами, которые могут заменить главный стилет при его утрате или повреждении. Стилет используется главным образом для нарушения покровов добычи, что облегчает проникновение в неё парализующих токсинов из эпителиальных желёз хобота.

Большинство немертин — **хищники**, пищей которым служат различные беспозвоночные (например, полихеты, моллюски, ракообразные). Многие из них (например, *Lineus ruber*) заглатывают добычу целиком. Другие немертины, например *Amphiporus lactifloreus* и *Oerstedia dorsalis*

http://jurassic.ru/

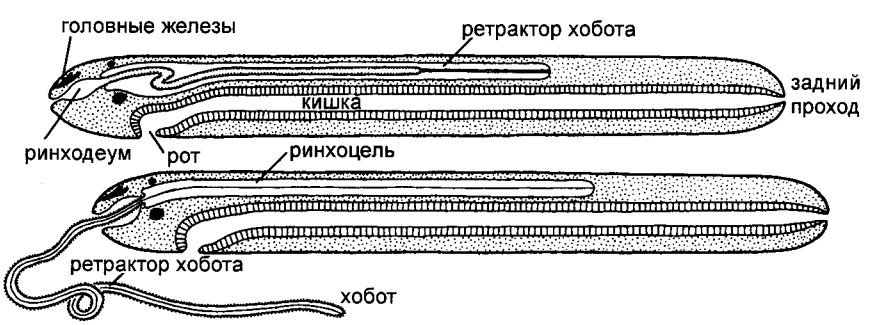


Илл. 374. Схематические поперечные срезы различных немертин.
А, Б — Palaeonemertini. В — Heteronemertini. Г — Hoplonemertini и Bdellonemertini. По разным авторам.

(Hoplonemertini: Monostylifera), парализуют бокоплава с помощью стилета, просовывают голову под его панцирь, выворачивают желудок в гемоцель рачка и поглощают его гемолимфу и внутренние органы.

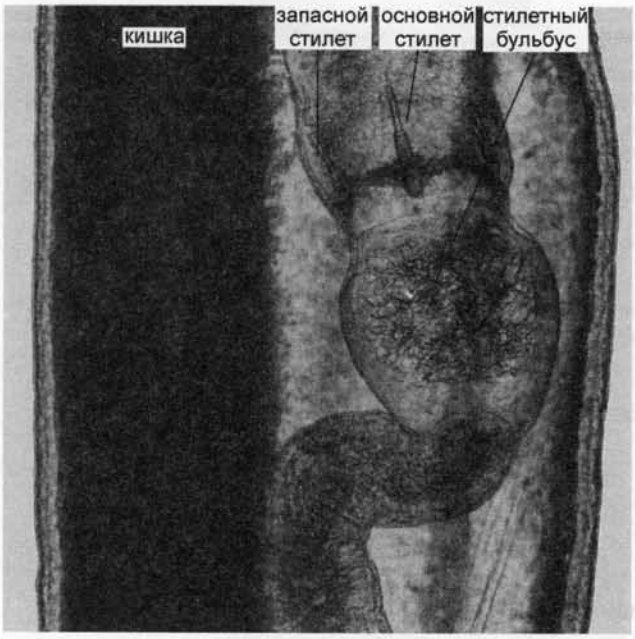
Виды рода *Malacobdella* живут как комменсалы в мантийной полости двустворчатых моллюсков (илл. 385 Б) и питаются планктоном, который они отфильтровывают из потока воды, создаваемого хозяином, с помощью ресничных выростов передней кишки. Хищные немертины могут оказывать существенное влияние на состав биоценозов: например, *Lineus viridis* имеет значение как потребитель полихет в мелководной зоне моря.

В состоянии покоя хобот втягивается во влагалище, или **ринхоцель**. Ринхоцель представляет собой заполненную жидкостью полость, лежащую дор-



Илл. 375. Схема строения немертины (Anopla).
А — хобот втянут (состояние покоя). Б — хобот вывернут. По разным авторам.

http://jurassic.ru/



Илл. 376. Стилетный бульбус у Hoplonemertini.
Оригинал W. Westheide, Оснабрюк.

сально от кишки (илл. 370, 371, 375). Эта полость ограничена плоским эпителием мезодермального происхождения, под которым имеется базальная пластинка. У *Carinoma tremaphoros* в тех местах, где кровеносные сосуды подходят близко к ринхоцелю, эпителиальные клетки последнего видоизменяются в подоциты. Через эти проницаемые участки эпителия, возможно, происходит транспорт веществ в ринхоцель или из него. Кроме того, можно предположить, что через них в ринхоцель закачивается жидкость, чтобы компенсировать снижение давления при выпячивании хобота. Мускулатура ринхоцеля, состоящая из кольцевых и продольных мышц, лежит под базальной пластинкой эпителия.

Выпячивание хобота происходит за счёт увеличения давления жидкости в ринхоцеле, которое вызывается сокращением кольцевых мышц самого ринхоцеля и стенки тела. Обратно хобот втягивается мышцей-ретрактором (илл. 375). Таким образом, ринхоцель представляет собой часть гидравлического аппарата, который используется как для выпячивания хобота, так и для рытья в грунте. Кроме этого, ринхоцель, возможно, играет определённую роль в транспорте питательных веществ и отходов метаболизма. В его жидкости содержатся также свободно плавающие клетки.

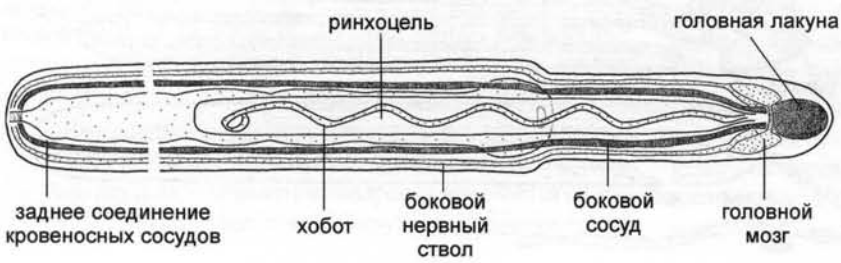
Так как ринхоцель анатомически сходен с целóмом и в ходе развития формируется сходным образом (путем расслоения мезодермальной клеточной массы), его можно считать модифицированным гомологом целóма.

У немертин развита своеобразная **кровеносная система**. В самом простом случае имеются два **боковых сосуда**, которые сообщаются на переднем и заднем концах тела (илл. 377). Кроме того, могут присутствовать продольный **спинной сосуд** (илл. 370), часто связанный с боковыми (у Hoplo- и некоторых Heteronemertini), и дополнительные продольные боковые сосуды (например, в стенке ринхоцеля у Palaeonemertini). Сосуды немертин обладают сплошной эпителиальной выстилкой (илл. 378); этим они отличаются от кровеносных сосудов многих других беспозвоночных, но сходны с вторичными «кровеносными сосудами» целомической природы, которые возникают у пиявок. Эндотелиальные клетки немертин связаны ленточными десмосомами и покоятся на базальной пластинке. У Palaeonemertini эти клетки могут нести по одной ресничке, а у одного вида они, возможно, содержат миофиламенты. Снаружи сосуды окружены главным образом кольцевой мускулатурой.

Система кровеносных сосудов развивается путём схизоцелии, то есть расслоения мезодермального клеточного тяжа. По способу формирования, а также по расположению и некоторым гистологическим и цитологическим признакам она сходна с целомическими полостями. Можно предположить, что кровеносная система немертин, как и ринхоцель, представляет собой гомолог целóма.

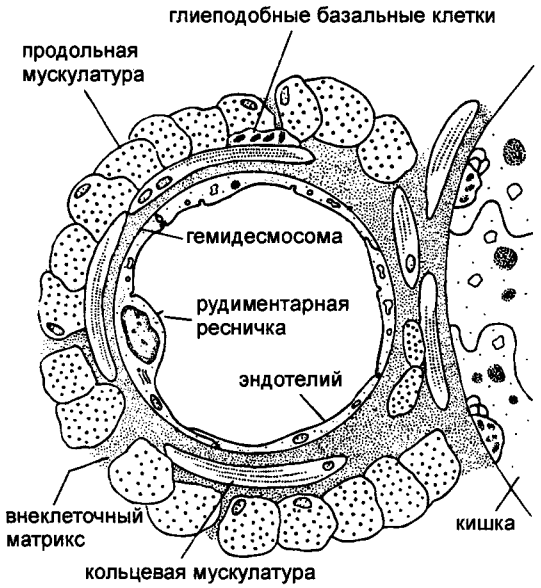
Циркуляция крови происходит благодаря сокращению мышц стенки тела и стенок сосудов. В крови находятся клетки, которые у некоторых видов (например, *Amphiporus cruentatus*) содержат гемоглобин. У пресноводных немертин из рода *Prostoma* гемоглобин растворён в плазме крови.

Характерно наличие двух или нескольких **протонефридиев**. Они состоят из мультицилиарных терминальных клеток, выводящего канала и эпидермаль-

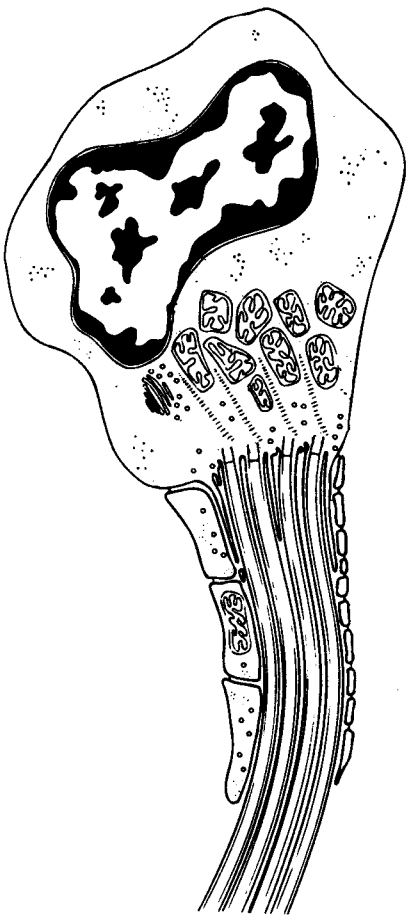


Илл. 377. Схема строения кровеносной и нервной систем *Cephalothrix* sp. (Palaeonemertini).
Оригинал J.M. Turbeville, Файетвилл.

http://jurassic.ru/



Илл. 378. Поперечный срез кровеносного сосуда Palaeonemertini.
Из Turbeville (1991).

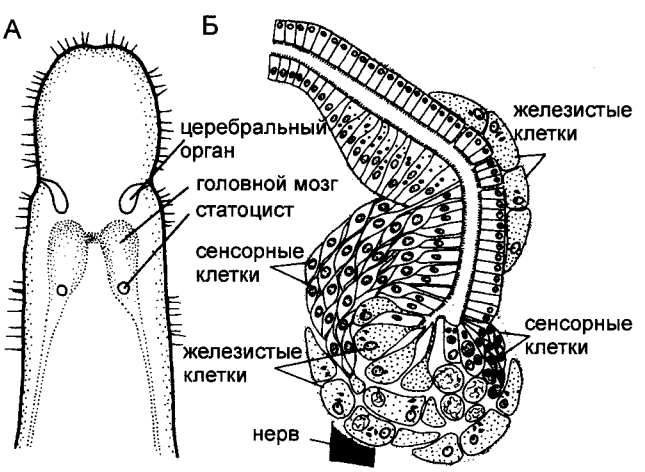


Илл. 379. Продольный срез мультицилиарной терминальной клетки протонефридия у ювенильной особи *Lineus viridis*.
Из Bartolomaeus (1985).

ного нефропора (илл. 370). Протонефридии располагаются в области пищевода или головного мозга, или же распределены по всему телу. Терминальные клетки (илл. 379) лежат во внеклеточном матриксе стенки тела, в туловищной мускулатуре или вблизи кровеносных сосудов. В последнем случае они отделены от просвета сосуда его стенкой и базальной пластинкой или только базальной пластинкой (в случае подоцитов — см. выше).

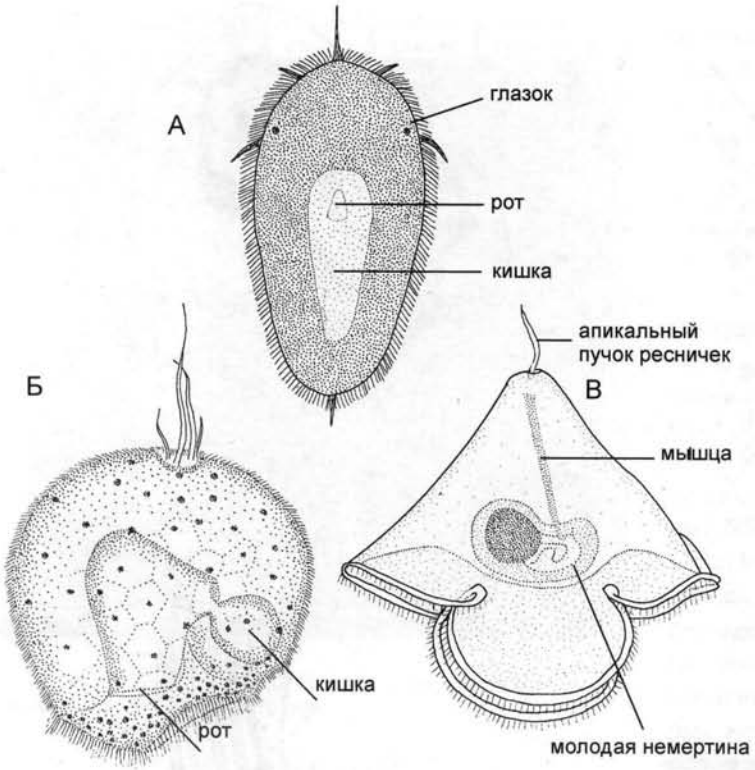
Нервная система состоит из церебрального ганглия (**головного мозга**), продольных стволов, связанных между собой комиссурами, и периферического плексуса (илл. 370, 371, 377). В составе мозга имеются две дорсальные и две вентральные доли, связанные соответственно дорсальной и вентральной комиссурами. Головной мозг и комиссуры окружают ринхоцель и кровеносные сосуды. **Главные продольные нервные стволы** отходят от вентральных долей мозга, тянутся вдоль всего тела и соединяются анальной комиссурой на заднем конце. Расположение продольных стволов относительно стенки тела служит критерием для систематического подразделения таксона (илл. 374). Могут присутствовать дополнительные парные продольные нервы. Кроме того, от вентральных долей мозга иногда отходят особые нервы хобота, а от мозговых комиссур — дорсальные и вентральные продольные нервы.

Органы чувств немертин представлены церебральными органами, фронтальными органами, различными головными ямками, бокальчатыми пигментными глазками и статоцистами. Имеется ещё несколько структур, для которых тоже предполагается



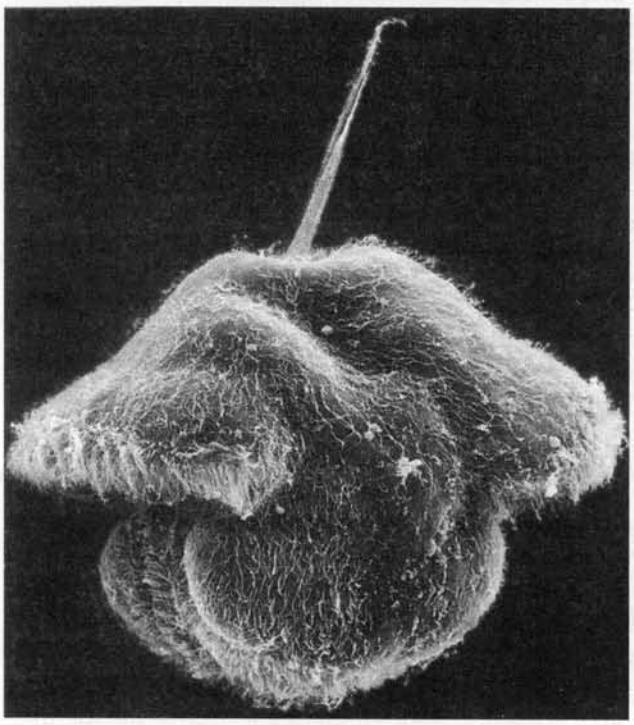
Илл. 380. Церебральные органы немертин.
А — передний конец *Ototyphlonemertes erneba* с церебральными органами, головным мозгом и статоцистами. Б — срез церебрального органа Hoplonemertini. А — по Kirsteuer (1977). Б — по Amerongen и Chia (1987) из Turbeville (1991).

http://jurassic.ru/



Илл. 381. Личинки немертин.
А — ювенильная форма вида, имеющего прямое развитие (*Procephalotrix simulus*). Ширина 200 мкм. Б — ранний пилидий *Micrura caeca*. Ширина 100 мкм. В — поздний пилидий после метаморфоза с ювенильной особью внутри. Ширина 1,5 мм. А — из Iwata (1960) и Friedrich (1979); Б — по Coe (1899); В — по Bürger (1897–1907).

сенсорная функция. **Церебральные органы** (илл. 380) хорошо исследованы у Heteronemertini и Hoplonemertini. Они представляют собой слепые каналы, открытые во внешнюю среду и образованные ресничными опорными клетками, чувствительными клетками и многочисленными железами. Церебральные органы либо непосредственно прилегают к заднему краю головного мозга (Heteronemertini), либо лежат перед мозгом и соединяются с ним собственными нервами (Hoplonemertini) (илл. 380Б). Данные органы выполняют хеморецепторную и нейроэндокринную функции и служат для поиска добычи и осморегуляции.



Илл. 382. Пилидий *Lineus bilineatus*.
Оригинал. СЭМ. С.-Е. Cantell, A. Franzén, T. Sensenbaugh, Стокгольм.

Фронтальные органы — это хорошо иннервированные ресничные ямки, расположенные на самом переднем конце тела и способные выворачиваться. Внутри этих ямок или рядом с ними открываются протоки железистых клеток (так наз. головные железы; илл. 384). Фронтальные органы, также как и другие ямковидные органы на голове немертин, вероятно, работают как хеморецепторы.

У немертин часто имеются два или несколько простых **пигментных бокалов** с рабдомерными рецепторами (илл. 370). Церебральный фоторецептор цилиарного строения обнаружен у *Lineus ruber*.

Статоцисты встречаются только у интерстициальных видов из родов *Otonemertes* и *Ototyphlonemertes* (илл. 380А).

Органы размножения немертин устроены чрезвычайно просто. Какие-либо особые структуры для хранения и передачи гамет отсутствуют; только у пелагических немертин из родов *Phallonemertes* и *Nectonemertes* имеется копулятивный орган. Мешкообразные **гонады** обычно располагаются рядами по бокам от кишки (илл. 370, 371).

http://jurassic.ru/

Клеточная выстилка гонад состоит из зародышевых клеток (гоноцитов), соматических клеток и, по крайней мере у Hoplonemertini, мышечных клеток. Зрелые гаметы накапливаются в полости гонады. При созревании гонады формируется выводящий канал, который открывается наружу гонопором (илл. 371).

Размножение и развитие

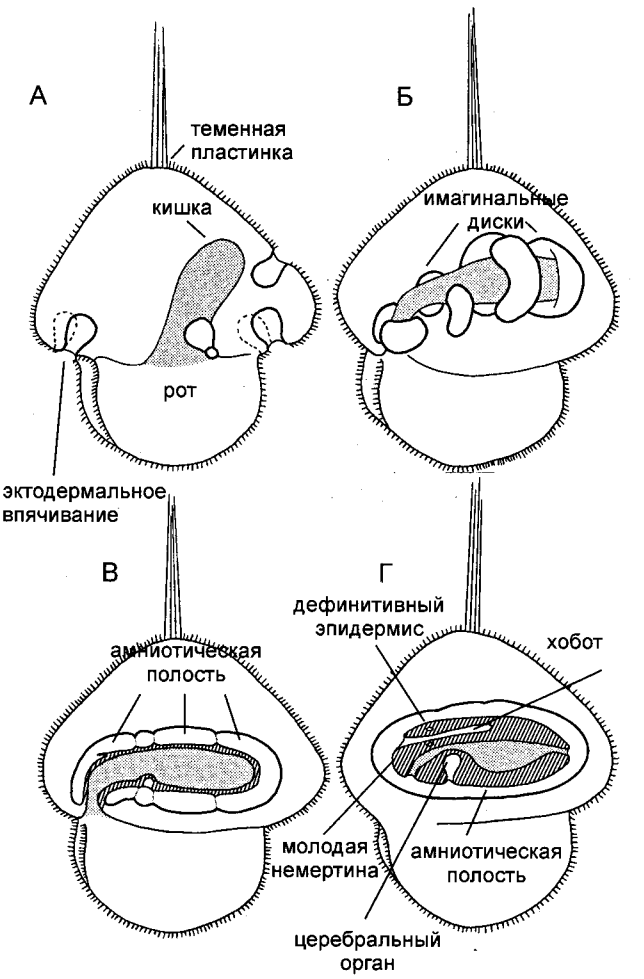
Большинство немертин раздельнополы. Некоторые формы, например *Geonemertes*, — гермафродиты. Несколько видов (*Lineus*) способны к бесполому размножению путём фрагментации тела с последующей регенерацией.

Оплодотворение, как правило, внешнее; при этом гаметы выделяются либо прямо в воду, либо в слизистую капсулу, окружающую двух червей (**псевдокопуляция**). Известны живородящие формы (*Prosorhochmus*, *Geonemertes*).

Немертины — типичные представители Spiralia. Гаструляция у них может происходить путём инвагинации, эпиболии или иммиграции. У Palaeo-, Hoplo- и Bdellonemertini развитие прямое, а у Heteronemertini включает стадию личинки. В случае прямого развития (илл. 381А), ювенильные особи могут быть полностью лецитотрофными (Hoplonemertini: *Amphiporus*, *Carcinonemertes*) или же вначале лецитотрофными, а затем планктотрофными (Palaeonemertini: *Cephalothrix*, *Tubulanus*). У большинства морских видов ювенильные формы обитают в толще воды; их обычно называют «личинками», что не совсем точно. Исключениями из этого правила являются, например, пресноводные *Prostoma*, а также живородящие виды.

Представители Heteronemertini имеют очень характерную **личинку**, называемую **пилидий**; известно несколько типов таких личинок. Пелагическая планктотрофная личинка большинства родов (илл. 381Б,В, 382) лишена протонефридиев и имеет замкнутую кишку без анального отверстия. Немертина *Mikrura akkeshiensis* имеет пелагическую лецитотрофную личинку («Iwatas-larva»). Личинка *Lineus ruber* («Schmidt-larva») развивается под защитой яйцевой оболочки и питается абортивными ооцитами. Личинка *Lineus viridis* («Desorsche-larva») также развивается внутри яйцевой оболочки, но является лецитотрофной.

Все типы личинок проходят сложный метаморфоз, во время которого от впячиваний эпидермиса отшнуровываются **имагинальные диски** (илл. 383). Эти диски затем сливаются, образуя дефинитивный эпидермис и другие эктодермальные органы. Клетки ларвальной мезодермы размножаются и формируют различные мезодермальные структуры, а ларвальная кишка преобразуется в дефинитивную. Наконец, сформированный детёныш покидает эпидермис личинки, который, таким образом, выполняет роль эмбриональной оболочки.



Илл. 383. Метаморфоз Heteronemertini.
А — на начальной стадии метаморфоза ларвальный эпидермис образует семь отдельных впячиваний в полость бластоцеля. Б — отделившиеся эктодермальные мешки (имагинальные диски) располагаются вокруг ларвальной кишки. В — мешки объединяются, образуя непрерывную двуслойную оболочку (амниотическую полость) вокруг ларвальной кишки; внутренняя стенка этой полости в дальнейшем станет эпидермисом взрослой особи. Г — молодая немертина с зачатком хобота и церебральных органов. Выход осуществляется через разрыв стенки амниона и ларвального тела. Из Barnes и Ruppert (1993) по Iwata (1985), с изменениями.

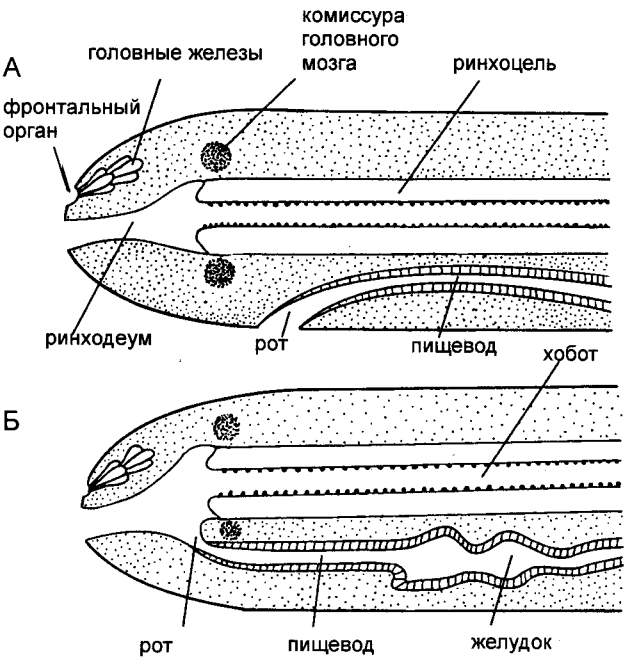
Систематика

Связи немертин с другими таксонами Bilateria неясны. Традиционно их рассматривали как группу, близкую к Plathelminthes; эта гипотеза была основана на нескольких общих признаках, таких как мультицилиарный эпидермис, рабдиты, фронтальные органы и протонефридии, а также ацеломатная «паренхиматозная» организация. Однако протонефридии и мультицилиарный эпидермис встречаются и в других таксонах и потому должны рассматриваться

http://jurassic.ru/

как симплезиоморфии. Гомология фронтальных органов сомнительна, а палочковидный секрет в эпидермальных клетках и хоботных железах немертин, по всей видимости, не гомологичен рабдитам турбеллярий. Пространство между кишкой и эпидермисом организовано по-разному у немертин и плоских червей. Особое значение для систематики имеют анатомические и эмбриологические свидетельства того, что ринхоцель и кровеносная система немертин представляют собой производные целума. Эти факты заставляют считать немертин не сестринской группой Plathelminthes, а скорее родственниками моллюсков и кольчатых червей. Наличие глиоинтерстициальной системы, а также первые результаты сравнительного анализа последовательностей ДНК поддерживают последнюю гипотезу.

Родственные связи в пределах группы Nemertini являются предметом дискуссии. Ниже приведена традиционная классификация, не основанная на строгом филогенетическом анализе.



Илл. 384. Схема строения передней части тела немертин. А — Anopla: ротовое отверстие отделено от отверстия хобота. Б — Enopla: имеется общее наружное отверстие рта и хобота. По разным авторам.

1. **Anopla**, Невооружённые немертины

Хобот не имеет стилета и открывается отдельно от ротового отверстия; последнее расположено позади головного мозга или под ним (илл. 384 А).

1.1. **Palaeonemertini** (Palaeonemertea)

Мышцы стенки тела образуют два или три слоя: всегда имеются внешняя кольцевая и внутренняя продольная мускулатура, и иногда дополнительно может присутствовать внутренняя кольцевая мускулатура. Продольные нервные стволы располагаются внутри или вне мускулатуры. Исключительно морские, бентосные формы (илл. 368А, 371, 374А,Б).

**Cephalothrix rufifrons* (Cephalothricidae), 40 мм, Северная Атлантика. — *Carinoma armandi* (Carinomidae), 200 мм, Европа. Глаза и церебральные органы отсутствуют. — *Tubulanus annulatus* (Tubulanidae), от 80 мм до 1 м, Европа, Южная Африка, Гренландия, Аляска. Тело красное, с одной спинной и двумя боковыми продольными белыми полосами и несколькими белыми кольцами; головная область отграничена косыми бороздами.

1.2. **Heteronemertini** (Heteronemertea)

Мышцы стенки тела образуют три слоя: внешний продольный, средний кольцевой и внутренний продольный; под эпидермисом может располагаться ещё один тонкий слой кольцевых мышц (илл. 372, 374В). Продольные нервные стволы лежат между наружной продольной и средней кольцевой мускулатурой. Развитие непрямое, имеется личинка — пилидий. В основном морские, бентосные формы.

Micrura fasciolata (Lineidae), голова с жёлтой поперечной перевязью, длина 15 мм. — **Lineus viridis* (Lineidae), 20 см, зелёного цвета. Голова с боковыми щелями и четырьмя–шестью глазками. — **L. ruber*, 1,5 м, красного цвета. Часто встречается в мелководных морских биоценозах. — *L. longissimus*, достигает длины 30 м и более.

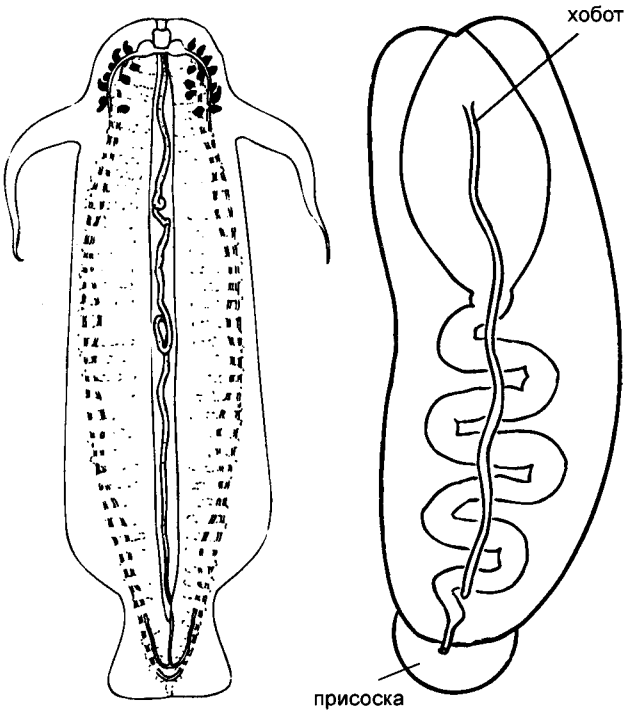
2. **Enopla**, Вооружённые немертины

Наружное отверстие хобота объединено с ротовым и, за немногими исключениями, располагается перед головным мозгом (илл. 384 Б). Мышцы стенки тела образуют наружный кольцевой и внутренний продольный слои. Продольные нервные стволы лежат внутри слоя мускулатуры. Морские, бентосные или пелагические формы; есть также пресноводные и наземные представители.

2.1. **Hoplonemertini** (Hoplonemertea)

Хобот вооружён одним или несколькими стилетами (илл. 370, 374Г, 376).

http://jurassic.ru/



Илл. 385. Внешний вид некоторых немертин.
А — пелагическая немертина *Nectonemertis mirabilis* (Hoplonemertini). Б — комменсальный вид *Malacobdella grossa* (Bdellonemertini), обитающий в мантийной полости крупных двустворчатых моллюсков, с присоской на заднем конце тела. По Gibson из Palmer (1982).

**Amphiporus lactifloreus* (Amphiporidae), 12 см, широко распространён в северном полушарии; обитает на литорали и на бóльших глубинах. — *Carcinonemertes carcinophila* (Carcinonemertidae), 15–40 мм; встречается на восьми видах крабов на атлантическом побережье Европы и США. — виды рода *Ototyphlonemertes* (Ototyphlonemertidae), 3–50 мм, распространены повсеместно в интерстициали открытых морских побережий. Имеются два статоциста (илл. 380А). — *Prosorhochmus claparedi* (Prosorhochmidae), 40 мм, обитает в литоральной зоне Средиземного моря и на побережье Британских островов. Способен к бесполому размножению. — *Leptonemertes chalicophora* (Prosorhochmidae), 3–15 мм, Азорские и Канарские острова, Мадейра. Наземная форма. В Европе встречается в оранжереях и теплицах. — *Geonemertes pelaensis* (Prosorhochmidae), 25–75 мм, наземная немертина, обитающая на островах Индопацифики и Вест-Индии. — *Oerstedia dorsalis* (Prosorhochmidae), 10 мм, широко распространена в северном полушарии, обитает в литорали и сублиторали. Окраска варьирует, на спинной стороне чаще всего имеются полоски. Голова уплощённая, с четырьмя глазками (илл. 368А). — *Tetrastemma candidum* (Tetrastemmatidae), 10 мм, циркумполярное распространение в северном полушарии. — **Prostoma graecense* (Tetrastemmatidae), 20 мм, в пресных водах. — *Nectonemertes mirabilis* (Nectonemertidae), 30 мм, один из самых обычных пелагических видов в Атлантическом и Тихом океанах; встречается на глубине 500–4000 м. Тело широкое, уплощённое; самец с одной парой боковых щупалец (илл. 385А).

2.2. Bdellonemertini (Bdellonemertea)

Хобот без стилетов. Тело пиявкообразное с присоской на заднем конце (илл. 385Б). Передняя кишка несёт ресничные папиллы.

**Malacobdella grossa*, 40 мм (илл. 385Б), в северном полушарии. Обитает в мантийной полости морских двустворчатых моллюсков, например *Arctica islandica*, *Modiolus modiolus*. В большинстве случаев в одном хозяине находится только одна особь. Питается путём микрофагии, перехватывая часть пищи из тока воды, создаваемого хозяином.

http://jurassic.ru/

Mollusca, Мягкотелые

Мягкотелые, или моллюски — одна из наиболее богатых по числу видов и разнообразию форм группа первичноморских животных, известная уже с докембрия. В состав моллюсков входит около 50 000 современных видов, где большинство составляют брюхоногие (улитки) и двустворчатые (ракушки). Наиболее высокоорганизованными и физиологически совершенными являются головоногие моллюски. Другие группы моллюсков относительно невелики, однако их строение весьма оригинально. Среди моллюсков есть гиганты: у кальмаров рода *Architeuthis* туловище достигает 6,6 м в длину, а щупальца вытягиваются на 18 м — это самые большие из современных беспозвоночных животных. Однако большинство видов малы по величине. Самые мелкие виды моллюсков с длиной тела менее 1 мм относятся к Aplacophora. Среди ракушек и улиток также имеются виды размером чуть более 1 мм, например, семейство Microhedylidae (заднежаберные брюхоногие, Opisthobranchia), обитающие между песчинками морского грунта.

Моллюски населяют самые различные местообитания и отсутствуют только на постоянных льдах горных вершин и полярных областей. Большинство видов моллюсков обитают в море, а несколько групп вообще исключительно морские (Aplacophora, Polyplacophora, Monoplacophora, Scaphopoda, Cephalopoda). Двустворчатые моллюски живут не только в море, но и в пресных водоёмах, а некоторые даже во влажной почве (несколько видов *Pisidium*). Гастроподы успешно завоевали сушу, некоторые лёгочные улитки могут существовать даже в пустынях. Море заселено моллюсками до максимальных глубин, причём с глубиной растёт доля хищных видов. Очень богаты видами такие морские местообитания как коралловые рифы и литоральный пояс, а также примыкающие зоны, как со стороны моря, так и со стороны суши. Там обитают, в частности, те переднежаберные гастроподы (Prosobranchia), которые способны выдерживать резкие колебания условий среды. Удивительным было открытие моллюсков как существенного элемента в сообществах подводных гидротермальных источников.

Моллюсками питается множество других животных — иглокожие, рыбы, птицы и млекопитающие. Массы плавающих в толще воды гимно- и текосомат (Gymnosomata, Thecosomata) потребляются усатыми китами. Моллюски играют важную роль как переносчики паразитов (например, как промежуточные хозяева дигенетических сосальщиков. Человеком ценится мясо *Haliotis* (морское ушко), *Helix* (виноградная улитка), устриц и многих других ракушек и улиток; кальмары, каракатицы и осьминоги — любимые «фрукты моря» в странах Средиземноморья. Особенно велика доля моллюсков в белковой части рациона у приморского населения по всему миру. Содержание и разведение двустворчатых моллюсков (например, устриц и мидий) — старейшие формы марикультур, они всё в большей мере замещают уменьшающиеся природные запасы.

Раковины многих моллюсков, особенно красивые и причудливые, с давнишних времён являются объектом человеческой страсти к коллекционированию и торговли редкостями. Очень большую ценность имеет жемчуг, причём в торговле увеличивается доля жемчужин из марикультуры. Первенство в разведении жемчужниц принадлежит Японии, где годовой экспорт выращиваемого жемчуга составляет несколько сотен миллионов долларов. Марикультуры жемчужниц существуют на других тропических побережьях. Из перламутрового слоя раковин изготавливаются пуговицы, ложки, чаши, украшения, предметы культа. В древности из секрета гипобранхиальной железы брюхоногого моллюска пурпуры (Muricidae) получали краску — однако ныне это не имеет практического значения, поскольку на смену пурпуру пришли синтетические красители.

Строение

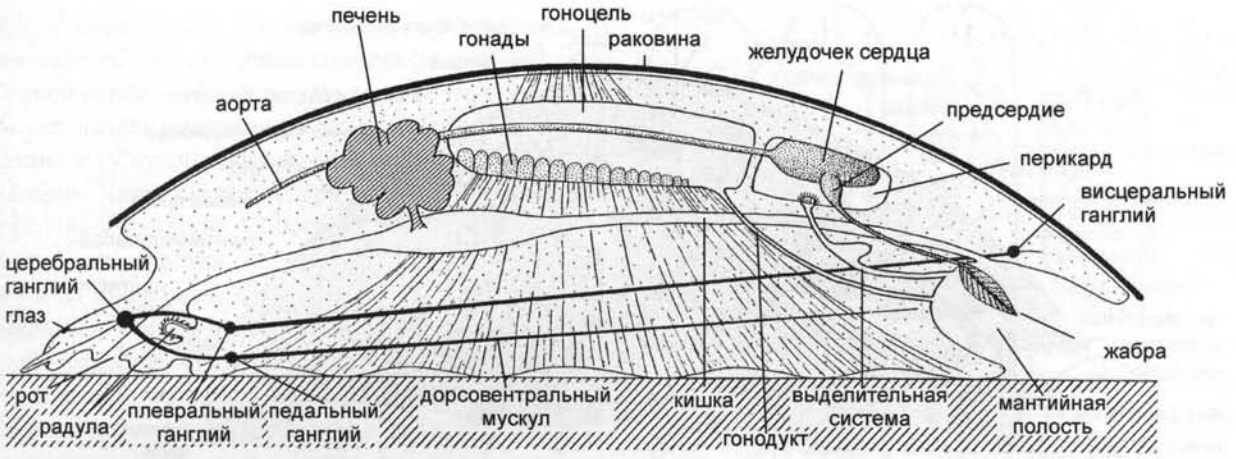
Тело моллюсков состоит по основному плану строения (илл. 368) из двух функционально различных частей: **цефалоподия** (голова + нога) и **висцеропаллия** (**внутренностный мешок** с **мантией**). Цефалоподий развивается вдоль продольной оси тела и отвечает за локомоцию и контакт со средой. Висцеропаллий вмещает внутренности и (вместе с мантией, или паллием) обеспечивает защиту тела, особенно его спинной стороны.

Обилие разнообразных морфологических форм моллюсков проистекает, прежде всего, из разнообразных соотношений цефалоподия и висцеропаллия. Однако, несмотря на все различия, моллюски имеют очень много общих черт, которые чётко отличают их от всех других животных. Хотя в основе моллюски двусторонне-симметричные организмы, в этом типе выражена тенденция к асимметрии, которая у брюхоногих охватывает всё тело, а у других моллюсков ограничена некоторыми внутренними органами. У Conchifera имеет место тенденция к спиральному закручиванию большей или меньшей части тела.

В большинстве случаев — у большинства морских моллюсков, кроме головоногих — развитие отмечено **спиральным дроблением** и последующим

Klaus-Jürgen Götting, Гисен

http://jurassic.ru/

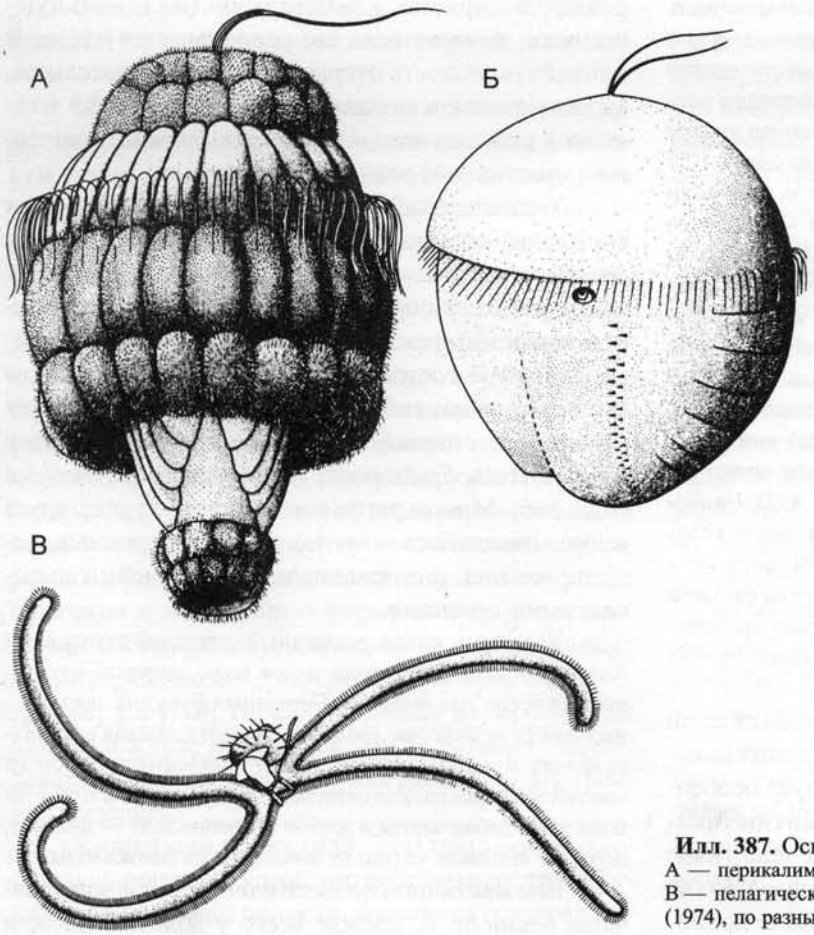


Илл. 386. Схема организации раковинного моллюска.
По Gutting (1974), с изменениями.

выходом личинки (превелигер, илл. 387Б, перикалимма, илл. 387А, или велигер, наиболее типичная личиночная форма).

В **голове** (илл. 386) находится центральная часть нервной системы, откуда иннервируются рецепторы передней части тела. Наряду с механо- и хеморецепторами, многие моллюски обладают и светочувствительными органами. На голове всегда есть рот, однако другие органы могут быть сильно редуцированы (например, у двустворчатых или паразитических улиток).

Нога согласно своей главной локомоционной функции состоит в основном из мускулатуры и заполненных жидкостью лакун, которые при движении действуют как антагонисты друг друга. Кроме того,



Илл. 387. Основные типы планктонных личинок Mollusca.
А — перикалимма, Solenogastres. Б — превелигер, Polyplacophora; В — пелагический велигер, Gastropoda (Prosobranchia). Из Götting (1974), по разным авторам, с изменениями.

http://jurassic.ru/



Илл. 388. Gastropoda. *Patella* sp. Внутренняя организация, сагиттальный срез.
По Fretter и Graham (1962), с изменениями.

в ноге имеются соединительная ткань, нервы, железы, и наружный эпителий. Мышечные волокна образуют трёхмерное переплетение, делая возможными разнообразную локомоцию. У подвижных моллюсков двигательной функции ноги содействует то, что масса внутренних органов собрана в выступающем за контур тела спинном внутренностном мешке.

С помощью ноги моллюски ползают, зарываются или плавают, причём разными способами. Скользящее движение мелких и лёгких видов обеспечивается биением ресничек подошвы ноги (например, водная лёгочная улитка *Lymnaea peregra* перемещается со скоростью около 17,5 см/мин). Более тяжёлые моллюски ползают за счёт волн мышечных сокращений, которые пробегают по подошве либо сзади наперёд (прямые волны), либо спереди назад (обратные волны). Во многих группах на ноге есть боковые расширения или лопасти («параподии»), которые служат для плавания (илл. 431) — при этом их волнообразные движения часто поддерживается изгибаниями всего тела (например, у текосоматных крылоногих и морских зайцев). У роющих видов нога уплощена (Gastropoda) или имеет вид способного к утолщению языка, которым животное может заякориваться в грунте (Bivalvia) (илл. 452). Наиболее сильно преобразована нога у головоногих, где она служит не только как эффективный двигательный орган, но и также для захвата добычи (илл. 441). Живущие на сильном течении панцирные моллюски и улитки крепко прикрепляются к твёрдому субстрату широкой подошвой за счёт адгезии клейкой слизью и присасывания.

Дорсальный эпителий вместе с подлежащей соединительной тканью, мышцами, чувствительными клетками, железами и нервами образует особенное функциональное подразделение — **мантию (паллий)**. Мантия создаёт защитное покрытие тела в виде твёрдых шипов, чешуй, пластин, раковин. Мантия тесно связана с внутренностным мешком и принимает его форму. Поэтому форма раковины в конечном итоге определяется формой внутренностного мешка. С боковых сторон мантия выдаётся над внутренностным мешком в виде мантийного края, с внутренней стороны которого имеется мантийная борозда. У большинства моллюсков мантийная борозда расширяется в **мантийную (паллиальную) полость**, которая исходно располагается сзади. В мантийную полость открываются пищеварительная, выделительная и половая система. Здесь же в мантийной полости находятся жабры, органы химического чувства (осфрадии) и железы.

Типичные жабры моллюсков — ктенидии. Они состоят из опорного стержня и расположенных по его обеим сторонам жаберных лепестков, на которых имеет место газообмен. В стержне проходят афферентный и эфферентный (приносящий и выносящий) кровеносные сосуды. Наличие только одной пары ктенидиев в мантийной борозде расценивается как исходное состояние. Такое вариант имеет место у Caudofoveata, Gastropoda, Protobranchia и Coleoidea (илл. 386). Многократно и независимо друг от друга жабры изменялись в эволюции — умножались, редуцировались или замещались вторичными дыхательными органами.

У водных видов ресничный эпителий мантийной полости и жабр организует поток воды, который служит, прежде всего, для дыхания. Первичная функция паллиальных желёз — очистка: создаваемая ими слизевая сеть захватывает взвешенные частицы и эвакуирует их вон из мантийной полости. У многих водных моллюсков к этой функции жабр добавляются и другое основное дело — питание, перехват пищевых частиц из дыхательного потока воды.

Вне мантийной полости однослойный эпителий чаще ресничный, прежде всего у водных видов, и

http://jurassic.ru/

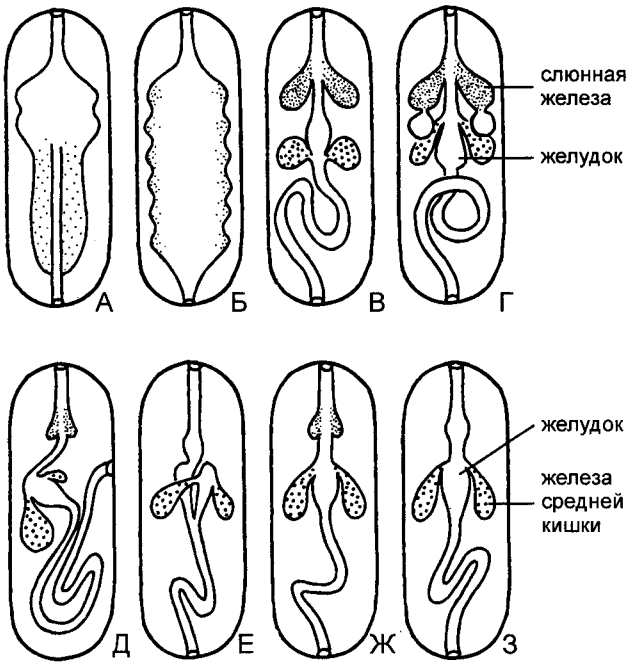
всегда железистый. Помимо одноклеточных желёз имеются и многоклеточные комплексы, которые даже у одной особи могут выделять разные типы секрета. Секрет делает поверхность тела способной к скольжению и (у сухопутных видов) защищает её от высыхания. Часто секрет содержит отпугивающее или токсичное вещество. В составе эпителия есть чувствительные клетки, особенно много их в области рта и на щупальцах. На апикальной стороне эпителиальных клеток часто имеется микровиллярный слой, удерживающий слизевую плёнку на поверхности тела. Пигменты, особенно обильные у Nudibranchia, в основном расположены в субэпителиальных соединительнотканных клетках, где они дополнены иными структурами, создающими цвета. У некоторых видов здесь также живут симбиотические водоросли, также влияющие на окраску тела, или светящиеся бактерии.

Внутренностный мешок представляет собой грыжеобразный вырост на спинной стороне тела, где помещается большинство внутренних органов (илл. 386). Его нет у Aplacophora (илл. 393, 397), в то время как у Poly- и Monoplacophora внутренние органы уже смещены от ползательной стороны ноги к спинной стороне. Особенно хорошо выражен внутренностный мешок у Gastropoda, Cephalopoda и Scaphopoda. У «голых улиток» (некоторые Pulmonata и Opisthobranchia) он вторично снова интегрирован в область ноги.

Целóм ограничен небольшими полостями (кроме головоногих моллюсков) — это **перикард**, **полости гонад** и части **выделительной системы**. Эти части могут соединяться друг с другом гоноперикардиальными и реноперикардиальными каналами (пример: илл. 386). У более древних моллюсков половые клетки выходят из тела через перикард и/или выделительные каналы. В перикард открываются ресничными воронками два метанефридия, которые у высших моллюсков функционально замещаются железистыми выделительными органами.

Внутренние органы плотно окружены и стабилизированы соединительной тканью, мышечными тяжами и кровеносными лакунами. Поскольку внутренних жёстких опорных элементов нет, то всё тело подвижно и меняет свою форму за счёт частичных изменений внутреннего давления (отсюда происходит название Mollusca — мягкотелые, от *лат.* mollis — мягкий, упругий, гибкий). Разница во внутреннем давлении в теле получается при антагонистическом действии мышцы — мышцы или мышцы — внутренняя жидкость.

Кишечный тракт (илл. 389) моллюсков относительно прост и состоит **ротового отверстия**, **буккальной** (ротовой) **полости**, **фаринкса** (глотки), **пищевода**, **желудка**, **средней кишки** и **задней кишки** с анусом (илл. 386). Кишка проходит либо почти прямо через тело (Aplacophora), либо закручена петлями перед терминальным анусом, либо образует крутой поворот с перемещением ануса ближе к голове (Gastropoda, Cephalopoda, Scaphopoda). Моллюски освоили самые разные источники питания, чему в значительной степени обязаны своим широким распространением и большим числом видов. Важнейшим устройством для добывания, обработки и глотания пищи является тёрка (**радула**), которая формируется в радулярном влагалище (илл. 386). Она чаще всего состоит из продольной мембраны, в которой укреплены менее или более многочисленные зубцы, организованные в продольные и поперечные ряды. Зубцы содержат хитин, конхин и твёрдые минеральные соли. Радула может выдвигаться изо рта на хорошо развитом мускулистом валике или языке и, нажимая на субстрат, стирать с него обрастание. В то время как у растительноядных моллюсков радулы более или менее похожи, то у хищных они многообразно отклоняются от общего типа. По мере того, как зубцы спереди стираются, сзади вырастают новые ряды зубцов (например, у *Lymnaea stagnalis* со скоростью 2,8 поперечных ряда в день). У двустворчатых моллюсков радулы нет, они питаются преимущественно за счёт фильтрации. Радула редуцирована также у тех некоторых бороздчатобрюхих и брюхоногих, которые высасывают пищу.



Илл. 389. Схема кишечного тракта в разных таксонах моллюсков.
А — Caudofoveata. Б — Solenogastres. В — Polyplacophora. Г — Monoplacophora. Д — Gastropoda. Е — Cephalopoda. Ж — Scaphopoda. З — Bivalvia. По Salvini-Plawen (1988), с изменениями.

http://Jurassic.ru/

Ритм активности и пищедобывательные движения контролируются посредством специфичных нейронов головных ганглиев и далее их моторных отростков в нервной сети. Приём пищи запускается рецепторами, которые стимулируются специфичными протеидами. Хищные улитки часто идут по слизевому следу своей жертвы. Растительноядные моллюски также могут отыскивать свои кормовые объекты с помощью хеморецепторов.

В ротовой полости пища перемешивается с секретом слюнных желёз. Основное место пищеварения и всасывания — железы средней кишки, которые соединяются с желудком и часто составляют значительную часть объёма внутренностного мешка.

Некоторые брюхоногие и двустворчатые моллюски содержат в своём теле симбиотические водоросли или хлоропласты и используют продукты их ассимиляции (например, *Elysia viridis*). В основном это тропические виды, которые в условиях дефицита углерода и азота таким образом используют дополнительные источники углеводов и аминокислот. Древоточцы (Teredinidae) усваивают бедную азотсодержащими веществами древесину также благодаря симбиотическим бактериям, которые восполняют это недостаток. У гидротермальных источников и в гнилом иле могут существовать некоторые виды двустворчатых и брюхоногих моллюсков, в жабрах которых есть специальные клетки бактериоциты с бактериями внутри. Они (бактерии и далее их хозяева-моллюски) используют энергию, которая высвобождается при окислении сульфидов, обильных в таких местообитаниях.

Кровеносная система моллюсков в принципе незамкнутая, однако, во многих группах выражена тенденция к развитию замкнутой системы, где может быть создано сравнительно более высокое внутреннее давление. Из всех моллюсков кровеносная система наиболее близка к замкнутому типу у некоторых Stylommatophora (*Helix*, *Arion*, *Achatina*) и Cephalopoda. Однако у многих двустворчатых моллюсков кровообращение играет весьма ограниченную роль в распределении кислорода по телу (у *Placopecten* только третья часть потребности тканей в кислороде покрывается за счёт крови).

Сердце исходно располагается в задней части спинной стороны тела над задней кишкой; оно состоит из одного **желудочка** и одного–четырёх **предсердий**, число которых связано с числом жабр. От желудочка идёт одна аорта вперёд к голове и одна аорта назад к внутренностному мешку. Отходящие далее от аорт артерии переходят в лакуны. Далее кровь собирается в синус и, по крайней мере, частично, протекает через жабры, после чего снова через предсердия попадает в желудочек.

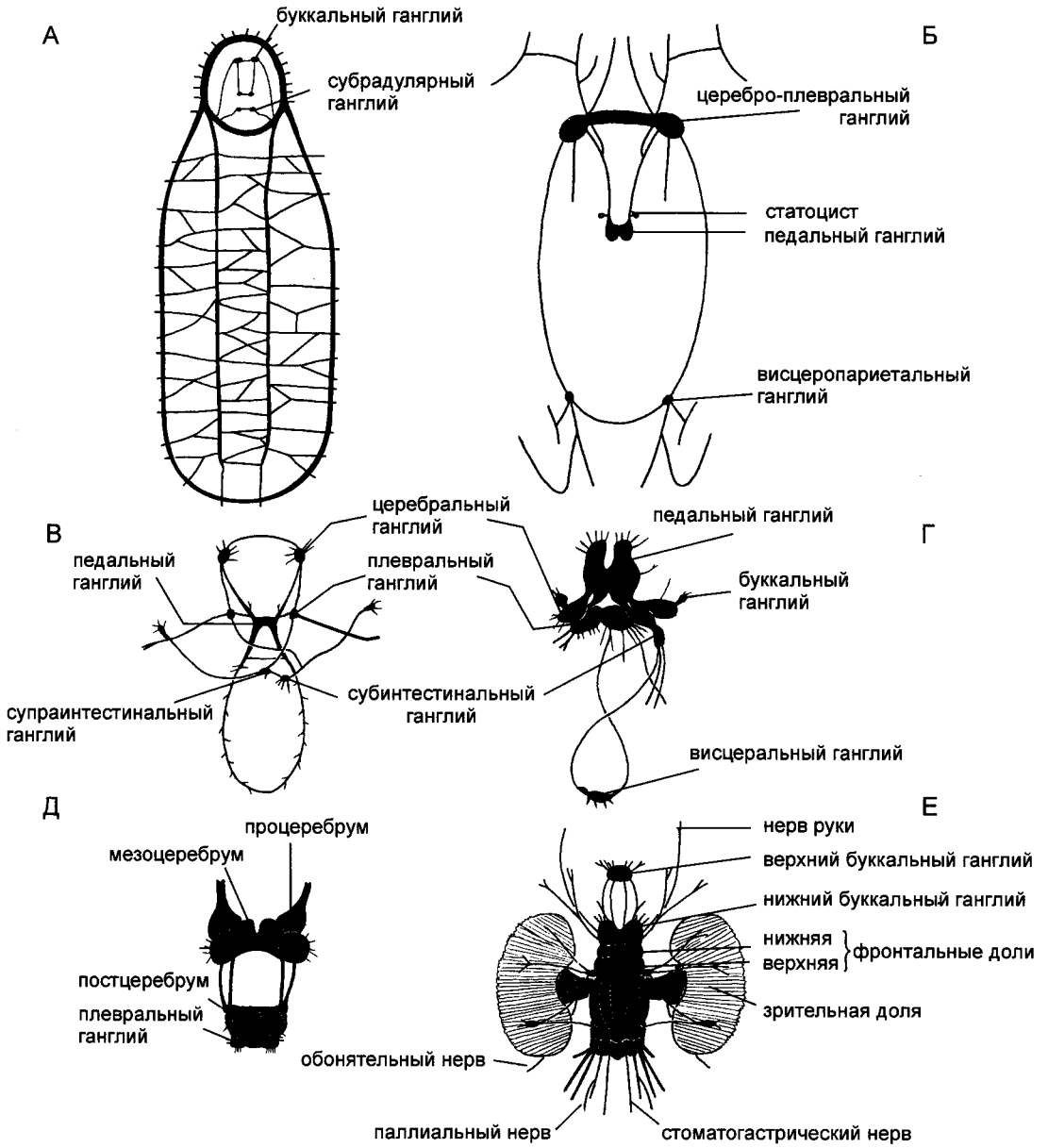
Кровь моллюсков (или **гемолимфа**) часто содержит дыхательные пигменты (**гемоцианин**, реже **гемоглобин**) и разные типы кровяных клеток. Эта жидкость составляет примерно 60–80% сырой массы мягкого тела (без раковины) у Gastropoda и 50–60% у Bivalvia. Самое высокое кровяное давление измеряется в желудочке (у *Anodonta* 5, у *Helix* 25 см водяного столба), а в артериях и перикарде давление самое низкое. Давление меняется в зависимости от движений тела. Высовывание тела из раковины, движения ноги, радулярного аппарата и сифонов, выдвижение пениса вызывают локальные колебания давления, распространение которых по телу ограничивается клапанами.

Сердце, как правило, помещается в околосердечной сумке (**перикарде**). При разности давления осуществляется ультрафильтрация конечных продуктов обмена (экскретов) из сердца, особенно из предсердий, в перикард. Исходно **выделительная система** начинается парой метанефридиев, которые начинаются в перикарде и дальше продолжаются каналом в мантийную полость. На этом пути в канале за счёт вторичного всасывания (реабсорбции) и секреции формируется вторичная моча. У большинства моллюсков на основе этих выделительных каналов развиваются железистые почки, куда у большинства моллюсков первичная моча подводится через реноперикардиальный проход между почками и околосердечной сумкой. Само наличие этих каналов расценивается как примитивное, исходное для моллюсков состояние. У многих моллюсков есть экскреторно активная ткань, которая, находясь в тесном контакте с кровеносной системой, забирает из крови конечные продукты обмена веществ, которые переправляются далее или запасаются на какое-то долгое время. Специализированные клетки (атроциты), запасающие экскреты у моллюсков, напоминают хлорагогенные клетки у Annelida. Кроме того, в теле постоянно имеются подвижные фагоциты, собирающие отходы.

У личиночных стадий выделение осуществляется протонефридиями. У взрослых терминальные клетки отделяются, и на их месте образуется нефростом; выводной канал остаётся, один из его участков превращается в нефридиальный пузырь. Однако, в общем, эволюционное происхождение выделительных органов неясно; у взрослых они обозначаются нейтрально как почки.

Нервная система (илл. 390) в пределах моллюсков демонстрирует все стадии структурной и функциональной дифференцировки и усложнения. **Нервные стволы** имеются у Aplacophora, Polyplacophora и Monoplacophora, а также в виде педальных стволов у Archaeogastropoda или в виде педальных и висцеральных коннектив у *Nautilus*. У всех моллюсков, по меньшей мере, в отдельных частях тела есть **ганглии**. У Aplacophora есть парный **церебральный ганглий**, у Polyplacophora и Monoplacophora окологлоточное кольцо с ганглиями, а также латеральные и висцеральные коннективы. У этих групп латеральные коннективы сзади соединяются над кишкой суп-

http://jurassic.ru/



Илл. 390. Нервная система у моллюсков разных уровней организации.
А — Polyplacophora (*Chiton*). Б — Bivalvia (*Nucula*). В — Archaeogastropoda (*Patella*). Г — Neogastropoda (*Buccinum*). Д — Pulmonata (*Helix*). Е — Cephalopoda (*Octopus*). Из Götting (1974), по разным авторам, с изменениями.

ректальной комиссурой, тогда как у Conchifera латеральные коннективы соединяются под кишкой (субректально). У Conchifera имеются парные церебральные, педальные, плевральные, а часто также и висцеральные ганглии. Церебральные ганглии координируют сложные реакции; другие ганглии имеют определённые области действия и могут дополняться вторичными ганглиями, выступающими как локальные рефлекс-центры (например, буккальные ганглии в районе ротовой полости).

Помимо униполярных нейронов, составляющих большинство, есть более редкие биполярные и мультиполярные нервные клетки, а также **гигантские нейроны**, например, в брюшном ганглии *Aplysia* (1 мм в поперечнике). Толщина аксонов 40 мкм, толщина гигантских аксонов Cephalopoda даже более 700 мкм. Аксоны могут быть заключены в несколько слоёв глиальных клеток, крупные волокна с глубокой продольной складчатостью. Синапсы аксо-аксонные и холинэргические. Нейросекреторные клетки локализованы преимущественно в церебральных, плевральных и висцеральных ганглиях.

Широко распространена кожная чувствительность к свету. У Aplacophora, Monoplacophora и Scaphopoda специальных фоторецепторов нет. У Polyplacophora есть **эстеты**, своеобразные органы чувств в наружном слое раковины (илл. 402). У Gastropoda и Cephalopoda имеются головные глаза (илл. 412, 413, 442) самой разной степени сложности; у некоторых

http://jurassic.ru/

двустворчатых моллюсков (*Pecten*) есть **глаза** по краю мантии.

Среди Archaeogastropoda можно найти разные типы глаз, которые можно расположить в сравнительный ряд, представляющий модель развития органов зрения в эволюции. Polyplacophora и Conchifera могут воспринимать изменения в интенсивности света и реагировать на быстрые перемены освещённости. Из всех моллюсков самые совершенные глаза имеются у головоногих. Способность опознавать форму предметов доказана только для некоторых Coleoidea, однако предполагается также для некоторых водных улиток.

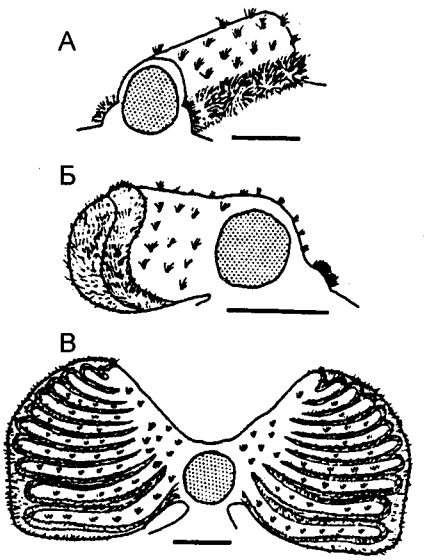
Статоцисты образуются у Conchifera как впячивания эктодермы, замыкающиеся в пузырьки. Статоцисты иннервируются от церебральных ганглиев, хотя расположены около педальных ганглиев. Пузырёк статоциста изнутри выстлан рецепторным эпителием; в жидкости внутренней полости находятся известковые статолиты или многочисленные мелкие статоконии. У моллюсков широко распространены механорецепторы; многие моллюски могут воспринимать изменения в гидростатическом давлении, температуре воды, магнитных и электрических полях.

Механорецепторы особенно многочисленны на головных щупальцах и ринофорах Gastropoda, в средней складке мантийного края Bivalvia и на присосках Cephalopoda.

О проприорецепторах известно мало. Однако моллюски могут, по меньшей мере, контролировать степень растяжения и сжатия тела.

Хеморецепторы имеются в тех же местах тела, что и механорецепторы. Они представлены свободными нервными окончаниями или ресничными чувствительными клетками. Как хеморецептор обычно квалифицируется **субрадулярный орган** у Polyplacophora, Monoplacophora, примитивных Gastropoda, и у Scaphopoda. Хеморецепторные полоски в мантийном жёлобе Polyplacophora, по-видимому, гомологичны **осфрадиям** водных Gastropoda (илл. 391). Они расположены в мантийной полости между жабрами и краем мантии и иннервируются от интестинальных ганглиев. С редукцией правой жабры исчезает и правый осфрадий. Среди головоногих моллюсков осфрадии есть только у *Nautilus*. С помощью хеморецепторов моллюски находят питание, определяют положение врагов, ищут партнёра для спаривания, на стадии личинки выбирают субстрат для оседания или, при комменсализме, находят своего хозяина (например, Tunicata, Echinodermata).

Основная часть **половых органов** размещается во внутренностном мешке. Моллюски размножаются исключительно половым путём. Caudofoveata, Polyplacophora, Monoplacophora, а также Scaphopoda и Cephalopoda **раздельнополы**, тогда как в других группах часть видов или все виды **гермафродиты**.



Илл. 391. Разные типы осфрадиев у Gastropoda.
А — простой, в виде кромки или планки, у литорины (*Littorina littorea*). Масштаб 0,1 мм. Б — с латеральным листочком, у фильтратора (*Crepidula fornicata*). Масштаб 0,1 мм. В — двуперистый, с листочками, у хищника (*Conus striatus*). Масштаб 0,3 мм. Осфрадии — хемо- и, воможно, механорецепторные органы в мантийной полости у многих водных моллюсков. Исходно они парные. У гастропод правый осфрадий постепенно редуцируется; у Neogastropoda единственный оставшийся осфрадий увеличен за счёт листочков, расположенных двумя рядами по обе стороны оси (В). С изменениями по Taylor и Miller (1989). К положению осфрадия в мантийной полости — см. илл. 409Б.

Насколько известно к настоящему времени, половые клетки происходят от бластомера 4d. Они постепенно дифференцируются под действием нейрогормонов, «андрогенных факторов».

Размножение и развитие

При эволюционно исходном наружном оплодотворении в воду выпускаются многочисленные половые клетки (Aplacophora, Polyplacophora, многие Archaeogastropoda и Bivalvia, часть Cephalopoda). Число производимых ооцитов зависит от того, сколько в них содержится желтка. Чаще всего яйцеклетка, помимо внутреннего желтка, окружена фолликулярными клетками, которые её питают и образуют вторичную яйцевую оболочку. По мере роста яйцеклетка сдвигается в просвет яичника. Поначалу она ещё соединена тканевыми тяжами со стенкой яичника, потом уже как зрелый ооцит освобождается из фолликула. Процесс созревания завершается в просвете яичника. У некоторых Neogastropoda часть ооцитов становится питающими яйцами. У этих видов, также как у отдельных Mesogastropoda и Opisthobranchia, помимо типичных гаплоидных сперматозоидов, появляются атипичные семенные клетки с отклоняющимся набором хромосом (**полиморфизм сперматозоидов**). У высокоорганизованных моллюсков правилом является внутреннее оплодотворение. Яйцо,

http://Jurassic.ru/

проходя по выводному гонодукту (илл. 386), покрывается следующей, третичной оболочкой.

Для многих Gastropoda и Cephalopoda характерно особенное прекопуляционное поведение. У наземных Pulmonata любовные игры могут длиться более двух часов, у Opisthobranchia пять дней. Гермафродитные гастроподы иногда при размножении соединяются в цепочки, где каждая особь функционирует как самец по отношению к особи перед ней (*Aplysia*, *Lymnaea*). Особенно сложным репродуктивное поведение может быть у Cephalopoda (илл. 444). Готовность к спариванию, опознание партнёра и степень возбуждения сразу отражаются у них в изменениях цвета и рисунка кожного покрова.

С одной стороны время размножения и откладки яиц управляется гормонами и нейросекретами, с другой внешними факторами, особенно температурой. В связи с этим в разных географических областях могут быть физиологически различающиеся группы с несовпадающими репродуктивными ритмами. Во многих классах моллюсков имеются простые формы **заботы о потомстве**.

В раннем развитии имеет место правильное постоянное спиральное дробление. Исключение составляют головоногие моллюски, для их богатых желтком яиц характерно дискоидальное дробление.

При спиральном дроблении (илл. 286–288) первые пять делений дробления правильно и быстро следуют друг за другом, после чего наступает некоторая пауза. Дальнейшие деления уже не синхронны. Будущая судьба бластомеров определяется рано, однако не абсолютно неотвратимо. В яйце моллюсков всегда имеется анимально-вегетативная ось, чьё положение устанавливается уже положением ооцита в яичнике. Плоскости симметрии определяются плоскостями первых делений. У многих моллюсков (но не у Polyplacophora, Archaeogastropoda, Pulmonata и Opisthobranchia) при первом дроблении с вегетативного полюса образуется полярная лопасть, которая позже снова сливается с бластомером CD. При втором делении этот бластомер снова образует полярную лопасть, которая далее переходит в макромер D. В полярной лопасти образуются морфогенетические детерминанты, которые определяют вегетативный полюс и бластомеры D-квадранта. Детерминированный D-квадрант у всех моллюсков играет роль организатора, который контролирует развитие всех других квадрантов посредством клеточных контактов. Мезодерма моллюсков состоит из двух частей: эктомезодермы из второго или третьего квартета микромеров и эндомезодермы из микромера 4d.

По мере дробления между бластомерами появляется полость бластоцель — эта стадия эмбриона называется целобластула (у Polyplacophora, большинства Bivalvia, Archaeogastropoda, Scaphopoda). У большинства гастропод бластоцель редуцирован до щели, а бластула похожа на плакулу. Из яиц, богатых желтком, развивается стерробластула (без бластоцеля): желток остаётся в макромерах, покрытых микромерами, как шапочкой (некоторые морские Gastropoda и Bivalvia). Гаструла образуется путём инвагинации из целобластулы или путём эпиболии из стерробластулы.

В результате развитие приводит к **личинке**: **превелигеру** (илл. 387B), **перикалимме** (эндоларве) (илл. 387A) или чаще всего к настоящему **велигеру**. Отличительные черты велигера — ресничные клетки головных придатков или лопасти паруса (велюм). У велигера очень рано появляются раковинная железа и первичная раковина (протоконх), мускул-ретрактор раковины, далее зачатки ноги и головы и другие черты, общие для трохофор моллюсков и аннелид. Однако развитие нередко может быть отклоняющимся и укороченным, особенно у видов с яйцевыми капсулами, из которых выходят уже сформированные стадии, похожие на взрослых.

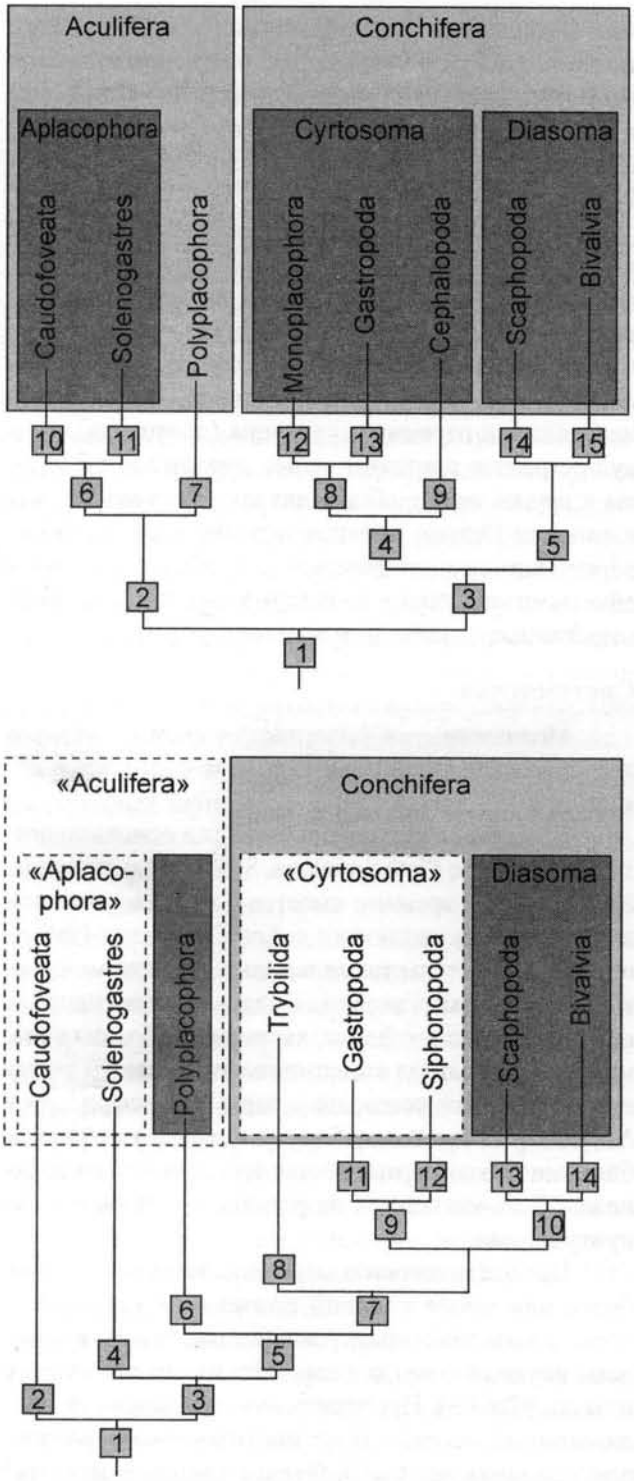
Систематика

Моллюски — в филогенетическом отношении древняя группа, чей план строения сложился в докембрии.

Ныне в дискуссиях обсуждают в основном связи моллюсков с Plathelminthes, Sipuncula и Annelida. К настоящему времени имеется больше аргументов для сближения моллюсков с Annelida, чем с Plathelminthes. Свидетельствами в пользу родства моллюсков с аннелидами являются целомическая природа внутренних полостей тела, характер дробления яйца, метанефридиальная выделительная система у взрослых стадий (множественные пары метанефридиев у *Neopilina*), а также особенные физиологические и биохимические черты, общие для моллюсков и аннелид. Есть указания и на родство моллюсков с сипункулидами.

Предок моллюсков выглядел, по-видимому, как более или менее плоский ползающий организм с дорсальным защитным раковинным слоем, в котором, начиная с венда (докембрий) откладывалась известь ($CaCO_3$). Представления о дальнейшей эволюционной истории пока противоречивы. Можно предположить, что **Caudofoveata** и **Solenogastres**, чьё тело покрыто кутикулой с чешуями и шипами, рано отделились от других моллюсков. (Это не доказано палеонтологической летописью, однако вымершие **Halkieriida** из нижнего кембрия стоят близко к предкам моллюсков и даже, возможно, к предкам аннелид). По принятым здесь представлениям (илл. 392A) монофилетическая группа **Aplacophora** вместе с **Polyplacophora**, у которых толстая кутикула ограничена кольцевой зоной вокруг спины и есть дорсальная раковина из восьми кусков, объединяют в так-

http://jurassic.ru/



Илл. 392. Возможные филогенетические связи между группами моллюсков.

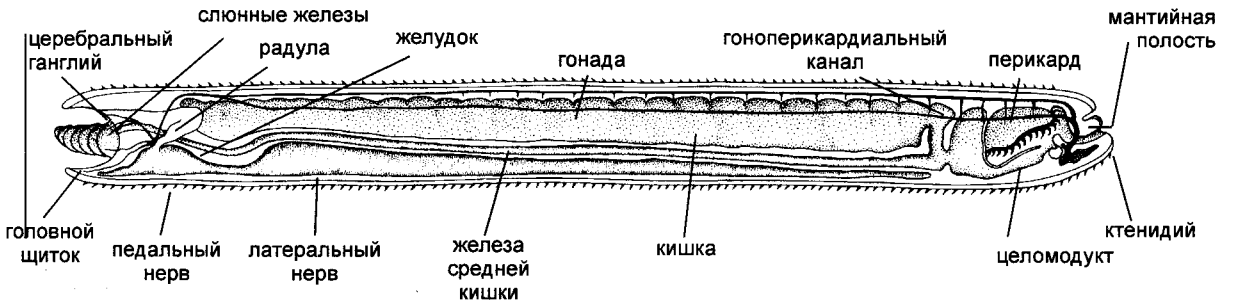
А — схема, принятая в настоящей книге. Апоморфии: [1] Несегментированные Spiralia с телом, состоящим из цефалоподия и висцеропаллия; радула; гипобранхиальные железы; нервная система из четырёх тяжей; личинка типа велигер. [2] Кутикула с шипами, чешуями или пластинками; анус субтерминальный; супраректальная комиссура. [3] Раковина закладывается в виде единого цельного образования; парные статоцисты; субректальная комиссура; нет покрывающей большую часть тела кутикулы; челюсти. [4] Тенденция к спиральному закручиванию внутренностного мешка с мантией и раковиной; кишка с U-образной петлёй, анальное отверстие вблизи головы. [5] Тело вытянутое; раковина исходно открыта спереди и сзади; кишка без выраженной U-образной петли; раковина построена из призматических и перекрёстно-ламеллярных слоёв извести. [6] Тело червеобразное; кутикула с иглами и чешуями; нога редуцирована; мантийная полость в задней части тела; гоноперикардиальный и реноперикардиальный каналы служат для вывода гамет. [7] Восемь дорсальных пластин раковины; эстеты; гонодукты; мантийный жёлоб вокруг ноги и головы. [8] Край мантии и структура раковины в основном совпадают по строению. [9] Преобладание дорсовисцеральной оси; преобразование цефалоподия; хроматофоры; большая полость тела; раковина многокамерная (или редуцирована); дискоидальное дробление. [10] Ножной щиток; терминальная мантийная полость; одна пара жабр; раздельнополы; непарная гонада; наружное оплодотворение. [11] Брюшная борозда с рудиментом ноги; субтерминальная мантийная полость; жабр нет; гермафродиты; парные гонады; внутреннее оплодотворение. [12] Многие органы представлены несколькими парами, в частности, органы выделения; перикард парный. [13] Асимметрия: торсион с хиасто- или эутиневрией; спиральное закручивание висцеропаллия (с мантией и раковиной); гонада непарная. [14] Мантия и раковина конически-трубчатые; каптакулы; раздельнополые. [15] Мантия двулопастная, раковина из двух частей; часть головы с радулой и слюнными железами редуцирована.

Б — схема Salwini-Plawen (1990). Апоморфии: [1] Несегментированная полость тела; мантия с мантийной полостью; радула. [2] Тело червеобразное; радулярная мембрана усилена над каждой парой зубов. [3] Левая и правая части мантийной полости сообщаются преорально; локомоция только за счёт ноги; медиодорсально тело мантии организовано в семь поперечных полос. [4] Упрощение конструкции тела в связи с питанием (книдариями). [5] Образование на спинной стороне мантии пластин за счёт соединения мантийных папилл; есть субрадулярный орган. [6] Умножение жабр; радула с 17 зубами в ряду; эстеты; личиночные глазки. [7] Раковинная железа; свободная голова с придатками; челюсти; желудок с протостилем; статоцисты. [8] Несколько пар жабр и предсердий. [9] Голова с фоторецепторами, иннервируемыми от церебральных ганглиев; мантия (и раковина) в области внутренностного мешка редуцированы. [10] Латеральное увеличение мантии и раковины; нога вытянута вперёд. [11] Поворот внутренностного мешка с мантией и раковиной, хиастоневрия; редукция исходной правой гонады; одна пара дорсовентральных мускулов. [12] Многокамерная раковина; сифон; головные придатки в виде рук; воронка (производное ноги). [13] Вентральное срастание мантийных листков; редукция жабр; каптакулы. [14] Нет обызвествления по медиодорсальной линии раковины; питаются суспензией из морской воды, буккальная часть головы редуцирована.

сон **Aculifera** («несущие шипы»). Другие авторы, напротив, не находят синапоморфий для обоснования таких филогенетических отношений.

Все высшие моллюски на основе одной исходно цельной раковины рассматривают как монофилетическую группу **Conchifera**; сверх того, эти группы (по меньшей мере, в тех своих таксонах, что стоят ближе к основанию главных ветвей) демонстрируют много общих черт, например, в строении мантийного края, раковины и статоциста. Предполагаемые сестринские филогенетические отношения групп **Bivalvia** и **Scaphopoda** вне сомнений: в плане строения у них преобладает (как у Aculifera) продольная ось тела (**Diasoma**), мантия одинаковым образом закладывается и далее одинаково развивается. Очень по-разному оценивается положение **Monoplacophora**, у которых нет спирального закручивания. По мнению некоторых авторов, у моноплакофор так много

http://jurassic.ru/



Илл. 393. Caudofoveata. Внутренняя организация, вид сбоку.
Скомбинировано из Salwini-Plawen (1969) и других авторов.

общего с гастроподами, что две эти группы надо объединить. Мы рассматриваем моноплакофор и гастропод как сестринские группы (илл. 392А), однако на альтернативном филогенетическом дереве (илл. 393) моноплакофоры стоят ближе к основанию дерева (**Tryblidia**). Ныне, в противоположность более ранним представлениям, в общем, признают близкое родство **Gastropoda** и **Cephalopoda** (**Cyrtosoma**). В этих группах выражена тенденция к спиральному закручиванию части тела. У гастропод к этому добавляется торсионный процесс. У цефалопод продольная ось тела сильно укорочена, а спиральное закручивание выражено у только немногих современных (например, *Nautilus*) (илл. 439), но у очень многих ископаемых видов (например, у аммонитов) (илл. 446).

1. Aculifera, Шипастые моллюски

Морские моллюски с вытянутым по продольной оси телом, чья раковина или полностью отсутствует или представлена восемью пластинами на спинной стороне тела. Анус субтерминальный; головных глаз, щупалец, статоцистов и кристаллического стебелька нет.

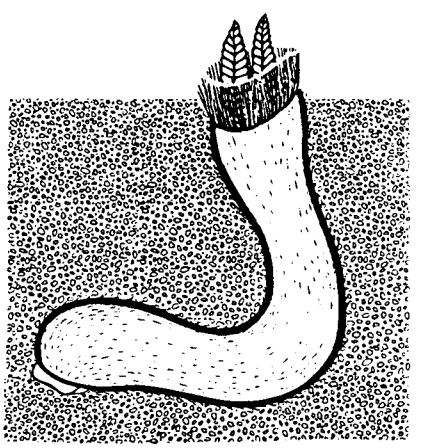
1.1. Aplacophora, Беспанцирные

Примерно 250 видов морских, червеобразных, двусторонне-симметричных моллюсков с редуцированной ногой. В кутикуле имеются **известковые спикулы**, или кутикула покрыта **известковыми чешуями**. Гонодукты открываются наружу через перикард.

1.1.1. Caudofoveata, Каудофовеаты

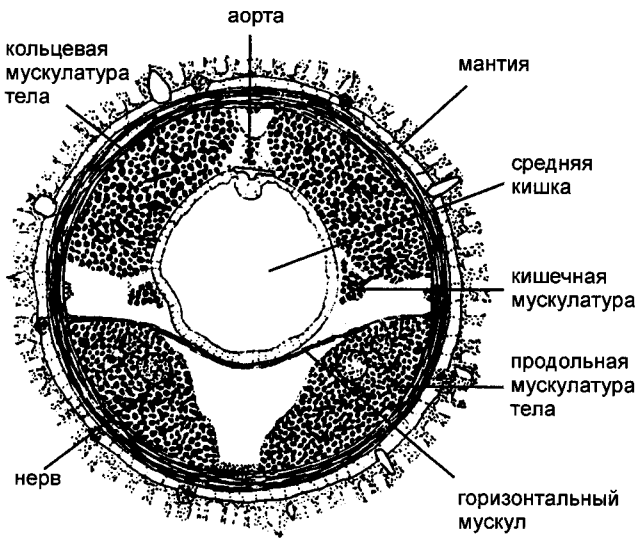
Большинство длиной меньше 3 см (как исключение, 14 см), обитающих в верхнем слое мягких донных осадков от сублиторали примерно до глубины 2 200 м (илл. 393, 394). Примерно 60 видов. Они располагаются косо в осадке, головой вниз, где подбирают свою пищу радулой (детрит, диатомеи, фораминиферы). На заднем конце тела колоколовидная мантийная полость, у животного в спокойном состоянии помещается прямо на поверхности осадка. Обе жабры вытягиваются из мантийной полости в воду и находятся в постоянном ритмичном движении. Жабры состоят из, самое большее, 30 ресничных ламелл. Жабры защищены длинными спикулами по краю мантийной полости. **Ножной** (головной) **щиток** представляет пластину для рытья и одновременно орган чувств в околоротовом или послеротовом положении. Эпителий вместе с подлежащими мышечными слоями (обычно их три) образует кожно-мускульный мешок, за счёт перистальтических сокращений которого животное двигается в толще грунта.

Нервная система состоит из двух пар нервных тяжей, которые в передней трети соединены комиссурами, а на заднем конце связаны над задней кишкой одной **супраректальной комиссурой**. Над передней кишкой расположен церебральный ганглий, состоящий из двух слившихся частей. Другие маленькие ганглии иннервируют определённые органы, прежде всего в районе передней кишки и мантий-



Илл. 394. Caudofoveata. Животное зарывается головой в мягкий осадок, выставляя над поверхностью грунта задний конец тела с жабрами.
Из Edlinger (1991).

http://Jurassic.ru/



Илл. 395. Caudofoveata.
Поперечный срез через переднюю часть тела *Chaetoderma nitidulum* (особь декальцинирована). Из Salwini-Plawen (1988).

ной полости. Глотка охвачена парой буккальных коннектив. Сенсорные клетки имеются на ножном щитке, а также в дорсо-терминальном чувствительном органе на спинной стороне мантийной полости.

Кишечный тракт просто устроен (илл. 393, 389А). В переднюю кишку открывается несколько пар желёз. Радула состоит часто из только одного поперечного ряда зубов. От короткой средней кишки вентрально отходит относительно большая непарная мешковидная **печень**. В стенках печени имеются клетки, секретирующие ферменты, и всасывающие клетки; по-видимому, печень — это центральный орган пищеварения. Задняя кишка открывается вентральным анальным отверстием в мантийной полости.

Кровеносная система незамкнутая. Сердце как бы впячено в **перикард** с дорсальной стороны; оно состоит из желудочка и обычно одного предсердия. Гемолимфа по аорте проталкивается в головную область, далее протекает по лакунам, в основном брюшной стороны, к жабрам и оттуда возвращается к сердцу. Специальные выделительные органы неизвестны; возможно, первичная **экскреция** осуществляется в перикарде, откуда жидкость, насыщенная конечными продуктами метаболизма, выводится по целомодуктам (гонодуктам).

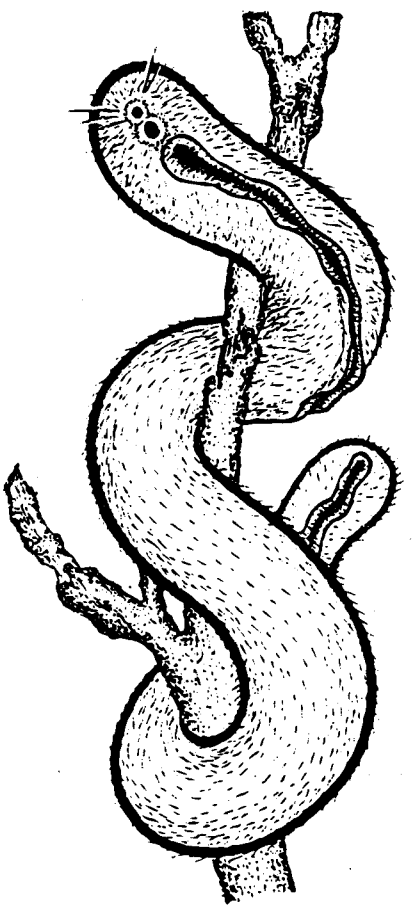
Caudofoveata **раздельнополы**. Из дорсальной непарной гонады гаметы уходят по ресничными гоноперикардиальным каналам в перикард, а оттуда по уже упомянутым гонодуктам и выводящим путям в мантийную полость. Гаметы выбрасываются в воду, где происходит оплодотворение.

Chaetoderma nitidulum, 8 см. Тело состоит из трёх отделов; на западном побережье Швеции обитают в иле на глубине 20–40 см.

1.1.2. Solenogastres, Бороздчатобрюхие, Соленогастры

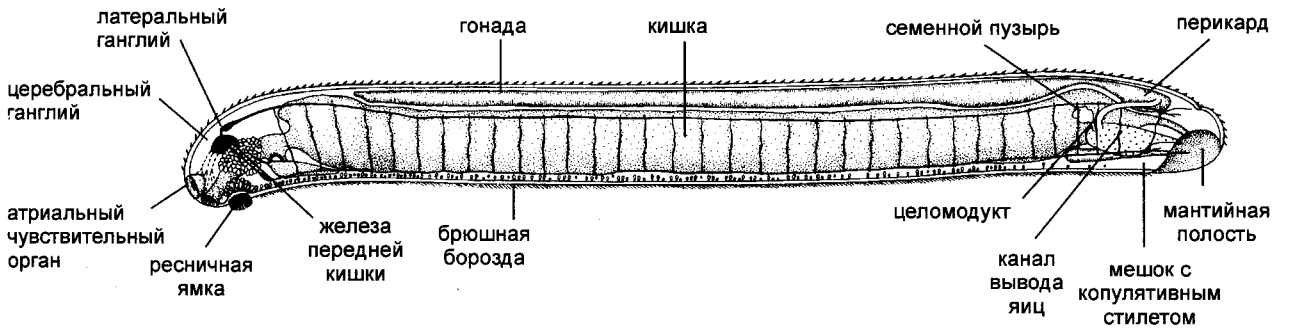
Solenogastres (примерно 180 видов) — медлительные организмы, они либо ползают по выделяемой слизи, либо роются в осадке; многие обитают на колониях коралловых и гидроидных полипов (илл. 396). Встречаются от сублиторали до глубины 4 000 м; об их географическом распространении известно мало.

Длина от нескольких миллиметров до, в исключительных случаях, 30 см. **Тело** продолговатое, круглое на поперечном срезе, с продольным медиовентральным углублением (**брюшная борозда**), где имеются реснички. У нескольких родов в борозде имеется рудимент ноги в виде продольной складки. **Мантийная полость** расположена субтерминально; жабр нет (илл. 397), но у некоторых видов в ней имеются складки, видимо, участвующие в дыхании. В кутикуле размещены **известковые шипы** и **известковые чешуи**. Под кутикулой довольно слабый кожно-мускульный мешок, с брюшной стороны он часто полностью редуцирован. В брюшной борозде открыва-



Илл. 396. Solenogastres. В то время как многие виды этой группы живут свободно в донном осадке, другие обитают как эпибионты на гидрополипах, альционариях и кораллах. Из Edlinger (1991).

http://jurassic.ru/



Илл. 397. Solenogastres. Внутренняя организация, вид сбоку.
Скомбинировано из Salwini-Plawen (1969) и других авторов.

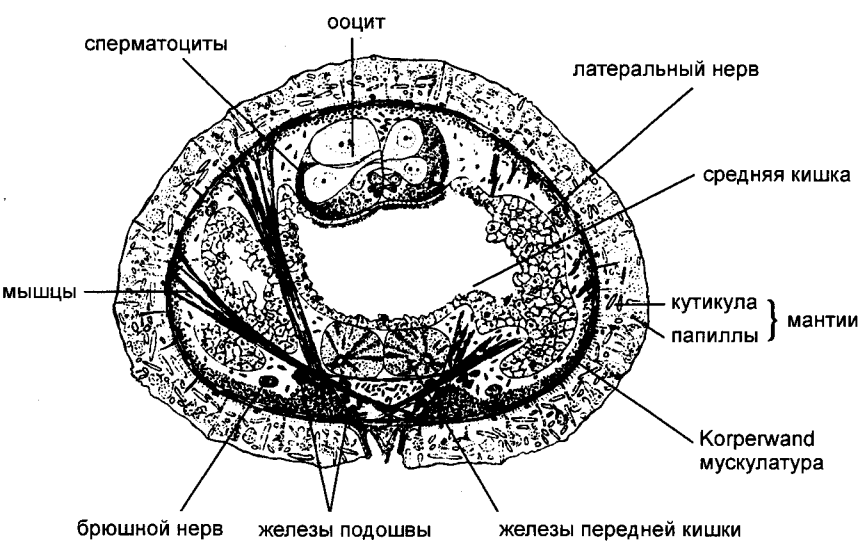
ются многочисленные железы, секретирующие слизь, по которой животное скользит с помощью ресничек. Большое количество желёз имеется также в области передней кишки (илл. 398Б). У некоторых видов она преобразована в помпу для высасывания гидроидных полипов или для сбора объектов с субстрата. **Радула** у многих видов двурядная, её зубы могут схватывать жертву, как щипцы. Примерно у одной трети известных видов радула полностью редуцирована. Пищеварение происходит в средней кишке. Нет ни желёз средней кишки, ни выделительных органов. В фекалиях обнаружены клетки нефроциты, выводящие из тела мочевую кислоту и пигментные гранулы. Кровеносная система в принципе такая же, как у Caudofoveata.

Бороздчатобрюхие гермафродиты с парными дорсомедианными гонадами. Половые клетки по, видимо, вторично возникшему соединению попадают в перикард, а оттуда по гонодуктам в мантийную полость. Обычна протерандрия; у молодых особей (функциональных самцов) гонодукты могут выворачиваться и использоваться как копулятивные органы. В боковых стенках мантийной полости имеются стилеты, которые, наверное, действуют для стимуляции полового партнёра, как любовные стрелы у лёгочных моллюсков. Оплодотворение как будто всегда внутреннее. За неравномерным спиральным дроблением следует гаструляция по способу иммиграции. Эмбрион окружается чехлом из крупных покровных клеток и развивается в **перикалимму** (как у Protobranchia и некоторых Scaphopoda) (илл. 387А). У других видов появляется личинка, подобная трохофоре, а у соленогастров с выводковой камерой в мантийной полости — упрощённая перикалимма. В ходе метаморфоза личинка вытягивается по главной оси тела, при этом рот и анус занимают субтерминальное положение.

**Neomenia carinata*, 8–20 мм, спинная сторона с килем, на песчаном и заиленном грунте в Северном море, Северной Атлантике и Средиземном море.

1.2. Polyplacophora (Placophora, Loricata), Хитоны

Исключительно морские, в основном живут на твёрдых каменистых и скалистых грунтах мелково-



Илл. 398. Solenogastres. Поперечный срез через середину тела *Anamenia gorgonophila*.
Из Salwini-Plawen (1988).

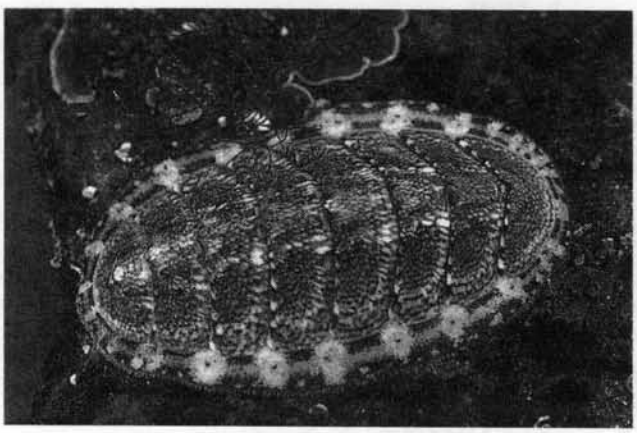
http://jurassic.ru/

дий; однако некоторые виды обитают на больших глубинах, до 4 000 м. Из примерно 900 современных видов наибольшее разнообразие обнаруживается в районе Австралии. В течение дня животные спокойно сидят на одном месте (илл. 399), а в сумерках становятся активными. Ползание осуществляется посредством пробегающих спереди назад волн мышечных сокращений по широкой подошве ноги и облегчается выделением слизи.

Строение

Овальное или удлинённо-овальное тело (длиной 0,45–43 см) покрыто на спине восемью **пластинами раковины**, которые обычно налегают друг на друга, как черепица, и подвижно соединены между собой необызвествлёнными связками в интегументе. Пластины характерным образом структурированы и разделены на поля, а нередко и сильно пигментированы. Раковина окружена по периферии **поясом (перинотум)**; у некоторых видов перинотум покрывает раковину, частично или полностью. Хитоны настолько крепко прикрепляются к твёрдому субстрату своей большой подошвой, что противостоят даже сильному прибою. Голова на брюшной стороне под раковиной и отделена бороздой от ноги. Вентролатерально голова и нога окружены мантийным жёлобом, где по бокам до 88 двуперистых жабр. Самые большие жабры находятся ближе к выделительным отверстиям, вперёд и назад они становятся меньше. Число жабр слева и справа может различаться, а также может зависеть от возраста.

У современных видов пластины раковины состоят из нескольких кальцинированных слоёв: **тегментума**, **артикуламентума** и, в местах прикрепления мускулов-ретракторов, **гипостракума**. Тегментум пронизан ветвящимися каналами, внутри которых мантийный эпителий и нервы. У наружных отверстий этих каналов на поверхности раковины находятся чувствительные органы — **эстеты**. В маленьких отверстиях (порах) имеются одиночные сенсорные клетки (микроэстеты), в больших же отверстиях помещаются макроэстеты, состоящие из многих рецепторных клеток, или микро- и макроэстеты вместе. У тропических видов, в первую очередь, макроэстеты дифференцированы в **раковинные глаза** с линзой и сетчаткой, они могут быть многочисленными и располагаться в правильном порядке.



Илл. 399. *Lepidochitona cinerea*, хитон (Polyplacophora). Длина 2,5 см; обычен на твёрдых субстратах приливно-отливной зоны Северного моря. Оригинал W. Westheide, Оснабрюк.



Илл. 400. Polyplacophora. Схема внутренней организации. Сердце и перикард слева изображены не полностью. Выделительная система показана только слева, а жабры только справа. Левая печёночная доля опущена. Из Götting (1974), с изменениями.

Артикуламентум на II–VIII пластинах образует, помимо прочего, крыловидные отростки апофизы, вставленные под задний край передней пластины. С боковых сторон пластины укреплены в перинотуме. Кутикула перинотума по краям раковинных пластин уплотнена (задублена) отложениями хинона и пронизана **известковыми спикулами** и **чешуями**, состоящими из кристаллов $CaCO_3$ и пигментных гранул. У некоторых родов (*Mopalia*) на перинотуме изогнутые есть хитинозные волоски. Все эти образования создаются группами специализированных эпидермальных клеток. Волоски содержат сенсорные дендриты и связаны с кожными нервами.

Каждая из восьми раковинных пластин соединена с ногой двумя дорсовентральными парами мышц, сокращение которых в основном и превращает ползательную подошву в присоску. Сильные продольные мышцы в перинотуме дают хитонам возможность сворачиваться, подобно мокрицам. Хитоны сворачиваются, если их отделить от субстрата.

Хитоны питаются обрастаниями, в основном растительными, с добавкой животных (гидроиды, мшанки, усоногие ракообразные). Ротовое отверстие расположено на ротовом поле перед ползательной подошвой; в ротовую полость открываются буккаль-

http://jurassic.ru/

ные или слюнные железы (илл. 389B, 400); в выпячивании ротовой полости имеется субрадулярный орган, по-видимому, действующий как хеморецептор. **Радула** большая, достигает примерно одной трети длины тела. В базальной основе радулы укреплено 17 продольных рядов зубов, чьи вершинки укреплены отложениями магнетита. Поперечных зубных рядов часто более 40. Радульными зубами пища соскабливается и направляется в глотку. В примыкающую часть передней кишки открываются большие **сахарные железы**, где секретируется несколько видов энзимов. Пища далее транспортируется в мешковидный или грушевидный желудок, к которому присоединены неравные по величине **доли печени**, где запасаются пищевые вещества. Средняя и задняя кишка длинные, уложены петлями. Анальное отверстие на вершине сосочка позади ноги в мантийном жёлобе.

Нервная система в виде **нервных тяжей**, организованных по плану строения в окологлоточное кольцо, парные латеральные и вентральные коннективы (илл. 390A). Многочисленные комиссуры соединяют контралатеральные коннективы. У нескольких видов выражены церебральные ганглии. Другие ганглии могут быть в буккальной и субрадулярной области. Простые органы осязания и химического чувства распределены по всему телу. Они сконцентрированы в **осфрадиях** в задней части мантийного жёлоба, в передних органах обоняния на чувствительных щупальцах, в субрадулярных органах и прежде всего в уникальных для животного царства органах **эстетах**, иннервируемых от латеральных тяжей (см. выше).

Кровеносная система открытая. Сердце лежит под VII и VIII пластинами в уплощённом **перикарде** (илл. 400). Оно состоит и трубковидного срединного желудочка и двух боковых предсердий. Желудочек спереди переходит в аорту, от которой ответвляются меньшие артерии. Гемолимфа далее течёт по лакунам и синусам к жабрам и оттуда снова к предсердиям. Гемолимфа составляет примерно 40% мягкого тела. В гемолимфе растворён **гемоцианин**; кроме того, пигменты содержатся в отдельных гранулах и в амёбоцитах.

Двуперистые **жабры** прикреплены к своду мантийного жёлоба (илл. 401); биение ресничек эпителия жабр и организует довольно сильный поток воды. Вода входит в мантийную полость спереди под слегка приподнятым перинотумом, течёт по мантийному жёлобу и снова выходит на заднем конце тела.

Экскреция осуществляется при просачивании жидкости сквозь стенку предсердий (там эпителий из подоцитов) в перикард, далее в его антеролатеральные карманы, от которых начинаются реноперикардиальные каналы к продольно вытянутым бо-

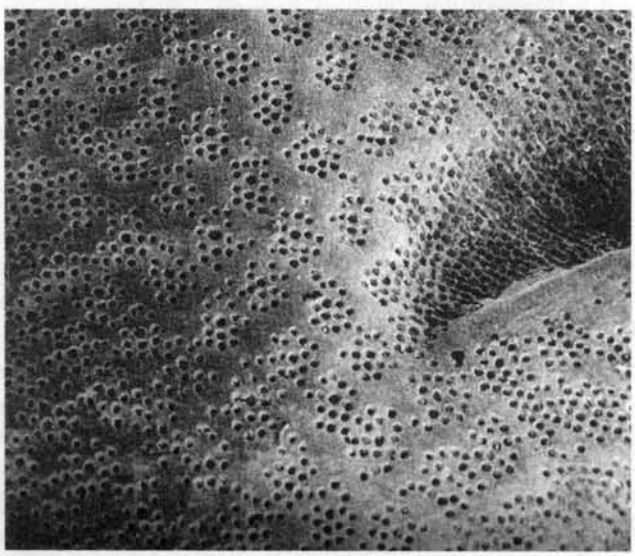


Илл. 401. *Lepidochitona cinerea* (Polyplacophora). Поперечный срез задней части тела.
Оригинал K.J. Götting, Гисен.

ковым почечным мешочкам. Выделительные отверстия в мантийном жёлобе слева и справа от ноги (илл. 400).

Размножение и развитие

Половая система проста. Известно несколько гермафродитных видов, но большинство раздельнополые. Исходно парные гонады слиты друг с другом в одну (за исключением *Nuttalochiton*), которая располагается ближе к спинной стороне, на уровне III–VI раковинных пластин. Парные **гонодукты** выводят гаметы из гонады наружу через правое и левое генитальные отверстия в мантийном жёлобе. Сперматозоиды обычно устроены просто («примитивный» тип), а ооциты окружены тремя оболочками, одна из которых (хорион) часто с шипами и выростами. У большинства видов наружное оплодотворение, но есть и яйцеживородящие виды. Есть хитоны, у которых яйца развиваются в мантийном жёлобе. Как правило, яйцо развивается свободно в воде до выхода свободноплавающей личинки трохофорного



Илл. 402. Polyplacophora. Поверхность пластины раковины (тегментум) с порами эстетов (чувствительных клеток).
Оригинал K. Markel, Бохум.

http://jurassic.ru/

типа. Дробление полное, спиральное и поначалу почти равномерное, с восьмиклеточной стадии бластомеры уже сильно различаются по величине.

**Lepidopleurus asellus* (Lepidopleurida), до 20 мм, в сублиторали Северного моря, чаще на раковинах двустворчатых моллюсков. **Lepidochitona cinerea* (Ischnochitonida) (илл. 399), 22 мм, самый обычный хитон побережий Северного моря, литораль, на раковинах двустворчатых моллюсков, на камнях и скалах. Выражены абанальные жабры и осфрадии. Ползает в поисках пищи не только ночью, но и днём. Самка откладывает примерно 1 300 яиц. Соотношение полов 1:1. — Многочисленные виды *Chiton* живут в тропических и субтропических морях. — *Cryptochiton stelleri* (Acanthochitonida), 40 см длиной, самый большой хитон в мире. Кожистый перинотум полностью обрастает раковинные пластины. Северная Пацифика. Объект физиологических опытов.

2. Conchifera, Раковинные

Эта группа охватывает всех тех моллюсков, у которых **раковина** закладывается как один цельный колпак. Правда, в некоторых таксонах в раннем онтогенезе раковина перегибается по средней линии на две створки (Bivalvia, илл. 453, некоторые Saccoglossa, илл. 430), превращается в трубку при срастании краёв мантий (Scaphopoda, илл. 464), становится внутренней и/или редуцируется (некоторые Gastropoda, Coleoida). Раковина защищает мягкое тело, служит местом прикрепления мускулатуры, у некоторых Bivalvia используется для сверления, у многих Cephalopoda служит как гидростатический орган. Нет кутикулы со спикулами.

В основном, раковина закладывается у личинки в области раковинной железы, где утолщённые эктодермальные клетки секретируют слой гликопротеидов, связанных с кальцием (конхин). Конфигурация этого участка покровов определяет положение центров кристаллизации $CaCO_3$ под органическим слоем. Сначала формируется **эмбриональная раковина (протоконх I)**, которая отличается и от растущей по её краям **личиночной раковины (протоконх II)**, и от взрослой раковины (телоконх). У некоторых видов протоконх позже отваливается, а образовавшееся отверстие затягивается кальцинированной пластиной. Рост взрослой раковины в ширину и первичный рост её в толщину идёт на мантийном крае (илл. 403). В основании наружной складки мантийного края находятся модифицированные железистые эпителиальные клетки, отделяющие конхин, защитный поверхностный слой раковины (роговой слой, или периостракум). Под ним клетками наружной стороны мантийного края откладываются соли кальция. В деталях эта структура неоднородна; исходной считается конструктивный тип из двух слоёв, наружного **пигментного** и внутреннего **перламутрового**.

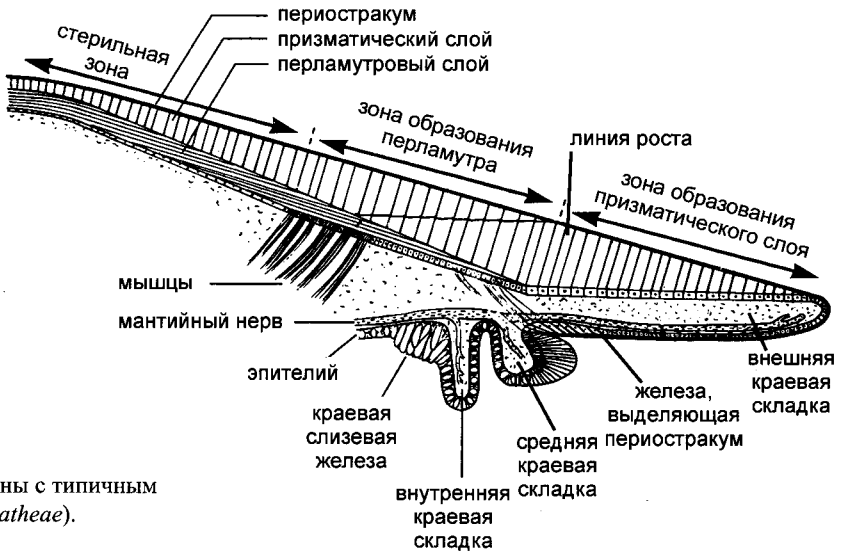
Кристаллы известкового кальция, как правило, создаются в конхиновых карманах. Перламутровая зона чаще всего образована несколькими слоями ромбических и псевдогексагональных арагонитовых пластиночек, примерно параллельных поверхности тела; именно их структура даёт переливающийся блеск. Строение перламутрового слоя более или менее единообразно у Monoplacophora, Gastropoda, Bivalvia и Nautiloidea, но отличается у Coleoidea. Если мантийный край не откладывает непосредственно ростовой материал на кромку раковины, экстрапаллиальное пространство между мантийным эпителием и раковиной с наружного края закрыто лентой секрета. Тем не менее, иногда в экстрапаллиальное пространство и мантийную ткань проникают паразиты вроде клещей или личинок трематод, что вызывает образование жемчужин. У определённых двустворчатых моллюсков эта защитная реакция используется человеком для выращивания жемчуга.

Рост раковины идёт по краю и обычно периодически, в результате чего появляются линии нарастания. Повреждения раковины могут залечиваться только тогда, когда подлежащий мантийный эпителий не нарушен или может быстро регенерировать.

Форма раковин у конхифер исключительно многообразна, однако в очень многих случаях можно показать связь строения раковины с образом жизни. Так, колпачковидная раковина многих брюхоногих связана с развитием широкой ноги, которая может надёжно прикрепляться к субстрату — а это даёт возможность, например, поселения в зоне прибоя. Тонкие башневидные раковины зарывающихся улиток часто имеют угловатые (ступенчатые) обороты — это предотвращает обратное скольжение раковины при выпячивании ноги. Есть роющие гастроподы и с округлой раковиной — у таких видов движение в осадке достигается с помощью охватывающих раковину больших выростов ноги, их форма и стабильность обеспечивается гидростатически. Шипы на раковине и особенно трубковидный сифональный вырост защищают против хищников (рыб). Рёбра, шипы, крючки и туберкулы предотвращают перекатывание моллюска течением или волнами. Типичная форма раковины двустворчатых моллюсков с более тупым и утолщённым передним краем облегчает зарывание в осадок, поскольку передний конец служит центром вращения при поворотах раковины за счёт чередующихся сокращений передних и задних ретракторов ноги. При этом рёбра и ламеллярные поверхностные структуры на створках замедляют обратное скольжение. У быстро ползающих или плавающих двустворчатых моллюсков раковина обычно лёгкая, укреплённая складками.

У многих Conchifera раковина имеет окраску и рисунок. Пигменты находятся под периостраком, в поверхностной зоне известкового слоя и поэтому у живого моллюска часто закрыты. Пигментный слой создаётся узкой полоской эпителия на мантийном крае. Если эти эпителиальные клетки работают постоянно, получается однородно окрашенная поверхность раковины или радиальные полосы. При периодической секреции эпителиальных клеток об-

http://jurassic.ru/



Илл. 403. Conchifera. Край мантии и раковины с типичным расположением слоёв (*Neopilina galatheae*).
По Lemche и Wingstrand (1959), из Götting (1974).

разуется радиальная пунктация, прерывистые или связанные концентрические полосы. На одной раковине могут сочетаться разные цветовые рисунки, они могут накладываться или следовать друг за другом. Иногда особи одной популяции могут различаться по цвету и рисунку (Prosobranchia; **цветовой полиморфизм** у *Cepaea*).

Голова часто снабжена **щупальцами**, **глазами** и **ротовыми лопастями** (только у Bivalvia голова вторично упрощена). В **ноге** имеется пара **статоцистов**. Вентральные коннективы связаны одной субректальной коннективой. Во всех группах Conchifera имеет место тенденция образования **ганглиев** и, у подвижных видов, концентрация главных ганглиев в голове.

2.1. Cyrtosoma, Циртосомы

Названием Cyrtosoma обозначаются конхиферы с цельной, более или менее конической раковиной и тенденцией к спирализации тела. Кишечный тракт образует U-образную петлю, отчего анус оказывается спереди, в близости головы. Monoplacophora не вполне отвечают этой характеристике и потому некоторыми авторами не причисляются к Cyrtosoma.

2.1.1. Monoplacophora, Моноплакофоры

Только 20 современных видов, живущих на мягких и твёрдых грунтах в Атлантическом, Тихом и Индийском океанах на глубинах примерно 170–6 500 м.

В ископаемом состоянии известны от кембрия до девона и потом в плейстоцене.

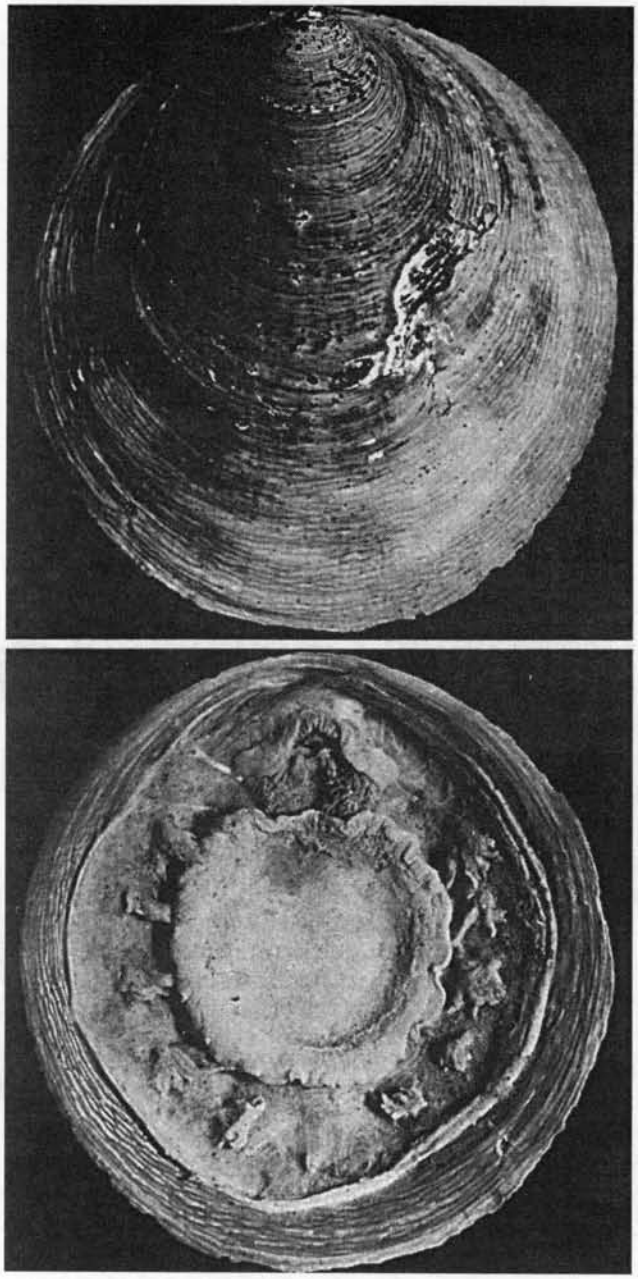
Строение

Раковина колпачковидная, 0,9–40 мм длиной, с направленной вперёд макушкой (илл. 404А). Восемью парами дорсовентральных мускулов раковина связана с широкой и плоской **ползательной ногой**. Последняя окружена **мантийным жёлобом** (илл. 404Б), в котором помещаются три–шесть пар жабр (**ктенидиев**). Лепестки жабр на дорсальной стороне рудиментарные. Спереди от ноги находится ротовое отверстие, окружённое губами. По бокам от рта удлинённые отростки (щупальца). Буккальный аппарат с **радулой** напоминает таковой Polyplacophora (и доколоссный тип Prosobranchia). Пищевод, снабжённый большими карманами (илл. 389Г), переходит в желудок. **Печень** парная, каждая разветвлённая доля открывается каналом в желудок слева и справа. Кроме того, в желудке имеется **кристаллический стебелёк**, несущий энзимы (как у Bivalvia, у некоторых Gastropoda и *Nautilus*). Далее кишка делает несколько петель и заканчивается анусом на маленькой терминальной папилле сзади в мантийном жёлобе.

Нервная система по плану строения состоит околоротового кольца с церебральными, буккальными и субрадулярными ганглиями, одной пары латеральных и одной пары вентральных тяжей (илл. 405).

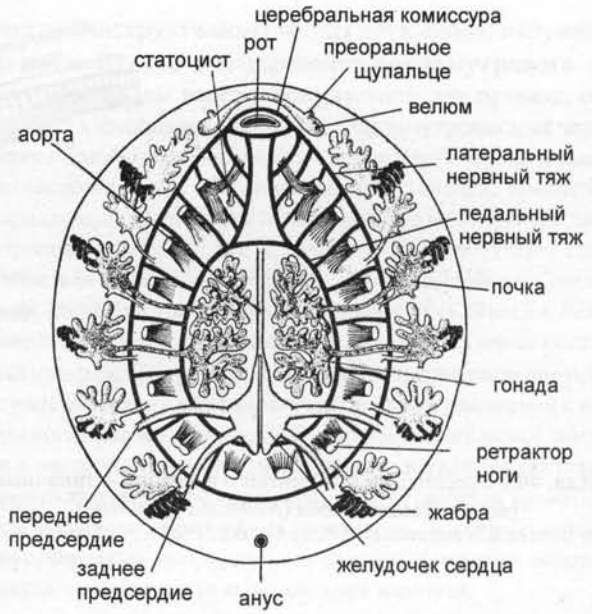
Организация моноплакофор характеризуется наличием множественных парных органов: **Перикард** парный. Каждая околосердечная сумка содержит один желудочек и два предсердия. Желудочки находятся по бокам от ректума, вперёд от каждого из них отходит по аорте, которые быстро сливаются в одну непарную переднюю аорту. Далее кровь по синусам и афферентным сосудам попадает к жабрам, а оттуда снова к предсердиям. Для **экскреции** служат несколько (у *Neopilina* пять, у *Vema* шесть, у *Mi-*

http://Jurassic.ru/



Илл. 404. *Neopilina galatheae* (Monoplacophora).
А — вид со спинной стороны, передняя сторона раковины сверху. Б — вид с брюшной стороны — ротовое поле, нога и мантийный жёлоб с жабрами. Из Lemche и Wingstrand (1959).

cropilina, по меньшей мере, три) пар **нефридиальных мешочков**, которые открываются в мантийном жёлобе, последняя пара отверстий у последней пары жабр (илл. 405). Средние пары нефридиев служат также для вывода гамет и потому являются «миксонефридиями» — они связаны с двумя–четырьмя парами гонад, залегающими вентрально от средней кишки.



Илл. 405. Monoplacophora (*Neopilina galatheae*). Схема внутренней организации.
Пищеварительная система опущена. По Lemche и Wingstrand (1959) и Salwini-Plawen (1981), с изменениями.

Размножение и развитие

Моноплакофоры в основном раздельнополые. Развитие лецитотрофное. *Micropilina arntzi*, длиной всего 0,9 мм, — гермафродит и заботится о потомстве: эмбрионы развиваются в мантийном жёлобе.

Neopilina galatheae (илл. 404), 37 мм, обнаружена в 1952 г. у западного побережья Центральной Америки на глубине 3 590 м; в 1957 г. признана как единственный современный вид Monoplacophora; видимо, эндемик своего района.

2.1.2. Gastropoda, Брюхоногие моллюски, Улитки

Всего около 38 000 видов — это самая большая группа моллюсков. В ископаемом состоянии известны с раннего кембрия. Живут в самых разных местообитаниях; морфологическое разнообразие очень высоко.

Строение

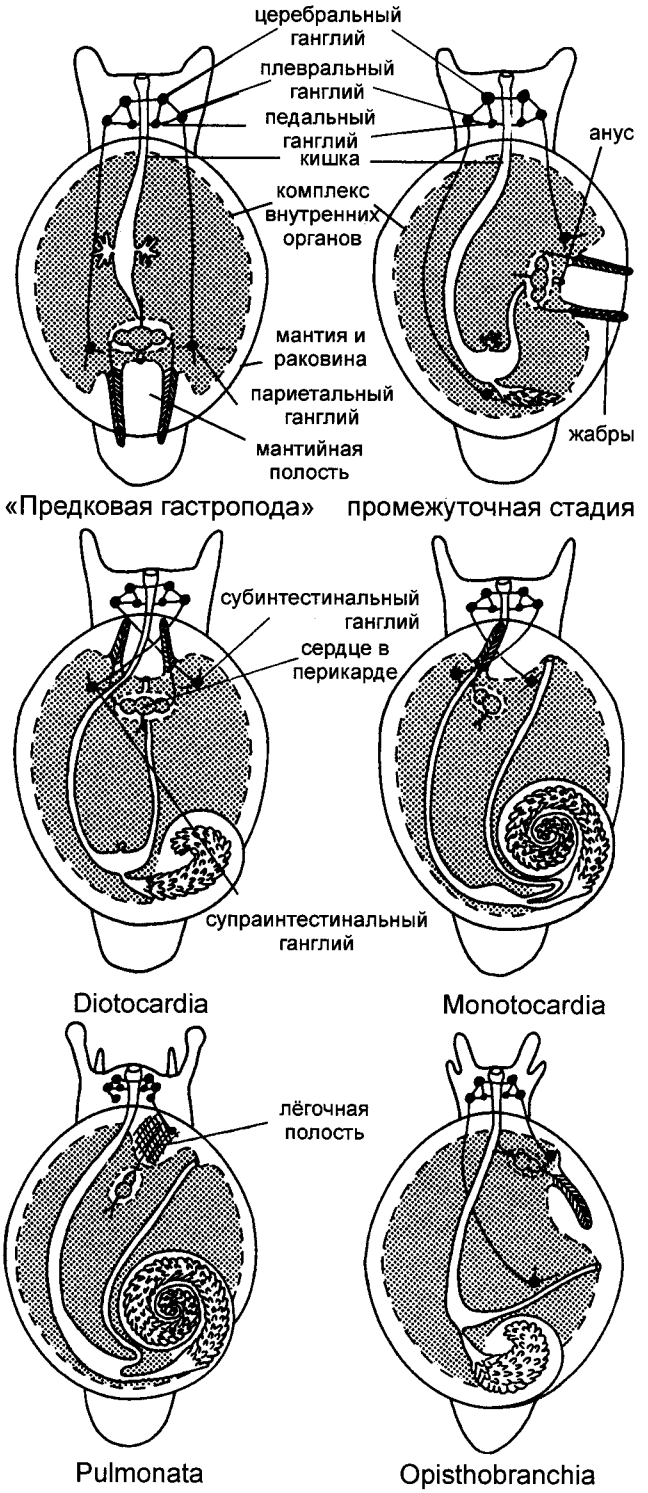
Самое сильное отличие от других мягкотелых состоит в глубокой асимметрии тела. Цефалоподий и висцеропаллий развиты примерно в равной степени; последний чаще всего спирально закручен (илл. 408). Секретируемая мантией раковина закручена соответствующим образом; однако, часто она имеет вид колпака или рога. Во многих группах независимо развивается тенденция к редукции раковины («голые улитки»).

http://jurassic.ru/

Спирализация **комплекса внутренностный мешок-мантия** проявляется уже у фоссильных (предковых?) форм, ещё сохранивших билатеральную симметрию. Асимметрия появилась в результате поворота висцеропаллия против часовой стрелки. Этот поворот (**торсион**) привёл к тому, что исходно позади расположенная мантийная полость вместе с паллиальными органами переместилась вперёд (илл. 406).

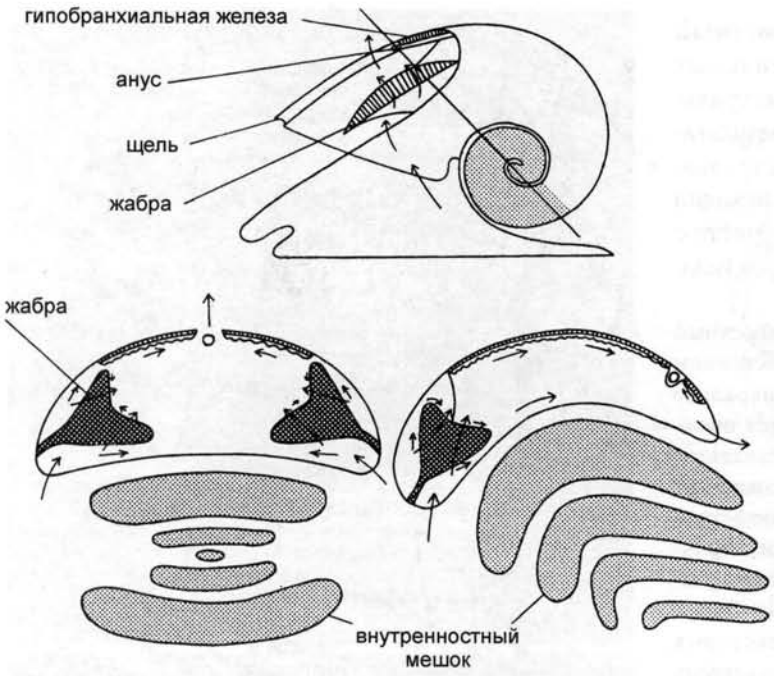
Спирализация позволила удлинить внутренностный мешок вместе печёночными выростами, где в основном происходит пищеварение. Если раковина планоспирально закручена, симметричная, то обороты становятся очень тонкими. Когда эти витки смещаются вбок, появляется макушка раковины (апекс); при этом раковина сохраняет принципиальную конструкцию свёрнутой конической трубки. Возможно, торсион является следствием асимметричной спирализации для обеспечения гидростатического равновесия между цефалоподием и висцеропаллием. Торсион можно наблюдать в раннем онтогенезе некоторых Prosobranchia: сокращение асимметрично выраженных мускулов-ретракторов у личинки велигера поворачивает внутренностный мешок с мантий примерно на 90° влево. Дальнейший вращение до 180° достигается за счёт аллометрического роста. Причины и преимущества торсиона для велигера остаются предметом дискуссий. Преимущество этого поворота для взрослых видится в том, что в результате торсиона важные для активной жизни механо- и хеморецепторы из исходно задней позиции перемещаются вперёд, ближе к голове, что облегчает прямой контакт с окружающим миром. Входящий в мантийную полость поток воды теперь омывает тело спереди. Это позволяет (у части гастропод с помощью трубковидного выроста мантийного края, сифона) забирать снаружи свежую воду и расширить горизонт восприятия внешней среды (морская гастропода нассариус *Nassarius reticulatus* воспринимает запах на удалении 0,5 см ниже по течению и на 30 см выше по течению). Самые древние гастроподы имеют ту проблему, что вместе с мантийной полостью вперёд перемещается анус, а собственные экскременты должны соответственно выливаться на голову. Такое положение исправляется тем, что анус смещается назад в мантийной щели или, у более продвинутых форм, небольшим обратным поворотом мантийной полости и раковины в обратном направлении направо — в результате анус отдаляется на некоторое расстояние от головы.

Следствия **торсиона**: (1) прежде всего, в результате поворота мантийной полости вперёд органы дыхания оказываются перед сердцем (переднежаберные, или Prosobranchia, лёгочные, или Pulmonata); вторичный обратный поворот мантийной полости помещает жабры позади сердца (заднежаберные, или Opisthobranchia). (2) Коннективы между плевральными и интестинальными ганглиями у Prosobranchia перекрещиваются (хиастоневрия, стрептоневрия); при обратном повороте мантийной полости (Opisthobranchia) или при укорочении этих коннектив (Pulmonata) перекрёст исчезает (эутиневрия) (илл. 406). (3) Исходно левые из парных органов редуцируются. У древних улиток (Archaeogastropoda) они



Илл. 406. Филогенетическое происхождение асимметричной организации современных гастропод путём поворота и спирального закручивания внутренностного мешка. Билатерально-симметричная «предковая гастропода» реконструирована по ископаемым остаткам; промежуточная стадия также гипотетическая. Из Götting (1974).

http://jurassic.ru/



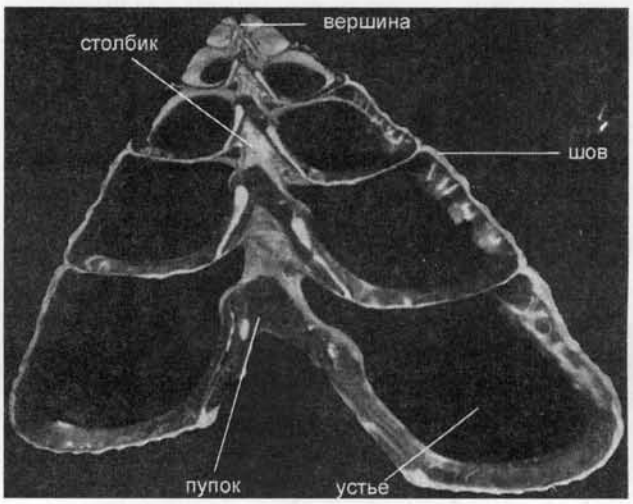
Илл. 407. Пространственные отношения мантийной полости и внутренностного мешка у (реконструированных) билатерально-симметричных предковых гастропод (А, Б) и современной асимметричной гастроподы (В). Б и В — срезы через мантийную полость и внутренностный мешок в плоскости, показанной линией на А. Вместе с редукцией правой жабры (В) изменяется направление потока воды в мантийной полости (стрелки). Сравнение срезов через внутренностный мешок Б и В показывает, что асимметричное искривление этой части тела позволяет увеличить его объём и соответственно создать большее пространство для печени и других органов. По Wilbur и Yonge (1964) с изменениями, из Götting (1974).

чаще всего меньше по размеру. В дальнейшей эволюции постторсионная правая жабра полностью исчезает вместе с осфрадием и гипобранхиальной железой. Утрата правой жабры ведёт к изменению направления потока воды через мантийную полость: ресничный эпителий левой, исходно двуперистой (бипектинатной) жабры, направляет поток входящей в мантийную полость воды к левой стороне, тогда с правой стороны эта вода выходит, увлекая с собой фекалии, экскреты, а часто и половые продукты.

Раковина Gastropoda, как правило, цельная, состоит из одного куска. Только у очень немногих представителей Saccoglossa раковина состоит из двух створок, как у бивальвий (*Berthelinia*) (илл. 430). Во многих группах имеет место тенденция редукции раковины. Это повышает подвижность животного, позволяя, например, проходить большее расстояние за короткое время (например, при поиске пищи у растительноядных наземных слизней) или давая возможность более эффективного преследования жертвы и её овладения у хищных форм.

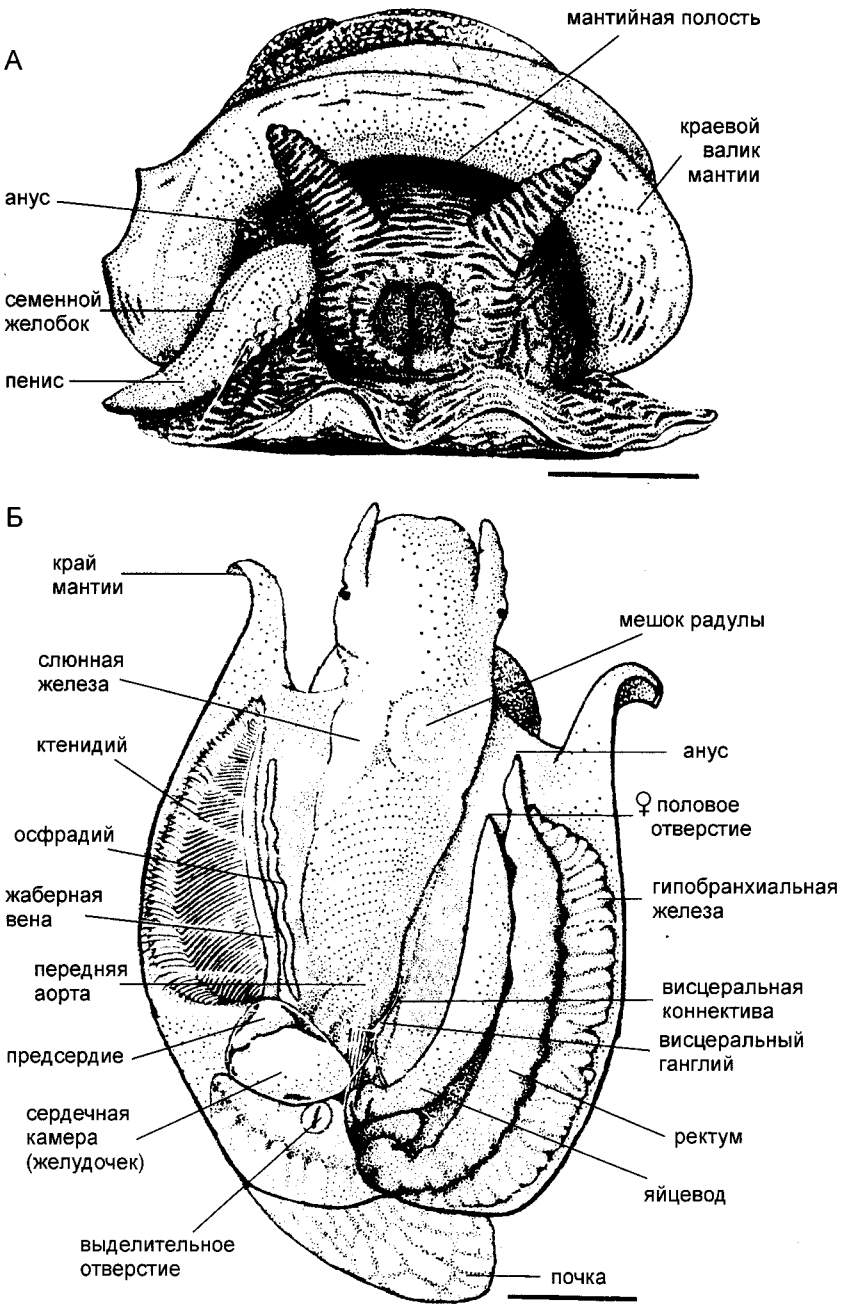
У большинства гастропод **раковина** закручена вправо (исключения: Triphoridae, Clausiliidae, *Physa*, *Ancylus*, *Planorbarius*). **Направление закручивания** детерминируется материнским генотипом. У немногих изученных в этом отношении видов «правозакрученность» доминирует над «левозакрученностью». При скрещивании гомозиготы по правозакрученности с гомозиготой по левозакрученности получается гетерозиготное потомство — оно правозакрученное, только если доминирующая аллель правозакрученности находится в яйце, а не в сперматозоиде. В поколении F_2 все особи, включая рецессивных гомозигот, правозакрученные. Только в поколении F_3 потомки правозакрученных рецессивно-гомозиготных улиток вновь левозакрученные. Смена направления закручивания ведёт к зеркально противоположному порядку размещения внутренних органов («улитковый король» у *Helix pomatia*).

У большинства Prosobranchia, а также у исходных Pulmonata и Opisthobranchia на задней части ноги имеется **крышечка**, состоящая их конхина и извести (илл. 420). Крышечка закрывает устье раковины



Илл. 408. Шлиф через раковину *Trochus stellatus* (Archaeogastropoda).
По мере того, как мягкое тело растёт, оно заполняет более новые и широкие обороты, тогда как кончик внутренностного мешка отступает из вершинных оборотов раковины. Самая старая макушечная часть раковины, уже необитаемая, полностью заполняется известью. Оригинал K.J. Götting, Гисен.

http://jurassic.ru/



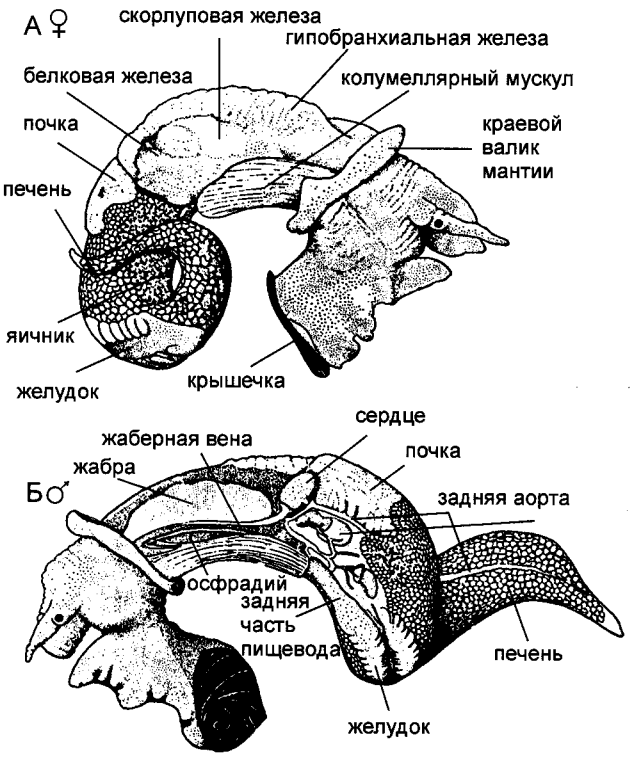
Илл. 409. Береговая улитка *Littorina littorea*.
А — самец, с открытым ртом, вид спереди. Масштаб 4 мм. Б — самка со вскрытой мантийной полостью, вид со спинной стороны. Масштаб 3 мм. По Fretter и Graham (1962), с изменениями.

после втягивания внутрь мягкого тела и таким образом защищает моллюска от врагов и от высыхания.

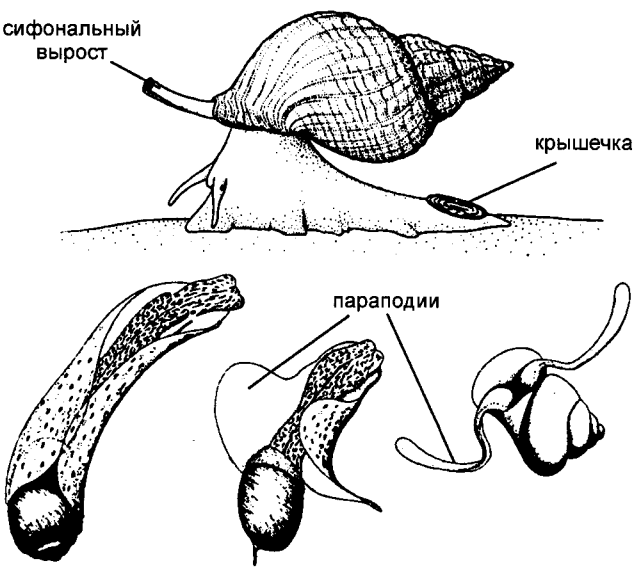
Мягкое тело связано с раковиной только **веретеновидным** или **колумеллярным мускулом**. Место прикрепления мускула к столбику раковины по мере роста животного перемещается в направлении к устью раковины. У многих гастропод тело по мере роста вытягивается из самых старых (и самых узких) оборотов. Эта нежилая часть раковины может за счёт отложения $CaCO_3$ сужаться или закрываться (илл. 408). У некоторых видов макушка полностью отваливается, а образовавшееся отверстие заделывается слоем извести (*Caecum*, *Rumina*).

Мелкие виды скользят с помощью ресничек; крупные виды обычно ползают на мышечной подошве ноги. **Нога** — гибкий орган разнообразного употребления (илл. 411). Нога используется не только для ползания и прикрепления, но и часто для плавания, а также для защиты от нападения, для очистки раковины, для схватывания и удержания жертвы, контакта с партнёром перед началом и во время копуляции, для формирования и откладки яйцевой капсулы. Необходимая подвижность и свобода движений ноги достигается тем, что в ней есть система наполненных жидкостью лакун, которые действуют как гидравлический антагонист мускулатуры. При

http://jurassic.ru/



Илл. 410. Береговая улитка *Littorina littorea*.
А — самка с правой стороны. Б — самец с левой стороны. Мантийная ткань полупрозрачная, поэтому различимо расположение внутренних органов. По Fretter и Graham (1962), с изменениями.



Илл. 411. Gastropoda, примеры строения ноги.
А — трубач (*Buccinum undatum*). Типичная ползательная нога. По подошве волнообразно пробегают мышечные сокращения, создающие плавное скольжение вперёд. Б, В — малый морской заяц (*Akera bullata*). Многофункциональная нога с обширными боковыми лопастями, которые при ползании складываются на спине (Б), а при плавании волнообразно взмахивают, как плавники (В). Г — «морская бабочка» (*Spiratella retroversa*). Нога как таковая редуцирована и сведена до двух длинных плавников (параподий), которые обеспечивают характерное качающееся движение в толще воды, одновременно с помощью ресничных полей собирая и подавая ко рту фитопланктон. По Yonge и Thompson (1976), с изменениями.

такой конструкции нога обходится без твёрдых опорных элементов. Продольная мускулатура ноги существенно усиливает прикрепительное действие подошвенной слизи за счёт поднятия свода и создания полости под средней частью ноги, как в присоске. Такая тонкая работа осуществляется группами мышц, которые, подобно колумеллярному мускулу, спускаются от спины к ноге, где веерообразно расходятся и ветвятся. Именно эти ножные ретракторы вызывают волнообразные сокращения подошвы ноги и движение моллюска.

Прямые и обратные волны сокращений уже упоминались. Наиболее распространены следующие типы: (1) При прямолинейном движении вперёд волны сокращений пробегают по всей ширине ноги сзади наперёд; (2) при прямолинейном попятном движении волны пробегают по всей ширине ноги спереди назад; (3) при поворотах волны идут сзади наперёд, но с правой и левой сторон они чередуются, это так называемый двуногий «шаг» (*Pomatias*). Среди других многочисленных модусов движения есть (4) двухфазный тип, при котором улитка сначала выдвигает вперёд голову и ногу, потом подтягивает раковину (например, *Conus*, *Cerithium*).

Ползание облегчается секретом многочисленных желёз. Физический характер слизи меняется за кратчайшее время (примерно 0,15 сек) от вязкого к жидкому. Волны сокращений проходят в жидкую фазу слизи, когда сопротивление меньше, чем при густой слизи во время прикрепления к субстрату. Слизь также участвует в фиксации на субстрате, часто используется как фильтр для сбора пищи, для образования и прикрепления яйцевой капсулы, или, например, для покрывания пузырьков воздуха и построения пенного плотика у *Janthina* (илл. 423).

Голова, как правило, чётко обособлена от остального тела. Но если соединение головы с ногой широкое, то нога с внутренностным мешком соединяется посредством узкого стебелька. Через стебелёк проходят колумеллярный и втяжные мускулы; стебелёк закручивается при повороте внутренностного мешка с мантией и раковиной относительно цефалоподия (илл. 406). Голова несёт одну или две пары **щупалец (рожек)**, которые выдвигаются как выпячивания стенки тела при повышении внутреннего давления и втягиваются продольным мускулом, как пальцы перчатки. Рядом со щупальцами, у их основания или на вершине щупалец находятся глаза (илл. 412).

Нервная система (илл. 390В–Д) устроена весьма многообразно. Основной комплект состоит из парных **церебральных**, **плевральных**, **педальных**, **буккальных** и **субрадулярных ганглиев**, а также непарного **висцерального ганглия**. К этому набору у Prosobranchia прибавляется одна пара интестинальных ганглиев, а у Pulmonata и Opisthobranchia вмес-

http://jurassic.ru/

то того одна пара **париетальных ганглиев** и другие, периферические ганглии (илл. 406). В результате торсиона интестинальные ганглии у Prosobranchia поменялись местами: исходно правый становится левым супраинтестинальным ганглием, а исходно левый — правым субинтестинальным. Укорочение плевро-интестинальных коннектив у Pulmonata возвращает интестинальные ганглии обратно в прежнюю позицию; хиастоневрия таким образом, устраняется. У Opisthobranchia перекрёст исчезает за счёт частичного обратного поворота внутренностного мешка (илл. 406). У брюхоногих моллюсков выражена генеральная тенденция концентрации главных ганглиев в окологлоточном кольце. Церебральные ганглии, в общем, регулируют активность ноги, сердца и дыхания; педальные ганглии управляют поступательными движениями и иннервируют пенис; висцеральные ганглии иннервируют кишечный тракт и жабры.

Архаичные черты обнаруживаются, прежде всего, в нервной системе Archaeogastropoda, но также и некоторых Mesogastropoda, у которых выражены нервные тяжи. Эти формы, а также некоторые примитивные Pulmonata и Opisthobranchia демонстрируют ясную **хиастоневрию** (илл. 406). Однако во многих группах нервная система модифицирована. Так, у многих Neogastropoda из-за укорочения плевро-интестинальных коннектив интестинальные ганглии возвращаются на исходные стороны тела. Тенденция к концентрации главных ганглиев в голове особенно сильно выражена у хищных видов, которые нуждаются в более продвинутой нервной системе; однако смещение главных ганглиев в голову имеет место и у высших Pulmonata. Напротив, у эндопаразитических улиток выраженные ганглии отсутствуют, хотя и закладываются в эмбриональном развитии.

Сенсорные органы Gastropoda достигают разной степени развития и совершенства. Рецепторные клетки поодиночке или группами расположены в эпителии или в субэпителиальной ткани, их особенно много на голове и её придатках (щупальцах). Среди преимущественно хеморецепторных органов выделяются **осфрадии** (органы Шпенгеля) у водных улиток. Эти органы, расположенные в мантийной полости между жабрами и краем мантии, контролируют поток воды, омывающий жабры. Исходно парные, осфрадии построены из мелких групп модифицированных клеток и иннервируются от интестинальных ганглиев. Вместе с уменьшением правой жабры редуцируется и правый осфрадий. В компенсацию, оставшийся левый осфрадий становится больше по размеру, у Neogastropoda он состоит из стержня с двумя рядами листочков, на которых имеются ресничные обручи. Осфрадии есть и у многих Opisthobranchia, но отсутствуют у высших Pulmonata.

Статоцисты обычно имеются. Они размещены в ноге рядом с педальными ганглиями и иннервируются от церебральных ганглиев. Свет воспринимается всей поверхностью тела; кроме того, у большинства улиток есть специфичные фоторецепторы очень разного уровня развития. Различные конструктивные типы глаз, обнаруживаются уже в пределах Prosobranchia, от простых глазных ямок (*Patella*), открытых пузыревидных глаз со стекловидным телом (*Haliotis*) (илл. 412) или с линзовидным телом (*Cantharidus*) до закрытых пузыревидных глаз со стекловидным телом и роговицей (*Trochus*) или со стекловидным телом, линзой и роговицей (*Fissurella graeca*). Похожая ситуация имеет место у Pulmonata. Линзовые глаза *Helix* (илл. 412) имеют разрешение 4,5°, то есть это весьма совершенные органы зрения. Глазные пузыри закладываются как впячивания эктодермы.

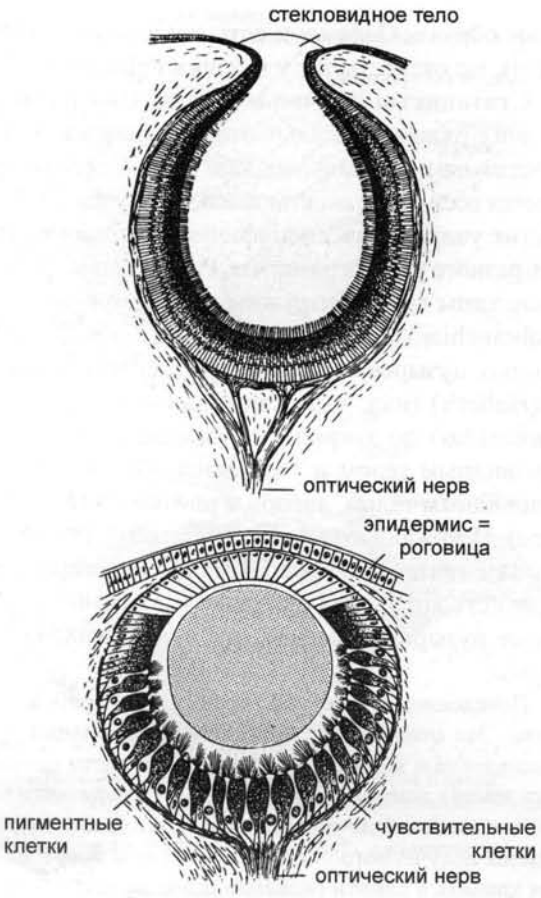
Поведением Gastropoda управляются церебральные ганглии. Это относится к движению, координации реакций нападения и защиты, хомингу (способности находить дорогу домой), поиску места зимовки, идентификации жертвы. Улитки способны учиться и изменять своё поведение на основе полученного опыта, который они могут долгое время хранить в памяти (*Achatina fulica* до четырёх месяцев).

Кишечный тракт (илл. 389Е) в результате торсиона преобразован таким образом, что кишка делает петлю, возвращается обратно и открывается анальным отверстием спереди на выходе из мантийной полости позади головы с правой стороны. Ротовое отверстие ведёт в эктодермальную буккальную полость, часто кутикуляризированную и снабжённую одной или двумя челюстями. В печёночных железах многочисленные ветвящиеся, слепо заканчивающиеся трубочки секретируют пищеварительные энзимы и расщепляют питательные вещества. Известковые клетки содержат запасы карбоната кальция для роста раковины и восстановления её повреждений, а также для регуляции pH в кишке.

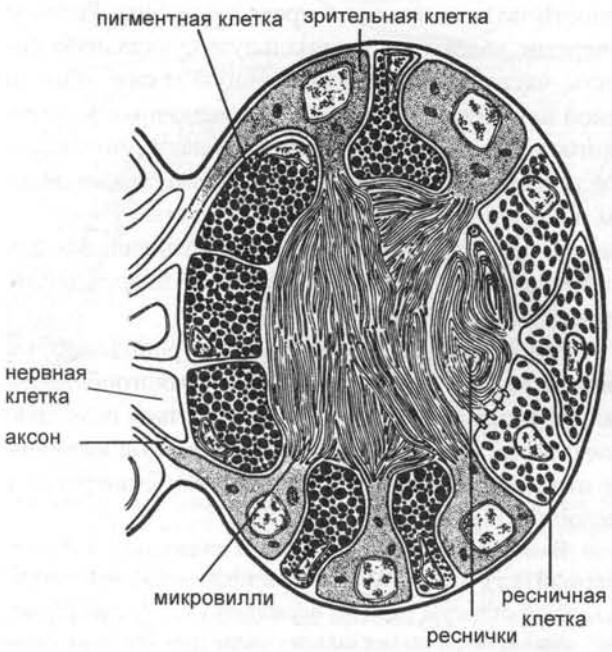
Многообразие занимаемых гастроподами биотопов в немалой степени связано с многообразием **радулярного аппарата** (илл. 414), с чьей помощью брюхоногие сумели освоить самые разные источники питания. В наибольшей мере это относится к Prosobranchia.

Важнейшие типы радулярного аппарата: (1) **Докоглоссный** (илл. 415Б): помимо срединного зуба слева и справа каждой стороны ряда по несколько (часто три) промежуточных зубов и по несколько (часто три) боковых пластинок. Срединные и промежуточные пластинки особенно твёрдые, поскольку содержат опал ($SiO_2 \times nH_2O$) и гетит ($\alpha FeO \times OH$); тип характерен для растительноядных мол-

http://jurassic.ru/



Илл. 412. Gastropoda, типы глаз.
А — открытый пузыревидный глаз со стекловидным телом (*Haliotis* sp.). Б — закрытый пузыревидный глаз с линзой, стекловидным телом и роговицей (*Helix pomatia*). По Hesse (1908), из Bullock и Horridge (1965).



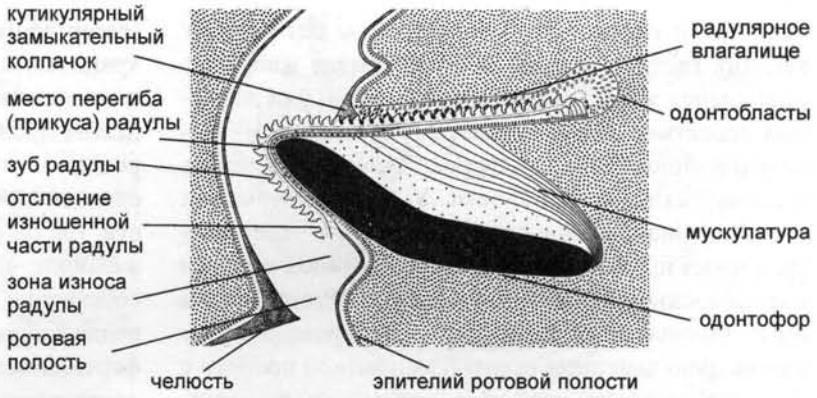
Илл. 413. Тонкое строение глаза брюхоногого моллюска *Fartulum orcutti* (Caecidae, Mesogastropoda).
Из Howard и Martin (1984).

люсков, которые часто специализированы к поеданию диатомей или известковых водорослей. Зубы самозатачивающиеся, однако, хрупкие и часто ломаются. (2) **Рипидоглоссный** тип (илл. 415А): мощный срединнный зуб (средняя пластина) и с каждой стороны по одной–десяти промежуточных пластинок и по несколько боковых пластинок; у видов, пасущихся на водорослях и водорослевых обрастаниях (*Gibbula*, *Monodonta*). (3) **Тениоглоссный** тип (илл. 415В) с каждой стороны от срединной пластины по одной промежуточной пластинке и по два боковых зуба. Этот тип имеет место почти у всех Mesogastropoda и по-разному специализирован у микрофагов, фильтраторов и хищников. (4) **Рахи-** или **стеноглоссный** тип (илл. 415Г): чаще всего одна срединная пластинка и с каждой стороны от неё по одной боковой пластинке; у хищных Neogastropoda. (5) **Токсоглоссный** тип (илл. 415Д,Е): радулярная мембрана редуцирована, есть немногочисленные стреловидные зубы, через которые, как через иглу шприца, в жертву изливается ядовитый секрет. Использованный зуб может через несколько секунд заменяться следующим зубом из резервной сумки. В составе секрета есть пептиды, которые блокируют ионные каналы в мембране аксонов жертв (полихеты, моллюски, рыбы) и тем вызывают паралич, остановку дыхания и прекращение биения сердца. Этот радулярный тип имеется у конусов (*Conus*) и родственных групп, из которых, по меньшей мере, три вида могут представлять смертельную опасность для человека. Радулы Pulmonata и Opisthobranchia существенно более однообразны, они построены из очень большого числа (до 100 000) одинаковых зубов. Для того чтобы найти в них различия, необходим точный структурный анализ с помощью растрового электронного микроскопа.

Различная конструкция радулы соответствует различиям в функционировании. Однако по основному плану строения радула может перемещаться вперёд и назад на опорном органе (**одонтофоре**) (илл. 414), на нём же перемещаться в боковых направлениях, а также высовываться изо рта и нажимать на подлежащий субстрат, счищая с него пищевой материал. При этом передние зубы стираются. Радула растёт из заднего радулярного мешка вперёд, в результате чего изношенные зубы заменяются новыми.

Сердце расположено позади мантийной полости и состоит из **желудочка** и одного или двух **предсердий**. У Archaeogastropoda два предсердия, у остальных гастропод правое предсердие редуцируется. **Передняя аорта** снабжает кровью голову, передние отделы кишечного тракта и мантию; **задняя аорта** — внутренностный мешок, особенно желудок, печень и гонады. Большая часть крови проходит по лакунам в почку, а оттуда к жабре. Сердце переднежаберных и заднежаберных гастропод прокачивает смешанную кровь, а сердце лёгочных улиток — артериальную, поскольку у них циркуляционная система более закрытая.

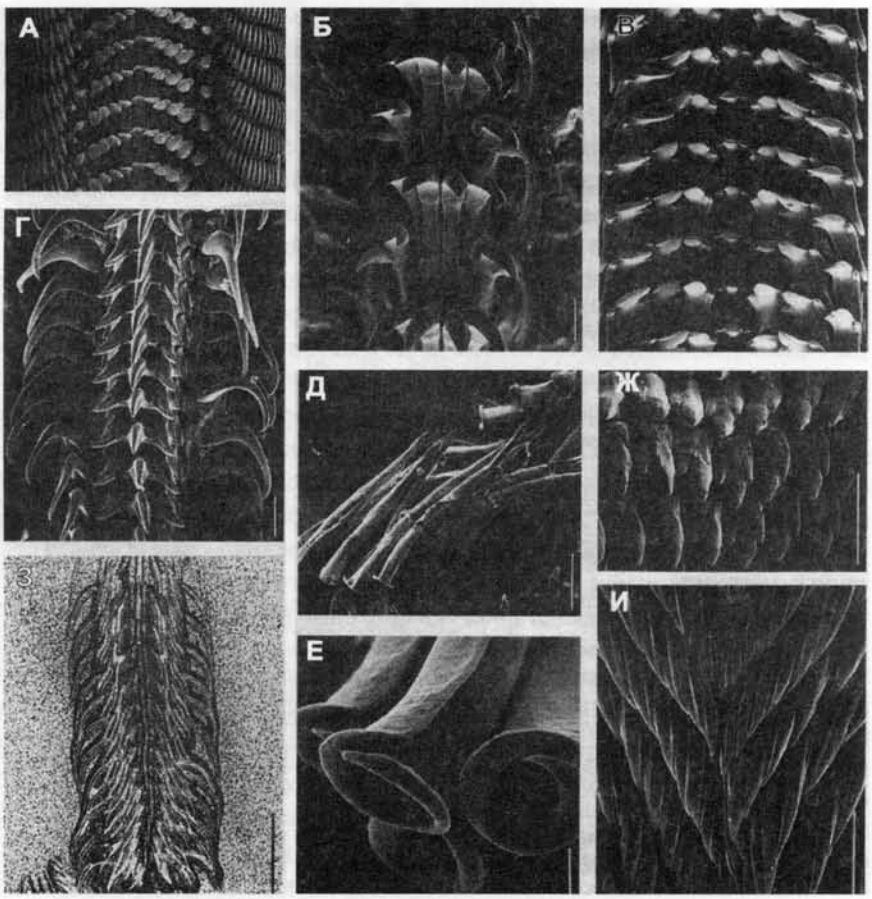
http://jurassic.ru/



Илл. 414. Радула.
Сагиттальный срез через ротовую полость прудовика *Lymnaea stagnalis*. В радулярном влагалище поперечные ряды клеток-одонтобластов создают поперечные ряды зубов, которые по мере роста постепенно смещаются ко рту. Поверх поддерживающего одонтофора лента радулы перегибается — здесь место прикуса; близлежащие мышцы двигают радулу и одонтофор. По Mackenstedt и Markel (1987).

Самое высокое кровяное давление в желудочке (у *Helix* систолическое давление 25 см H_2O против 6,5 см в предсердии); клапаны предотвращают обратный ход крови в предсердие. В перикарде внутреннее давление всегда ниже. У водных гастропод разность давлений делает возможной ультрафильтрацию первичной мочи из сердца в перикард. **Реноперикардиальный канал** ведёт из перикарда в почку. Исходно почек две, но правая почка у высших гастропод редуцируется. Оставшаяся почка открывается в мантийную полость, напрямую или посредством **уретры** (**мочевого пузыря**). У некоторых лёгочных улиток (*Helix*) уретра также принимает на себя функцию ультрафильтрации. Азотсодержащие экскреты либо выводятся с водой в качестве мочевой кислоты, либо изолируются в почках накопления. Поскольку продолжительность жизни у большинства улиток невелика, часто экскреты остаются в почках накопления на всю жизнь. Небольшое количество азота выходит непосредственно в воздух в виде аммиака. Объём выпускаемой воды сильно различается по видам: у *Haliotis* 0,2 мкл, у *Helix pomatia* 4,7 мкл в минуту на 1 г массы.

Органы дыхания исходно представлены одной парой двуперистых (бипектинатных) **ктенидиев** в мантийной полости. Помимо того, у многих видов имеет место газообмен через поверхность тела; мел-



Илл. 415. Типы радулы и след её работы.
А — *Diloma subrostrata* (Archaeogastropoda, Trochidae), рипидоглоссный. Масштаб 0,1 мм. Б — *Patella vulgata* (Archaeogastropoda, Patellidae), докоглоссный. Масштаб 0,1 мм. В — *Cypraea caputdraconis* (Mesogastropoda, Cypraeidae). Масштаб 0,2 мм. Г — *Concholepas concholepas* (Neogastropoda, Muricidae), стено-(рахи-)глоссный. Масштаб 0,1 мм. Д, Е — *Acuminia venosa* (Neogastropoda, Terebridae), токсоглоссный. Д — Отдельные зубы из глоточного мешка, острые концы направлены в сторону рта. Масштаб 0,1 мм. Е — основание пустотелых зубов, которые получаются при сворачивании пластин. Масштаб 20 мкм. Ж — *Aegopsis verticillus* (Pulmonata, Zonitidae), изодонтный. Центральная часть типичной радулы наземной растительноядной улитки. Масштаб 0,1 мм. З — *Littorina littorea* (Mesogastropoda, Littorinidae), тениоглоссная. След работы радулы. Масштаб 0,4 мм. И — *Daudebardia rufa* (Pulmonata, Daudebardiidae), изодонтный. Центральная часть типичной радулы хищной наземной улитки с серповидными зубами. А–Ж, И — оригиналы: K.J. Götting, Гисен. З — оригинал K. Markel, Бохум.

http://jurassic.ru/

кие улитки нередко обходятся вообще без жабр. У высших гастропод редуцируется правая жабра; на оставшейся жабре выражен только один ряд жаберных лепестков (монопектинатный ктенидий) — тогда ось жабры свободной стороной может прирастать к стенке мантийной полости. У амфибиотических Prosobranchia дыхание осуществляется и через жабру, и через правую часть стенки мантийной полости с кровеносными сосудами. У наземных Prosobranchia и у Pulmonata жабра полностью редуцирована и функционально замещена стенкой мантийной полости с разветвлённой системой кровеносных сосудов (**лёгкое**).

От исходно **парных гонад** остаётся только один правый (после торсиона) зачаток, встроенный в печень. Гаметы выводятся через оставшуюся правую (после торсиона) почку, дополнительные паллиальный и цефалоподиальный каналы. Большинство Prosobranchia **раздельнополы**, а Pulmonata и Opisthobranchia **гермафродиты**. У самцов Prosobranchia семенник составлен из отдельных мешочков, как гроздь. У некоторых примитивных Archaeogastropoda сперма выходит в воду через ещё остающуюся правую почку; оплодотворение наружное. У высших переднежаберных семенник соединён с гонодуктом (vas deferens, семяпровод), который часто снабжён расширением (семенной пузырёк), железами и часто заканчивается пенисом. Последний находится на правой стороне головы и иннервируется от педального ганглия — таким образом, пенис развивается из участка зачатка ноги. У некоторых переднежаберных (*Viviparus*) копулятивный орган развивается из одного головного щупальца. У высших переднежаберных сперма переносится в виде сперматофоров, а оплодотворение внутреннее. У многих Prosobranchia, помимо типичных гаплоидных эупиренных сперматозоидов, известны атипичные сперматозоиды с отклоняющимся количеством ДНК и неспособные к оплодотворению. Их значение неизвестно.

Женская половая система Archaeogastropoda напоминает мужскую систему у самцов, тогда как у высших Prosobranchia женские половые органы сильно усложнены в связи с внутренним оплодотворением. Чаще всего, как и у самцов, имеет место соединение полового пути с околосердечной сумкой (**гоноперикардиальный** канал). Женские половые пути снабжены придаточными железами: белковыми железами, поставляющие питательные материалы для яйцеклеток; скорлуповыми железами для образования яйцевых оболочек. Сперматофор партнёра проталкивается в копуляционную сумку (**bursa copulatrix**), где стенки сперматофора растворяются, и сперматозоиды освобождаются. Кроме того, к женской половой системе добавляются семяприёмники (**receptacula seminis**), где полученная чужая сперма хранится, пока собственные ооциты созревают для оплодотворения. **Яйцевод** составлен из разных отделов, происходящих от стенки гонады, от редуцированной почки, от стенки мантии. В наибольшей степени яйцевод дифференцирован в дистальной части, где он расходится на параллельные каналы или жёлобки: вагинальный канал для приёма пениса и собственно яйцевыводящий канал. У некоторых переднежаберных, особенно у Neogastropoda, помимо фертильных яйцеклеток, способных к развитию, в превосходящем количестве продуцируются стерильные клетки, служащие в основном для питания развивающихся яиц (**питательные яйца**).

Размножение и развитие

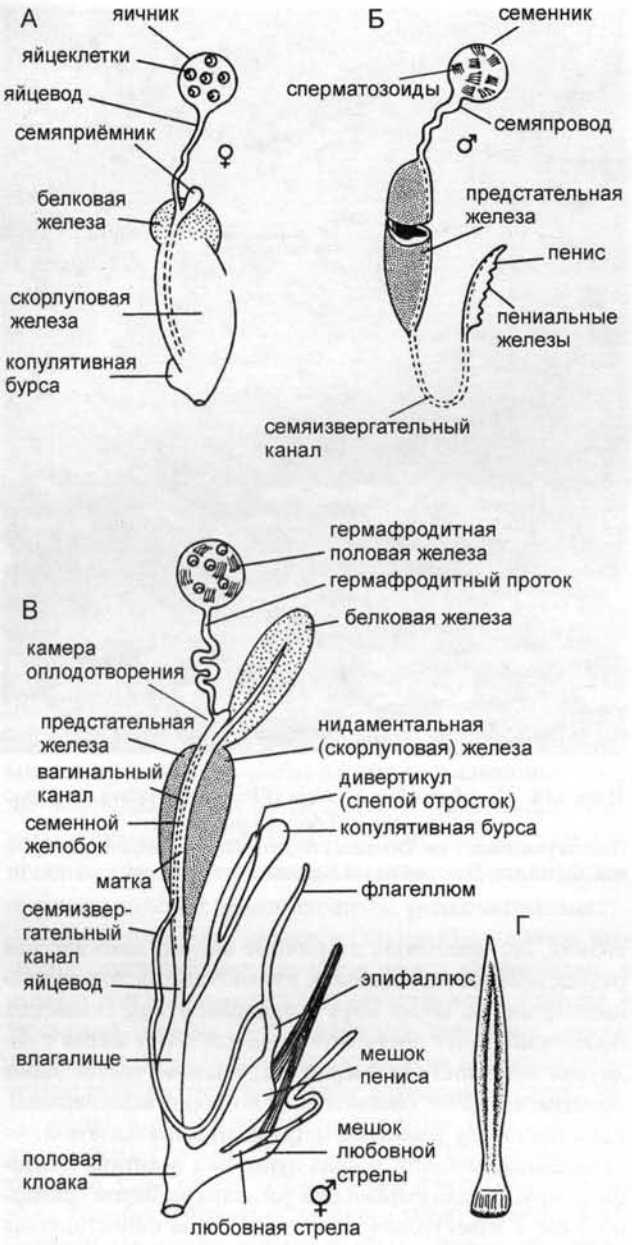
Гермафродитизм и партеногенез среди Prosobranchia редки. Есть примеры заботы о потомстве: яйца и ювенильные особи временно развиваются в мантийной полости, под ногой, в районе пупочного отверстия раковины, в спиральных бороздах раковины или на построенном моллюском поплавке.

У гермафродитных Pulmonata и Opisthobranchia половая система очень сложна в результате сочетания мужской и женской частей в одном организме (илл. 416В). Гаметы производятся в долях **гермафродитной половой железы** (**овотестис**). Эти гермафродиты чаще протерандрические, поэтому самооплодотворения, как правило, не бывает. Виды, лишённые пениса (слизни Arionidae), при копуляции прижимаются друг к другу генитальными атриумами. У многих видов, хотя они и гермафродитные, из двух особей-партнёров во время копуляции одна играет роль самца, другая самки; однако у других гермафродитных видов во время копуляции происходит одновременное перекрёстное оплодотворение (*Helix*). У многих семейств Stylommatophora в дистальном отделе половой системы образуется известковая «**любовная стрела**» (*Helix*) (илл. 416Г), которая перед копуляцией вонзается в ногу партнёра и тем стимулирует его к продолжению любовной игры.

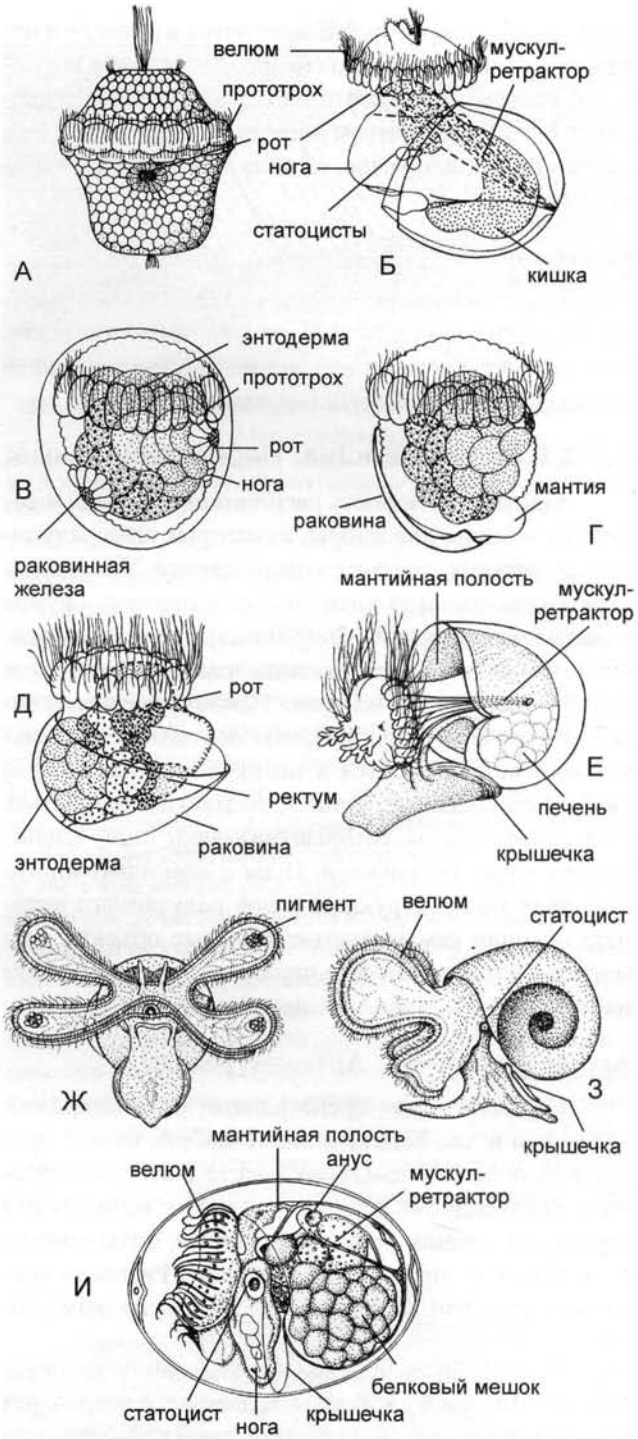
Самые маленькие яйца около 0,6 мм длиной и 10 мкм толщиной откладывает *Vallonia*, а самые большие, достигающие в длину 51 мм и в поперечнике 35 мм — *Strophocheilus*.

Содержание желтка в ооците сказывается на ходе последующего **эмбриогенеза**. У морских видов самая первая трохофороподобная личинка называется **превелигер** (илл. 417А); она отличается от аннелидной трохофоры ранней закладкой статоцистов, радулярного кармана, ноги и раковины. Превелигер выходит из яйца у многих Archaeogastropoda. У большинства других Gastropoda эмбрион на стадии превелигера остаётся в яйце, питаясь белковой жидко-

http://jurassic.ru/



Илл. 416. Gastropoda, половая система.
А, Б — женская и мужская половая системы раздельнополого вида *Littorina littorea* (Prosobranchia). В — гермафродитный вид (Stylommatophora). Половая система необычно сложна и потому является источником важных таксономических признаков. Здесь представлена только базисная схема. Г — любовная стрела *Cepaea nemoralis* (Stylommatophora), около 9 мм длиной, характерная для Helicidae, у которых при копуляции она вонзается в ногу партнёра. По разным авторам, с изменениями.



Илл. 417. Gastropoda, формы личинок.
А — превелигер (трохофора — *ред.*). Б — велигер с кольцевым велярным аппаратом. *Patella vulgata* (Archaeogastropoda). В–Е — *Haliotis tuberculata* (Archaeogastropoda): велигер в яйце перед вылуплением (0,13 мм в диаметре) (В); немного более старший велигер, примерно 16-й час после оплодотворения (Г); велигер примерно 19-й час после оплодотворения (0,17 мм в диаметре) (Д); педивелигер при переходе к донной жизни (возраст 4,5 суток, 0,3 мм в диаметре), мантийная полость повёрнута на правую сторону примерно на 90° (Е); педивелигер с полностью развитыми велярными лопастями (1,6 мм). Ж — *Nassarius incrassatus* (Neogastropoda). З — педивелигер (1,4 мм в диаметре) *Nassarius reticulatus* (И). И — готовая к вылуплению личинка *Siphonaria japonica* (Basommatophora) в яйцевой оболочке (И). А — по Smith (1935), Б–Е — по Crofts (1929, 1955); по Ж–З — по Fretter и Graham (1962), И — по Abe (1940).

стью, питательными яйцами или отстающими в развитии эмбрионами. За превелигером или соответствующей стадией эмбриона следует велигер (илл. 417Б–Д), который характеризуется лопастными ресничными выростами (парус), с помощью которых личинка плавает. Велигер затем переходит в стадию великонхи с зачаточной раковиной (протоконхом) и далее в стадию педивелигера с увеличенной ногой (илл.

http://jurassic.ru/

417E–3). Педивелигер увеличивается в размере и переходит от плавания к ползанию, постепенно вырастая и принимая взрослый вид. У многих Prosobranchia с богатыми желтком яйцами и почти у всех Pulmonata развитие прямое, из яйца выходит уже ползающая стадия.

Систематика

В настоящее время система Gastropoda меняется. Поскольку полной ясности филогенетических отношений пока нет, здесь приведена традиционная система с очень небольшими изменениями.

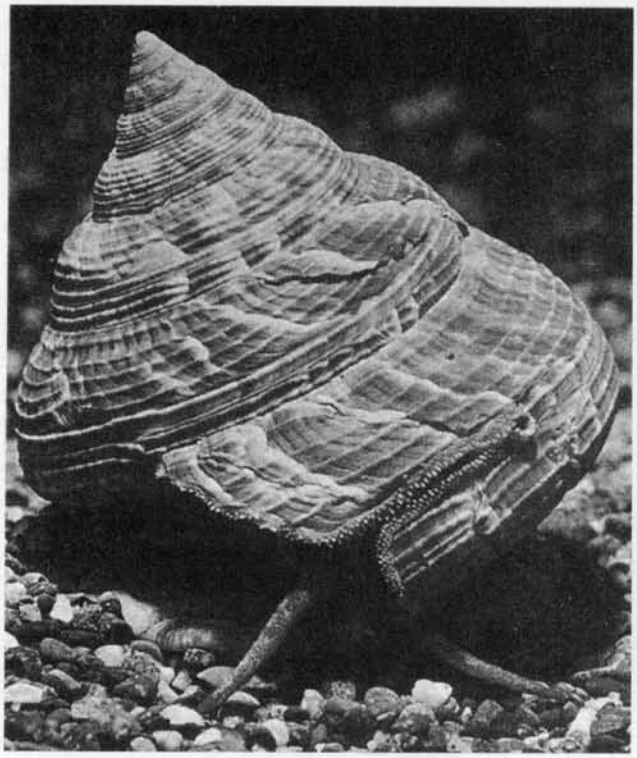
2.1.2.1. Prosobranchia, Переднежаберные

Мантийная полость расположена спереди и содержит исходно две жабры, из которых одна редуцируется; нервная система с хиастоневрией. У большинства видов имеется раковина и крышечка. Группа охватывает примерно 20 000 современных видов, обитающих преимущественно в море, но также в пресных водоёмах и на суше. Наибольшее число видов приурочено к прибрежным морским мелководьям; многие зарываются в песок и ил. В основном свободноподвижные, однако, во многих семействах есть сидячие виды, которые добывают пищу фильтрацией воды. Подвижные виды с помощью многообразных по конструкции типов радулярного аппарата освоили самые разные пищевые объекты. Немногие переднежаберные паразитируют, в основном на иглокожих и двустворчатых моллюсках.

Archaeogastropoda, Археогастроподы

Сердце с двумя предсердиями (**диотокардия**); две почки и две бипектинатные жабры, из них правая может быть уменьшена вместе с соответствующим предсердием; нервная система с педальными нервными тяжами; растительноядные, большинство с рипидо- или докоглоссной радулой. Раковина колпачковидная или коническая, с перламутровым слоем.

Haliotis spp., морское ушко (Haliotidae), до 30 см, раковина спиральная и низкая, на последнем обороте ряд сквозных отверстий, без крышечки; две жабры, два предсердия, две почки; морские, распространены по всему миру. Ценный пищевой продукт. — **Gibbula cineraria*, пепельного цвета, волчок (Trochidae); одна жабра, но два предсердия, две неравные почки, рипидоглоссная радула; на скалистом побережье Гельголанда. — *Mikadotrochus* spp., улитка миллионеров (поскольку ранее попадала коллекционерам крайне редко и потому очень дорого ценилась) (Pleurotomariidae) (илл. 418); коническая раковина с продольной щелью на последнем обороте; парные двуперистые жабры, из которых правая меньше; с роговой крышечкой; на глубинах более 400 м у берегов Японии. — *Patella* spp., блюдечки (Patellidae) (илл. 419); раковина колпачковидная, без крышечки; вторичные жабры; докоглоссная радула; левая почка маленькая, правая большая; только одно предсердие; по всему миру в прибойной зоне скалистых побережий; ведут достаточно оседлый образ жизни с радиусом активности примерно 1 м; раковина растёт таким образом, что точно соответствует по форме всем неровностям места, где животное останавливается на покой. — **Theodoxus fluviatilis*, речная лунка или неритина (Neritidae); округлая или шаровидная раковина размером примерно 1 см, с известковой крышечкой; одна бипектинатная жабра, с единственной левой почкой; живёт на водорослевых обрастаниях и губках в реках и озёрах; откладывает яйцевые капсулы размером примерно 1 мм, где может быть до 90 яиц, из которых развивается только одно, а остальные питательные. — Родственные наземные Helicinidae (тропические) имеют многочисленные конвергенции с Pulmonata.

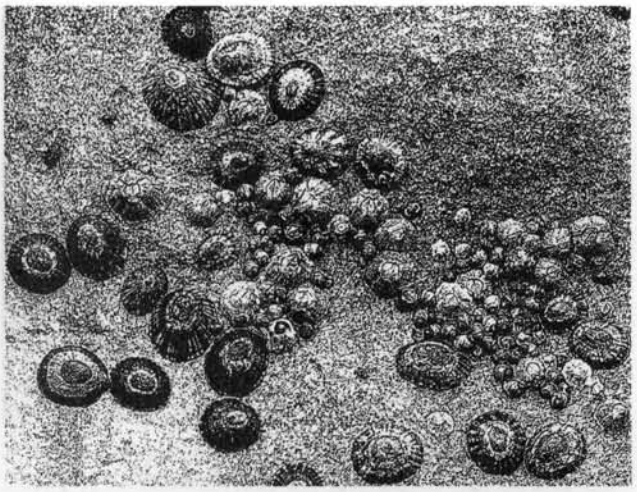


Илл. 418. *Micadotrochus beyrichi* (Pleurotomariidae), с щелью на последнем обороте раковины.
Высота раковины 8 см. Обитает у берегов Японии на больших глубинах. Оригинал, Национальный Научный Музей, Токио.

Mesogastropoda, Мезогастроподы

Большинство со спиральной правозакрученной, реже колпачковидной раковиной или даже полностью редуцированной раковиной; имеется крышечка, иногда обызвествлённая. У продвинутых групп устьевой край раковины с сифональным каналом. Голова с хоботком и щупальцами, у основания которых глаза. Мантийная полость асимметричная, с одной монопектинатной жаброй, чьи реснички своим биением создают дыхательный поток воды через

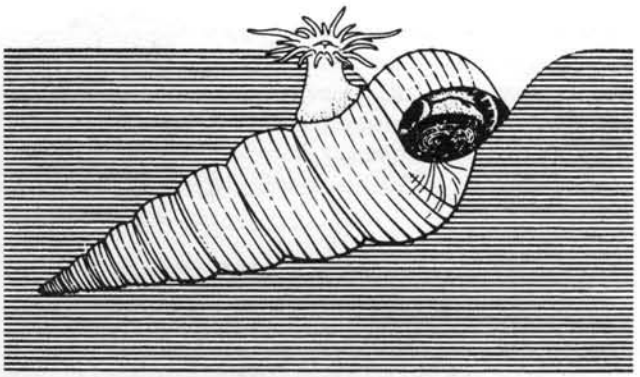
http://jurassic.ru/



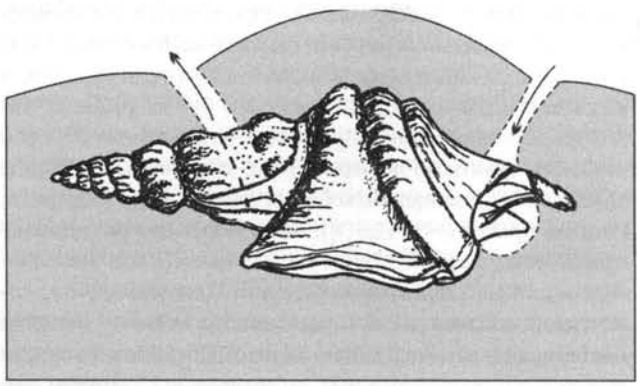
Илл. 419. Блюдечки — особи *Patella* (Patellidae) на скалистой литорали, вместе с морскими желудями (балянидами) и видами *Littorina* (Prosobranchia).
Блюдечки имеют свои места покоя, где рельеф поверхности скалы соответствует краям раковины; моллюск покидает место покоя для кормёжки, но потом обязательно возвращается (хоминг). Оригинал W. Westheide, Оснабрюк.

мантийную полость слева направо, омывающий также осфрадий. Одно предсердие и одна почка. Преимущественно растительноядные, радула тениоглоссная. Самцы с невтяжным пенисом. Большинство морские, меньше пресноводных, редко наземные.

**Viviparus* spp., лужанки (Viviparidae); правое щупальце самца функционирует как пенис; живородящие; в стоячих или медленнотекущих пресных водах Средней и Восточной Европы. — **Littorina* spp., береговые улитки, литторины (Littorinidae); четыре вида на немецком побережье; глаза на отростках рядом с головными щупальцами; жабры частично редуцированы; пенис большой, позади правого щупальца: **L. littorea* (илл. 419), раковина высотой до 3 см, самый обычный вид приливно-отливной зоны южного побережья Северного моря; питается водорослями и морскими желудями; яйца в студенистой массе шляповидной формы, плавающей в планктоне. — **L. saxatilis*, раковина до 12 мм, на супралиторали до высоты 2 м над верхней линией прилива, яйцеживородящая. — **L. mariae*, шаровидная раковина размером 10 мм, макушка совершенно плоская; пенис с длинным кончиком и рядом желёз, на крупных водорослях верхней эулиторали. — **L. obtusata*, похожа на предыдущий вид, размер 17 мм, с низкой макушкой, пенис с коротким кончиком и двумя–тремя рядами желёз; на нижней эулиторали. Оба вида прикрепляют студенистые кладки яиц на водоросли. — **Hydrobia ulvae*, гидробия (Hydrobiidae), размер до 6 мм, раковина яйцевидно-коническая; живёт плотными поселениями на песке и иле морских побережий, питается мелкими водорослями. — **Turritella communis*, туррителла обыкновенная (Turritellidae) (илл. 420); тонкая башенковидная раковина; зарывается в ил, так, что только устье немного высовывается наружу; отфильтровывает органические частицы из придонного слоя воды; Северное море, Восточная Атлантика, Средиземное море. — *Vermetus* spp., верметус (Vermetidae); прикреплённая к субстрату раковина в виде неправильно изогнутой трубки с разведёнными друг от друга оборотами; добывают питание фильтрацией и выпуском клейких слизевых нитей; тёплые моря. — **Aporrhais pespelekani*, пеликанья нога (Aporrhaidae) (илл. 421); устьевой край раковины с пятью пальцевидными отростками; почти не перемещается; питается за счёт фильтрации; Северное море, Атлантика. — *Strombus gigas*, большой стромбус (Strombidae); тяжёлая раковина размером до 35 см, с крыловидно расширенным краем устья; длинная острая крышечка используется как оружие защиты (по-немецки этот вид называется Große Fechterschnecke — большой фехтовальщик); питается растениями и детритом; при размножении производит шнуры до 2 м длиной, в которых может содержаться 460 000 яиц; на коралловом песке Карибского моря. — **Crepidula fornicata*, крепидула (Crepidulidae); башмаковидная раковина до 5 см в размере; занесена в европейские моря с восточного побережья Северной Америки с друзьями устриц; как фильтратор является пищевым конкурентом устриц; гермафродит, пол меняет-

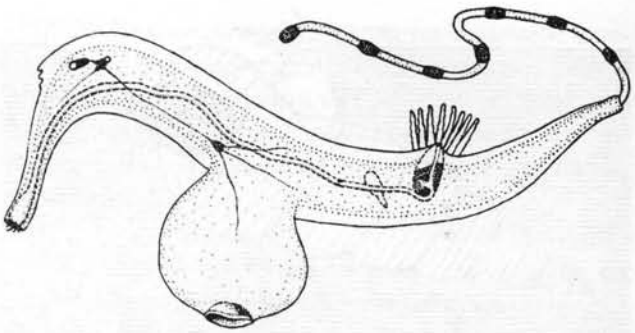


Илл. 420. *Turritella communis* с башенковидной раковиной (Mesogastropoda).
В типичной позиции моллюск погружён в ил и занимается фильтрацией; на раковине актиния. Длина раковины примерно 4 см. Из Ankel (1971).



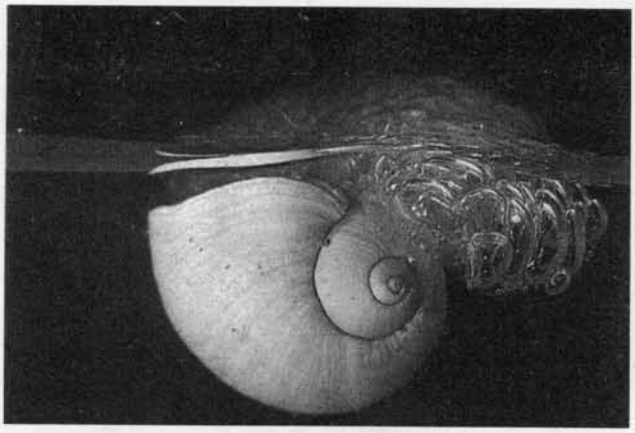
Илл. 421. *Aporrhais pespelekani*, пеликанья нога (Mesogastropoda).
Моллюск фильтрует воду, зарывшись в грунт. Стрелки показывают направление потоков воды. По Yonge и Thompson (1976), с изменениями.

http://jurassic.ru/



Илл. 422. *Pterotrachea* sp. (Mesogastropoda).
Пелагическая гастропода с длинным (до 30 см) цилиндрическим прозрачным телом. Раковина и мантия полностью редуцированы; на брюшной стороне листовидный плавник, у самцов на этом плавнике присоска. Обитает в тёплых морях, в подповерхностном стометровом слое воды; плавает, перевернувшись плавником вверх. Питается гребневиками, сальпами, пелагическими амфиподами и более мелкими пелагическими гастроподами. По Ankel (1962), с изменениями.

ся по мере роста: большие особи самки. — *Cypraea* spp., каури (Cypraeidae); многочисленные виды с яйцевидной раковиной, где последний оборот целиком или почти полностью заключает в себе предыдущие обороты; охватывающие раковину мантийные лопасти создают гладкую эмалевую поверхность раковину; устье щелевидное, со складчатыми или зубчатыми краями; некоторые виды когда-то использовались в качестве платёжного средства; распространены в основном на коралловых рифах Индо-Пацифики. — *Atlanta* spp. (Atlantidae); пелагические улитки с тонкой спирально закрученной раковиной до 13 мм в диаметре; передняя часть ноги с большой присоской для удержания на растениях и животных; плавают в тёплых морях, ориентация ногой вверх. — *Pterotrachea* spp. (Pterotracheidae) (илл. 422); раковина полностью редуцирована, тело до 30 см длиной, нога превращена в плавник; в планктоне тёплых морей. — **Lunatia nitida*, блестящая или сверлящая улитка (Naticidae); живёт в мягком грунте, в который зарывается с помощью плугообразной передней части ноги в поиске небольших двустворчатых моллюсков, чью раковину улитка просверливает с помощью радулы и специального секрета; в образовавшееся отверстие запускается хоботок для поедания жертвы; самка создаёт в течение года примерно 19 яйцекладок в виде колец из слизи и ила, в каждом кольце около 8 000 яиц. — *Tonna galea*, тонна (Tonnidae); тонкостенная раковина размером до 25 см, с коротким завитком, без крышечки; хищная, рот на конце далеко вытягивающегося хоботка; слюна кислая (содержит, помимо прочего, 4% H_2SO_4), она служит для разрушения известковых частей двустворчатых моллюсков и иглокожих, и для обездвиживания жертвы; Индо-Пацифика, Атлантика, западная часть Средиземного моря. — *Janthina janthina*, янтина (Janthinidae) (илл. 423); строит плотик из пузырей воздуха, склеенных затвердевающей слизью, выделяемой ногой; путешествует на плотике и к нему же прикрепляет яйцевую кладку; молодые улитки пасутся на *Velella*, а взрослые питаются другими планктонными организмами; в тёплых морях. — *Entoconcha* spp. улитки, паразитирующие в голотуриях; тело мешковидное, его строение сильно изменено; раковина и часть внутренних органов полностью редуцировались; карликовые самцы живут в мантийной полости самки, куда они проникают на стадии ресничной личинки из пищевода хозяина через канал, открытый только у молодой самки; Средиземное море, Атлантический и Тихий океаны.



Илл. 423. *Janthina janthina*, янтина (Mesogastropoda).
Раковина размером 4 см. Дрейфует у поверхности воды на специальном плотике в виде застывшей пены — для построения плотика улитка выделяет специальный секрет. Яйца также откладываются на плотик. Распространена во всех тёплых моря. Питается, в частности, велеллой (*Velella*, Hydroida, Cnidaria), вместе с которой входит в сообщество плейстона. Немецкое название «фиалковая улитка» объясняется сине-фиолетовым секретом гипобранхиальной железы. По Yonge и Thompson (1976).

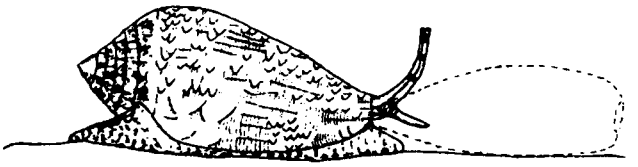
Neogastropoda, Неогастроподы

Высокоорганизованные Prosobranchia с концентрированной нервной системой. Раковина с сифональным каналом, по которому вода снаружи запускается в мантийную полость, и с необызвествлённой крышечкой (илл. 424, 425). Перламутрового слоя нет. В асимметричной мантийной полости имеется один бипектинатный осфрадий и одна монопектинатная жабра. Радула стено- или токсоглоссная; хищные.



Илл. 424. *Busycon perversum* (Neogastropoda).
Толстостенная раковина 45 см длиной, с сифональным выростом и крышечкой. Литораль восточного побережья США. Оригинал W. Westheide, Оснабрюк.

http://jurassic.ru/



Илл. 425. *Conus textile*, конус текстильный (Neogastropoda). Раковина 8 см. Ползает с вытянутым вперёд сифоном. Этот и родственные виды по ночам охотятся на рыбу на коралловом рифе; жертва схватывается хоботом и парализуется токсином с помощью отделяемого стреловидного зуба радулы. По Yonge и Thompson (1976).

Сердце с одним предсердием. Самцы с большим втяжным пенисом. Самка с помощью секрета железистого комплекса ноги формирует яйцевые капсулы с яйцами и питательными веществами.

Murex brandaris, геркулесов мурекс, пурпура (Muricidae); раковина с шипами и выростами, которые формируются во время периодических остановок её роста и поэтому показывают прежнее положение устьевого края; секрет гипобранхиальной железы окрашивается под воздействием ультрафиолетовых лучей последовательно в разные промежуточные цвета и конце концов в пурпурный цвет; этот и другие виды до средних веков добывался ради пурпура; в Средиземном море распространён до глубины порядка 80 м. — **Nucella lapillis*, нуцелла, северная пурпура (Muricidae); с коротким сифональным каналом; на скалистых побережьях Северной Атлантики и Северного моря, Гельголанд; питается морскими желудями и мидиями, которых просверливает; также даёт пурпурный секрет; яйцевая капсула на стебельке, в ней развивается примерно 25 яиц из 500. — **Buccinum undatum*, букцинум, трубач (Buccinidae), длина 12 см (илл. 411А); мантийная полость с бипектинатным осфрадием и монопектинатной жаброй; хищник и трупоед, на мягких и твёрдых грунтах в сублиторали; самки откладывают комки из яйцевых капсул (в комке может быть до 2 000 яйцевых капсул, в каждой капсуле несколько оплодотворённых яиц и питательные яйца); Северная Атлантика и Северное море. — **Nassarius reticulatus*, верша (Nassariidae), зарывается глубоко в грунт, выставляя в воду только сифон; питается полихетами, моллюсками и падалью; побережья Европы. — *Conus* spp., конусы (Conidae) (илл. 425); многочисленные виды, часть из которых великолепно окрашены; токсоглоссные; многие виды инъецируют в жертву (полихеты, моллюски, рыбы) ядовитый секрет с помощью кинжаловидного зуба одноразового пользования, что вызывает паралич и остановку дыхания; в тёплых и умеренно-тёплых водах; несколько видов опасны даже для человека.

Allogastropoda, Аллогастроподы

Раковина самой различной формы; радула модифицированная тениоглоссная или отсутствует; мантийная полость с вентральной и дорсальной ресничными лентами, часто с вторичными жаберными лепестками. Эта группа представляет переход от основания Prosobranchia к Pulmonata и Opisthobranchia.

Architectonica spp., архитектоника (Architectonicidae); молодые особи самцы, взрослые гермафродиты; в тёплых морях. — *Odostomia* spp. (Pyramidellidae); башенковидная раковина, где протоконх левозакрученный, а телоконх правозакрученный; с помощью длинного хобота высасывает брюхоногих и двустворчатых моллюсков и полихет; северная Атлантика.

2.1.2.2. Pulmonata, Лёгочные улитки

Чаще всего раковина имеется, а нервная система эутиневрическая (илл. 406). Дыхание в основном осуществляется в мантийной полости, которая преобразована в лёгочную полость: в стенке этой полости многочисленные складки (трабекулы) с кровеносными сосудами; водные Pulmonata с вторичными жабрами. Глотка с челюстью и радулой; последняя несёт многочисленные зубы (у *Helix pomatia* около 27 000); срединный зуб маленький, боковые и краевые зубы крупнее и чаще одинаковы по форме (илл. 415Ж), у хищных серповидные зубы (илл. 415И). Нервная система имеет тенденцию к концентрации ганглиев в окологлоточном кольце; хиастоневрия сохраняется только у нескольких примитивных форм. Предсердие перед желудочком. Половая система гермафродитная, сложная; пенис рудиментарный, функционально замещён пениальным чехлом. Яйца окружены несколькими оболочками, развитие прямое, из яйца выползает маленькая улитка. Большинство Pulmonata наземные (неморские) животные, немногие виды (Archaeopulmonata) обитают на скалистых морских берегах, Basommatophora населяют пресные воды; Stylommatophora предпочитают влажные сухопутные местообитания, но есть и ксерофильные виды, проникающие даже в пустыни, где переживают жару в состоянии покоя под защитой белой толстостенной известковой раковины.

Период покоя имеет место и у среднеевропейских видов, летом и зимой. Для лёгочных улиток крышечка нетипична, поэтому устье раковины закрывается слизью (оставляющей дыхательное отверстие). У некоторых видов эта слизь пропитывается известью, в результате получается крепкая эпифрагма (Helicidae). При продолжительном сухом периоде мягкое тело уменьшается в объёме, глубже втягивается в раковину, и часто создаются дополнительные эпифрагмы. Безраковинных улиток защищает от врагов кислая слизь на поверхности тела; в этой слизи к тому же часто присутствуют отпугивающие сернистые соединения.

Примерно 16 000 современных видов распределены по трём субтаксонам. Archaeopulmonata примыкают к Allogastropoda; от них, по-видимому, происходят Basommatophora и Stylommatophora. Неясным остаётся положение четвёртого таксона с небольшим числом видов. В ископаемом состоянии Basommatophora присутствуют с верхнего мальма (140 млн. лет), Stylommatophora с мела (100 млн. лет).

http://Jurassic.ru/

Archaeopulmonata, Археопульмонаты

Это группа представляет как бы промежуточную ступень от Prosobranchia-Allogastropoda к высшим Pulmonata: у некоторых видов ещё сохраняется хиастоневрия, у других плевроинтестинальные коннективы укорочены или же перекрёст полностью исчез. Обитают преимущественно на морских побережьях.

**Ovatella myosotis*, улитка-мышиное ухо (Ellobiidae); на приморских лугах выносят сильные колебания солёности; питаются диатомеями и детритом; гермафродиты, однако оплодотворение одностороннее; средиземноморско-атлантические. — **Carychium* spp., улитки-карлики (Ellobiidae); на суше вдали от морских побережий, северное полушарие, под листьями и хворостом, во мху; питаются гниющим растительным материалом.

Basommatophora, Водные лёгочные улитки

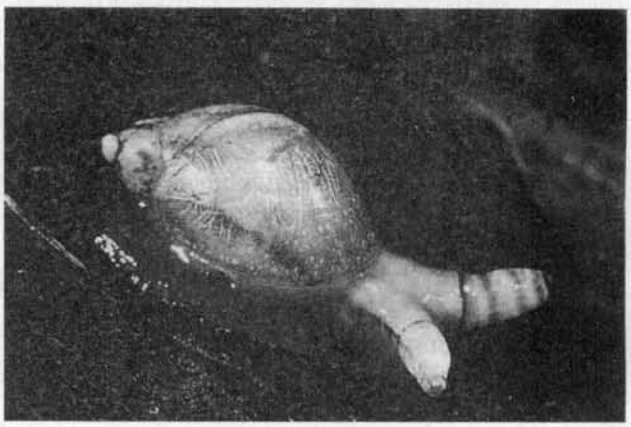
Лёгочные улитки с башенковидной или чашевидной раковиной, вторично обитают в пресной или солоноватой воде, несколько видов на морских побережьях. Глаза у основания щупалец. У некоторых видов в личиночном развитии появляется крышечка, но у взрослых её нет. У многих видов мантийной полости имеется вторичная жабра. Нервная система у некоторых видов хиастоневрическая, но у большинства эутиневрическая.

**Acroloxus lacustris*, прудовая чашечка (Acroloxidae); колпачковидная раковина, есть ложная жабра сзади с правой стороны на теле; гермафродит, на водных растениях в стоячей воде; Средняя Европа. — **Lymnaea stagnalis*, большой прудовик (Lymnaeidae), 6 см; форма раковины зависит от экологических условий; предпочитает стоячие водоёмы с богатой растительностью; в некоторых популяциях обычно самооплодотворение; промежуточный хозяин трематод; голарктическое распространение. — **Galba truncatula*, малый прудовик (Lymnaeidae), размер 1 см, раковина продолговато-яйцевидная; обитает в очень мелких водоёмчиках (лужах) в Средней Европе, промежуточный хозяин печёночной двуустки. — **Planorbarius corneus*, большая роговая катушка (Planorbidae): шайбовидная левозакрученная раковина около 33 мм в диаметре; в спокойных водоёмах с богатой растительностью, Евразия. — *Biomphalaria* spp. пупочная катушка (Planorbidae); также в очень мелких водоёмах Африки и Южной Америки; передатчик бильгарциоза, поэтому с ней борются химическими и биологическими методами. — **Ancylus fluviatilis*, речная чашечка (Ancylidae); колпачковидная раковина; мантийная полость редуцирована, дыхание через кожу; живёт оседло на камнях в текучих водах Европы.

Stylommatophora, Наземные лёгочные улитки

Наземные Pulmonata с глазами на конце обеих пар втяжных головных щупалец. Орган дыхания — богатая кровеносными сосудами стенка лёгочной полости. От чрезмерного испарения тело защищено слизью и раковиной; виды с редуцированной раковиной («голые слизни») избегают появляться на открытом солнце. Виды *Helix* могут в течение нескольких дней выдерживать потерю воды на 50%, а голые слизни на 80%. При опасности тело втягивается в раковину и устье, при отсутствии крышечки, замыкается утолщёнными краями мантии; на долгий холодный или сухой период устье закрывается эпифрагмой. У голых слизней редуцирован внутренностный мешок, а внутренние органы вторично включены в цефалоподий; из-за этого животные кажутся симметричными, но всё же их дыхательное и половое отверстие расположены на правой стороне тела.

**Granaria frumentum*, вздутая роговая улитка (Pupillidae); теплолюбивый вид, обитающий на известковых субстратах в Южной Германии и Южной Европе; промежуточный хозяин малой или ланцетовидной двуустки. — **Succinea putris*, янтарка (Succineidae) (илл. 426), 22 мм; амфибиотическая; при спаривании двух гермафродитов одно животное функционирует как самец, другое как самка; промежуточный хозяин *Leucochloridium macrostomum* (Digenea); Северная и Средняя Европа. — **Clausilia* spp., клаузилииды (Clausiliidae); раковина веретеновидная, левозакрученная; устье почти всегда со сложной арматурой и замыкательной пластинкой (клаузилиум); в Средней Европе много видов, размер до 18 мм, на скалах, стенах, деревьях, сапрофаги и микофаги. — *Achatina fulica*, большая ахатина (Achatinidae); родина тропическая Африка, откуда распространились по всему миру; вредит бананам и другим культурным растениям. — **Arion ater*, большой слизень (Arionidae) (илл. 427); длиной до 20 см, раковина в виде известковых крупинок скрыта под мантийным щитком; дыхательное отверстие перед серединой щитка; цвет варьирует: чёрный, красный, оранжевый или серый. Пенис и чехол пениса редуцированы, копуляция за счёт прижимания генитальных атриумов друг другу; широко распространён в Западной и Средней Европе от низменностей до высоты 1 800 м; всеядный. Виды *Arion* и нижесле-



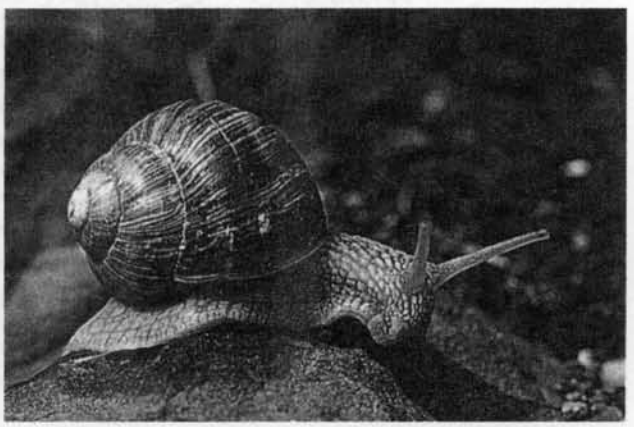
Илл. 426. *Succinea putris*, янтарка (Pulmonata, Stylommatophora).
Высота раковины 2 см. Экземпляр инфицирован паразитом *Leucochloridium* (Plathelminthes, Digenea): спороциста образует отростки в щупальца улитки. Оригинал K.J. Götting, Гисен.

http://jurassic.ru/



Илл. 427: *Arion ater*, большой чёрный слизень (Pulmonata, Stylommatophora), длина тела до 13 см; один самых обычных слизней в северной части Западной Европы.
Оригинал K.J. Götting, Гисен.

дующие три вида при массовом размножении могут вредить растительным культурам. — **Limax maximus*, слизень (Limacidae), до 20 см, остаток раковины в виде известковой пластинки под мантийным щитком; дыхательное отверстие позади середины мантийного щитка; от бледно-коричневого до серого, на теле один–три продольных ряда пятен; при копуляции висят на слизевой нити, спирально обвивая друг друга; помимо природной среды, встречается в подвалах и теплицах; Южная и Западная Европа. — **Deroceras reticulatum*, полевой слизень (Agriolimacidae); бледно-коричневатый с сетчатым рисунком, слизь белая; всеядный, в лесах, садах и влажных лугах Европы. — **Tandonia budapestensis*, килевый слизень (Milacidae); коричневато-серый, с желтоватым килем по спине, очень тонкий, с тёмной пунктацией, слизь бесцветная; в культурных ландшафтах, парках и садах Европы. — **Helicella itala*, западная вересковая улитка (Helicellidae); раковина с коричневыми спиральными полосами; на сухих травянистых склонах; промежуточный хозяин ланцетовидной двуустки; Западная Европа. — **Cepaea* spp., цепея (Helicidae); пропорции, цвет и схема рисунка варьируют; питаются листьями; Европа. — **Helix pomatia*, виноградная улитка (Helicidae) (илл. 428), раковина размером до 5 см, компактная, жёлто-коричневая, на которой до пяти спиральных полос, часто неполных; любит тепло, на известковых субстратах, в кустарниках, живых изгородях, светлых лесах, виноградниках. Копуляция чаще всего с взаимным оплодотворением; 50–60 яиц диаметром 5–6 мм, в обызвествлённых оболочках откладываются в самостоятельно вырытую ямку. В течение летнего сухого периода и зимы устье раковины закрывается эпифрагмой. Ценится как деликатес, поэтому охраняется на период размножения (с 31 марта по 31 июля); вне этого периода можно собирать улиток по лицензии, размером не менее 3 см; откармливаются на улитковых фермах на продажу. В последние годы для удовлетворения спроса на улиток всё в большем количестве импортируются другие виды с юга и юго-востока Европы, в первую очередь большая *H. lucorum*.



Илл. 428. *Helix pomatia*, виноградная улитка (Pulmonata, Stylommatophora).
Высота раковины до 5 см. Оригинал K.J. Götting, Гисен.

Gymnomorpha

Безраковинные улитки, у которых мантия покрывает голову и боковые стороны тела. Дыхательное отверстие и анус сзади; мужское половое отверстие справа на голове, женское половое отверстие в середине правой стороны тела или позади середины. Систематическое положение неопределённое; всего 200 видов.

Onchidella celtica (Onchidiidae, Systellommatophora); амфибиотические животные приливно-отливной зоны; Ла-Манш, побережья Западной Европы и Северной Африки. *Veronicella* spp. (Veronicellidae, Soleolifera); две пары невтяжных щупалец, из которых верхние с глазами; мантийная полость полностью редуцирована; наземные улитки в основном в тропической Южной Америке.

2.1.2.3. Opisthobranchia, Заднежаберные

Морские моллюски, в основном донные на мелководьях, реже пелагические. Из-за обратного поворота (деторсии) мантийная полость перемещена на правую сторону тела, а жабра позади сердца. Выражена тенденция к редукции раковины, жабры и мантийной полости. Примитивные опистобранхии обладают спирально закрученной раковиной с крышечкой. В нескольких группах одни и те же этапы конвергентной редукции раковины: сначала исчезает крышечка, потом раковина. Ктенидий может замещаться адаптивными жабрами, которые несут два ряда жаберных листочков либо имеют вид пластины или мембраны. Многие голожаберники (Nudibranchia) несут яркоокрашенные, симметрично расположенные, часто колбовидные спинные придатки (cerata), которым приписывается дыхательная функция; в эти придатки проникают отростки печени. У Aeolidiidae, питающихся гидроидными полипами, стрекательные капсулы жертв (клептокниды) перемещаются в отростки печени и далее в спинные придатки, где запасаются в дееспособном состоянии и мо-

http://jurassic.ru/

гут выстреливать в случае опасности для нового хозяина.

Радула более многообразно устроена, чем у Pulmonata. Донные виды питаются одни растительной, другие животной пищей; пелагические виды — фильтраторы, питаются планктоном. Некоторые ведут паразитический образ жизни, чаще только на личиночной или ювенильной стадии.

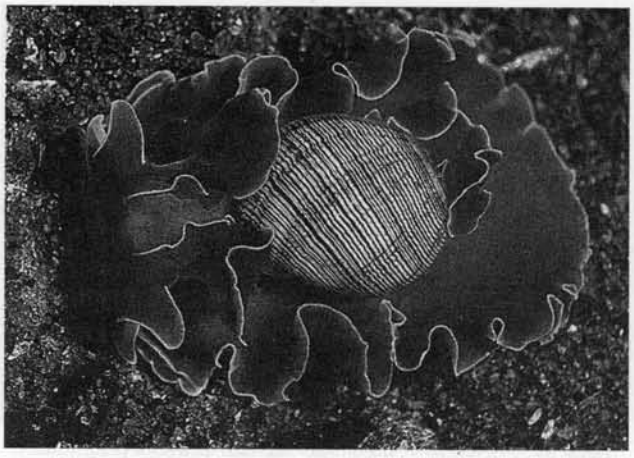
Предсердие повёрнуто, как и жабра, назад (исключение, например, *Acteon*). **Кровеносная система** существенно отличается от основного плана; сердце и перикард могут полностью отсутствовать. Почти всегда гермафродиты. Хиастоневрия имеет место у нескольких примитивных представителей (Cephalaspidea), обычно же обратный разворот внутренностного мешка создаёт эутиневрическую нервную систему, поначалу ещё асимметричную, но в высокоразвитых группах (Nudibranchia) симметричную. Главные ганглии сконцентрированы в окологлоточном кольце (конвергенция с Neogastropoda и Pulmonata). Из органов чувств важное место занимают хеморецепторы (обоняние и вкус). У Cephalaspidea имеется орган Ханкока с тактильными рецепторами, он помещается в углублении между головным щитом и ногой. У многих заднежаберных, особенно у Nudibranchia обращают на себя внимание **ринофоры**, щупальцеобразные придатки, которые служат как хеморецепторы, а также органы восприятия движения воды. Глаза чаще всего простые, с линзами, эвертированные. Развитие протекает либо с планктонной личинкой велигером, либо прямое, с вылуплением ползающей стадии.

Многочисленные подчинённые группы, границы между которыми не всегда чётко определены, выводятся по многим признакам из примитивных Acteonidae. Ископаемые известны с нижнего карбона; примерно 2 000 современных видов.

Cephalaspidea (Bullomorpha), Щитоголовые

Большинство с наружной раковиной, которая некоторых видов окружена мантией (илл. 429). Есть мантийная полость и жабра. Голова обычно расширена в виде щита.

Acteon tornatilis (Acteonidae); раковина 25 см; в мягком теле сочетаются особенности Prosobranchia и Opisthobranchia (мантийная полость спереди, её отверстие смещено вправо; хиастоневрия; есть крышечка, жабра, осфрадий); вспахивает песчаный грунт в поисках пищи, преимущественно полихет; западные побережья Европы. — **Retusa obtusa* (Retusidae), 7 мм; раковина цилиндрическая, без крышечки; питается в основном фораминиферами, падалью и мелкими гастроподами *Hydrobia*; Средиземное море, Восточная Атлантика, Северное и Балтийское моря. — **Philinoglossa* spp. (Philinoglossidae); червеобразные; в интерстициали Средиземного моря, Восточной Атлантики и Северного моря.



Илл. 429: *Hydatina physis* (Cephalaspidea), заднежаберная гастропода с раковиной и крышечкой. Из Gosliner (1987).

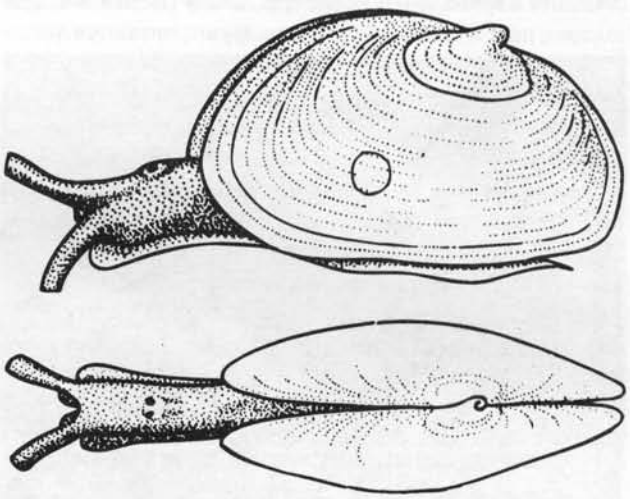
Acochlidiacea

Раковина отсутствует или рудиментарная; головного щита, мантийной полости, жабры, щупалец нет; голова с простыми ринофорами; живут в эстуариях и в промежутках между песчинками.

Microhedyle lactea (Microhedylidae), 2 мм; червеобразные; в интерстициали Средиземного моря, Мраморного моря, Восточной Атлантики и Северного моря.

Saccoglossa, Мешкоглоточные

Раковина наружная или редуцирована, мягкое тело может втягиваться в раковину; изредка раковина состоит из двух частей, как у двустворчатых моллюсков; передний конец радулы во фронтальном сле-



Илл. 430. *Berthelinia* sp. (Opisthobranchia, Saccoglossa). Гастропода с двумя (!) створками раковины, примерно 1 см длиной. Из Kawaguti и Baba (1959).

http://jurassic.ru/

пом мешке. Мантийная полость открыта на правую сторону. Внутренностный мешок обособлен от ноги.

Berthelinia spp. (илл. 430), *Midorigai* spp.: двустворчатая раковина длиной 1 см; только левая створка, несущая на макушке протоконх, гомологична собственно раковине гастропод, тогда как правая створка рассматривается как дополнительная часть. Живут на зелёных водорослях, которые скребут радулой и высасывают; Индо-Пацифика, Атлантика, Карибское море.

Thecosomata, Морские бабочки

Пелагические, с редуцированной или вторичной раковиной (псевдоконх); образуют большие скопления; питаются микропланктоном; суточные вертикальные миграции; служат пищей рыбам и китам. (Ранее объединяли с Gymnosomata под наименованием «Pteropoda», киленогие) (илл. 411И).

Creseis acicula (Cavolinidae), 5 мм, раковина тонкоконическая; плавают с помощью параподиальных лопастей в виде плавников; Средиземное море.

Gymnosomata

Пелагические, раковины и мантийной полости нет, тело подразделяется на голову и туловище. Нога трёхлопастная, с двумя плавниками. Глотка часто выпячивается в виде хобота, с присосками и крючками (илл. 431). Хищные; обитают ближе к поверхности, во всех морях. Питаются в основном текосоматами.

Clione limacina, морской ангел (Clionidae); 2 см, космополит.

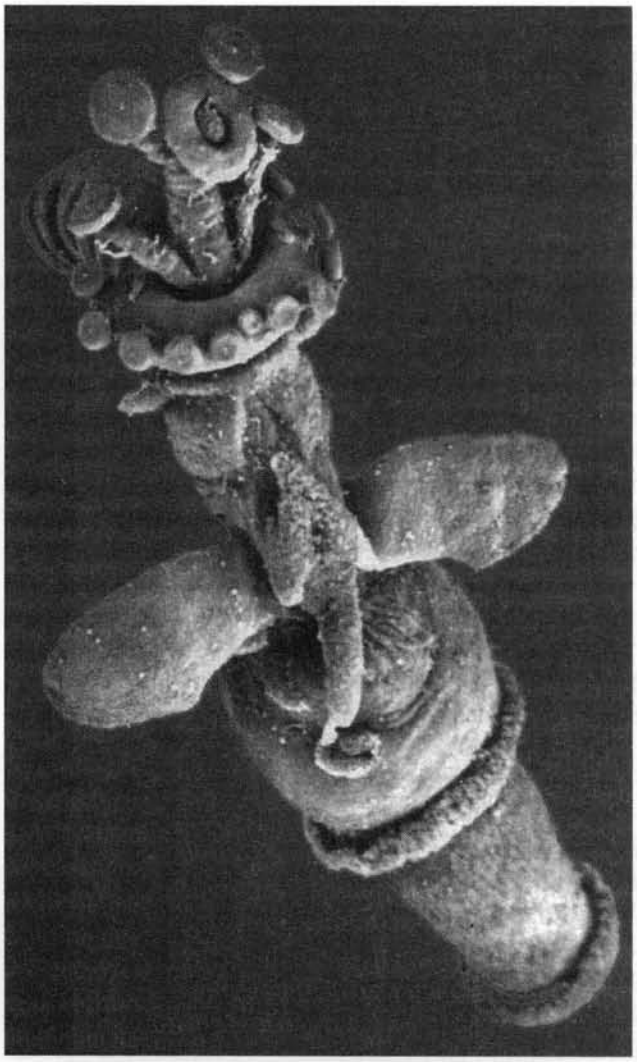
Anaspidea, Морские зайцы

К этой группе относятся, в частности, крупные виды с маленькой раковиной, почти полностью покрытой мантией; нога с двумя боковыми лопастями («параподиями»), которые могут загибаться на спину (илл. 411Б,В).

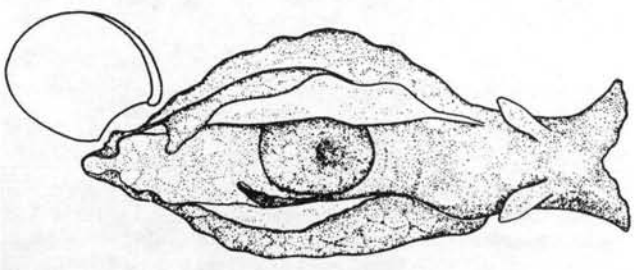
**Aplysia* spp., морские зайцы (Aplysiidae) (илл. 432); со щупальцами в виде заячьих ушей; нога образует широкие боковые параподии, которые могут складываться на спине в виде трубки; при последовательных мышечных сокращениях вода выталкивается из этой трубки назад, в результате чего животное движется вперёд. При беспокойстве выпускает цветной секрет (чернила). В начале года часто образуют скопления на литоральной растительности, которой эти животные питаются; распространены повсеместно в тёплых морях. Из-за своих гигантских аксонов в нервной системе используются в нейрофизиологических исследованиях. *A. vaccaria*, достигающий 75 см длины и 16 кг веса, является самым большим современным брюхоногим моллюском; Калифорния.

Umbraculomorpha

Раковина блюдцевидная, с центральной макушкой; бипектинатная жабра справа, между краем ман-



Илл. 431. *Pneumodermopsis paucidens* (Opisthobranchia, Gymnosomata).
Пелагический, т.н. крылоногий моллюск. Нога состоит медианной доли и двух латеральных крыловидных плавников, с помощью которых животное движется в воде. Раковины и мантии нет. Охотится на пелагических текосоматных гастропод, которых схватывает присосками, после чего с помощью хобота и челюсти проникает в раковину и проглатывает мягкое тело. Средиземное море и Северная Атлантика, иногда в Индийском океане и юго-западной Пацифике. Масштаб 0,5 мм. Оригинал D. Fiege, Франкфурт-на-Майне.



Илл. 432. *Aplysia fasciata*, морской заяц (Opisthobranchia, Anaspidea), 30 см, с сильно редуцированной внутренней раковиной.
Из Riedl (1970).

http://jurassic.ru/

тии и ногой; нога большая, длинная, яйцевидная, без широких параподий. На голове ринофоры со щелями на боковых сторонах, между ринофорами глаза.

Umbraculum sinicum (Umbraculidae); в зоне ламинарий, в тёплых морях; питается губками.

Pleurobranchomorpha, Бокожаберные

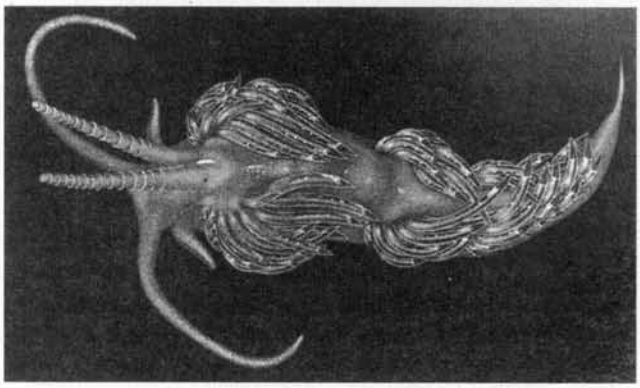
Мантия покрывает тонкую, продолговатую раковину, которая часто редуцирована. Голова с ротовым парусом, щупальцами и закручивающимися ринофорами с поперечными щелями; с правой стороны находится бипектинатная жабра. В глоточную полость открывается кислотная железа; в мантии находятся слизевые железы, продуцирующие серную кислоту (pH 1), которая при повреждении освобождается и защищает животное от нападающего хищника (рыбы).

Pleurobranchus californicus (Pleurobranchidae); с белой округлой раковиной; иногда плавают; воспринимают большое количество воды, которая при раздражении выпускается; питаются в основном асцидиями и губками; калифорнийское побережье.

Nudibranchia, Голожаберные моллюски

Раковина и крышечка полностью отсутствуют (личиночная раковина и крышечка сбрасываются во время метаморфоза), жабры на правой стороне нет; по внешнему облику симметричны; настоящие жабры и осфрадии отсутствуют, однако часто имеются вторичные дыхательные структуры в виде сложных придатков; голова с ринофорами. Очень разнообразны по облику и часто ярко окрашены; обитают преимущественно на прибрежных мелководьях; высокоспециализированные хищники. Защищаются с помощью клептокнид, известковых спикул и кислотного секрета.

**Archidoris pseudoargus*, морской лимон (Archidoridae), 12 см; спина в густо стоящих папиллах; девять жабр с трёхрядным перистым расположением жаберных лепестков; питаются губками; Средиземное море, западные побережья Европы, Гельголанд — **Dendronotus frondosus* (Dendronotidae); на спине два ряда ветвящихся придатков; ювенильные особи питаются гидроидами *Sertularia* и *Hydrallmania*, взрослые преимущественно на *Tubularia*; побережья Северной Атлантики, Гельголанд. — *Phylliroe bucephala* (Phylliroidae); тело сплющено с боков, прозрачное; нога, глаза и радула редуцированы; ювенильные стадии прикрепляются к внутренней стенке колокола *Zanclea costata* (гидромедуза), которой и питаются; взрослые взвешены в толще воды, поедают гидроидов и сифонофор; будучи потревоженными, выделяют светящийся секрет; Средиземное море и Атлантика. — **Facelina auriculata* (Facelinidae) (илл. 433); на спине многочисленные придатки с проникающими в них отростками печени; питается в основном гидрополипами; Средиземное море, Северное море. — **Aeolidia papillosa* (Aeolidiidae) (илл. 434), 12 см; спинные придатки продолговатые, плоские, с белыми кончиками, организованы в 25 и более поперечных рядов; питаются актиниями, из которых откусывают кусочки; космополит. — *Glaucus atlanticus* (Glaucidae); пелагический, прозрачный; обращённая вверх брюшная сторона синяя мерцающая; с каждого бока по два выроста с пучками папилл; для перемещения использует газовые пузыри или дрейфующие водоросли; питается на *Porpita* и *Velella*, чьи нематоцисты откладывают в кончиках печёночных отростков; в тёплых морях.



Илл. 433: *Facelina auriculata* (Opisthobranchia, Nudibranchia).
9 мм. Из Schmekel и Portmann (1982).



Илл. 434. *Aeolidia papillosa*, эолидия (Opisthobranchia, Nudibranchia), 12 см.
На жёстких грунтах в Северном море, в частности, Гельголанд. Оригинал W. Westheide, Оснабрюк.

2.1.3. **Cephalopoda,** Головоногие моллюски

Головоногие — относительно небольшая, но весьма высоко организованная группа конхифер. Это исключительно морские животные, известные до глубины 5 500 м (*Chiroteuthis lacertosa*), а возможно, проникающие ещё глубже. Помимо донных, есть многочисленные пелагические виды, часто хорошие пловцы, конвергентно похожие на быстрых пловцов в других группах животных. Многие пелагические

http://jurassic.ru/

виды, по-видимому, являются космополитами; у многих видов имеют место суточные и сезонные вертикальные миграции, а также часто протяжённые нерестовые и кормовые миграции.

В ископаемом состоянии головоногие моллюски известны с нижнего кембрия. Современных головоногих 750 видов. Раковины вымерших Nautiloidea весьма похожи на раковины современных *Nautilus* — поэтому считается, что мягкое тело у тех и других устроено сходным образом.

Строение

Головоногие билатерально-симметричны, однако, ось тела перегнута под углом 90°. Цефалоподий (комплекс голова-щупальца) образует функциональное единство для локомоции и схватывания жертвы. **Цефалоподий** ясно обособлен от остального тела. Как и у членистоногих и позвоночных, у цефалопод выражена тенденция к цефализации и церебрализации (концентрация всех ганглиев в головной области).

Вокруг ротового отверстия расположены один или два круга мускулистых рук. **Нога** превращена в **воронку**. Руки чаще всего хорошо развиты и выполняют несколько разных функций. У *Nautilus* вокруг рта примерно 90 рук, каждая из которых может втягиваться во влагалище в основании. У Coleoida восемь или десять рук. На обращённой ко рту стороне рук находятся **присоски**, организованные в один, два или четыре ряда. У Octopoda присоски сидят на широком основании. У Decabrachia присоски на стебельках и по окружности имеют хитиновые кольца с зубчиками, которые у некоторых видов превращены в мощные крючки для захвата добычи. Octopoda могут передвигаться на своих восьми руках. У Decabrachia десять рук, из которых две функционируют как ловчие щупальца. Одна из рук самца преобразуется в **гектокотиль**, переносящий сперматофоры на самку (иногда может быть два гектокотиля).

Воронка находится позади круга рук, это подвижная трубка, соединяющая объёмистую мантийную полость с внешней средой. Мощное сокращение мышечной мантии (см. ниже) выталкивает воду из мантийной полости и двигает тело реактивным способом. При направленной к голове воронке, через которую выбрасывается вода, животное движется вперёд физиологическим задним концом (внутренностным мешком).

Воронка может загибаться и тем самым, вместе с руками, облегчать многостороннее маневрирование. Щель между мантией и телом может быть оборудована замыкательным механизмом в виде головчатых кнопок, входящих в соответствующие углубления (т. н. запонки); у некоторых видов края мантийной щели срастаются.

Внутренностный мешок очень большой по отношению к телу. У *Nautilus* и *Spirula* он вытянут на конце в тонкий трубковидный отросток, сифон, протянутый сквозь камеры раковины. Только *Nautilus* обладает наружной раковиной. У Coleoida раковина редуцирована и погружена внутрь тела или полностью отсутствует.

Мантия у *Nautilus* тонкая, «кожистая», функционально иначе дифференцированная, чем у Coleoida. У хороших пловцов открытого моря мантия «мышечная», это сложный и многослойный орган. Кожный покров образован однослойным эпителием эктодермального происхождения и подстилающим соединительнотканным слоем (кутисом) с железами и нервными клетками. Эпителий отделён от мезодермального кутиса базальной мембраной. В кутисе несколько слоёв хроматофоров с подлежащими иридоцитами (блестящими клетками).

Каждый **хроматофор** состоит из эластичного мешочка с пигментом и прикреплёнными к нему радиально ориентированными мышечными волокнами; при сокращении волокон мешочек растягивается, и **пигмент** распределяется на большей площади. Каждый хроматофор управляется нервом. **Иридоциты** содержат стопки гуаниновых пластинок, которые отражают свет. Окраска и рисунок кожи и их быстрая смена обусловлены совместной игрой расширения и наклона хроматофоров вместе с отражением иридоцитов. В смене цвета и рисунка отражается и настроение животного: готовый к спариванию самец *Sepia* показывает зебровый рисунок из чередующихся тёмно-пурпурных и белых полос, который при взгляде на особь своего вида интенсифицируется.

В коже многих Cephalopoda находятся **светящиеся органы** разного устройства, которые испускают свет разных цветов (чаще всего длина волны 496 нм). Расположение и цвет светящихся органов специфично для вида. Светоиспускающие органы наиболее характерны для глубоководных цефалопод, у которых они, вероятно, важны для опознания особей противоположного пола и для приманивания крупных жертв.

Простейшие органы свечения имеют вид открытых карманов, заполненных **светящимися бактериями**. Усложнённые светящиеся органы закрыты, с внутренней стороны у них рефлектор из иридоцитов, а внешней стороны линза. У Uniductia около ректума есть внутренний парный орган свечения, заполненный постоянно светящимися бактериями. Глубоководные формы (такие, как *Heteroteuthis*) выделяют секрет, светящийся за счёт бактерий, который выпускается при раздражении. В центре сложного органа свечения у Oegopsida находятся фотогенные клетки, в ко-

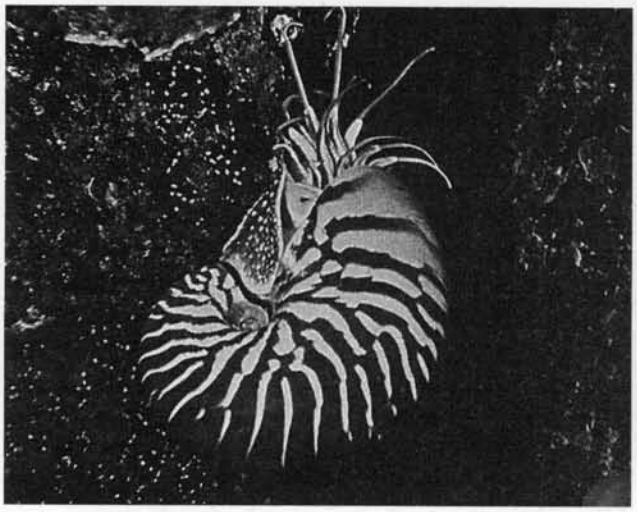
http://jurassic.ru/

торых свечение образуется по принципу взаимодействия люциферина и люциферазы; они усиливают интенсивность света и направляют его. У некоторых видов цвета света могут изменяться при участии слоёв, действующих как фильтры (*Lycoteuthis diadema*).

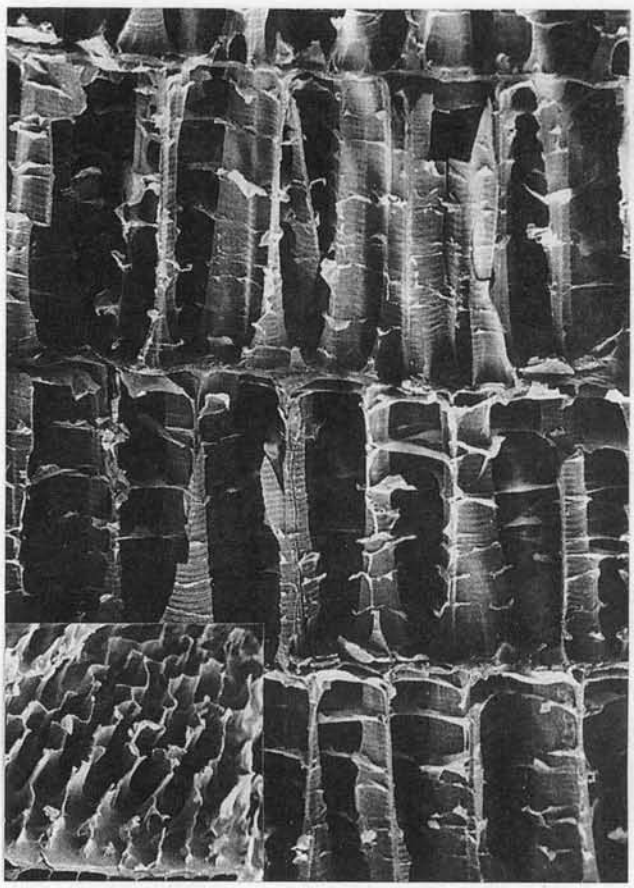
Под **кутисом** внутренней и наружной сторон мантии находятся слои соединительнотканных волокон с коллагеновыми пучками, окружающие толстый пласт кольцевой мускулатуры. Это пласт пронизан правильно расположенными радиальными мышцами. Соединительнотканные слои делают мантию толстой и постоянной по длине; коллагеновые волокна, пересекающиеся под определённым углом, придают мантии необходимую эластичность. Кольцевые мышцы при сокращении укорачиваются на 30% от своей длины в спокойном состоянии; при этом диаметр мантийном полости уменьшается, стенка мантии утолщается, а давление в мантийной полости повышается примерно до 50 кПа в течение 150–200 миллисекунд. Вода с силой выбрасывается из мантийной полости и тем толкает тело в противоположном направлении. Последующее сокращение радиальных мышечных волокон делает мантийную стенку более тонкой, растягивает кольцевую мускулатуру и расширяет мантийную полость, куда, благодаря этому, вновь входит вода. Выброс воды из воронки настолько мощный, что хорошие пловцы, например кальмары (*Loligo*), развивают скорость 2 м/сек, а некоторые виды даже выскакивают из воды и пролетают небольшое расстояние в воздухе (летающие кальмары *Onychoteuthis* и *Dosidicus*: 7 м/сек). Для стабилизации тела и для медленного плавания служат боковые мышечные кожные **плавники**.

У *Nautilus* быстрому плаванию мешает наружная спиральная **раковина** (илл. 435). Она закручена дорсально (**экзогастрическая**) и поделена на **внутренние камеры**. Мягкое тело животного помещается в самой последней, жилой камере, тогда как остальные более старые камеры заполнены газом. Раковина функционирует как **гидростатический орган**: тяжёлое тело поддерживается газовыми камерами, как поплавком. Давление воды в воронке только около 4 кПа. Выброс воды из воронки приводит к качающемуся движению со скоростью примерно 0,12–0,2 м/сек.

У *Spirula* раковина внутренняя, ещё поделённая на камеры и спиральная, но закрученная на брюшную сторону (эндогастрическая) (илл. 447). У *Sepia* раковина внутренняя, в мешке из складок мантии; раковина состоит из многочисленных камер, косо прилегающих друг к другу (илл. 436). Животное поддерживает равновесие, быстро меняя соотношение газа и жидкости в камерах; жидкость выделяется и всасывается сифоном, им же производится газ (в котором 90% N_2). У Teuthida (*Loligo*) раковина редуцирована до мечевидной роговой и хитиновой пластинки, гладиуса (илл. 437Д), функционирующей как опорный орган.



Илл. 435. *Nautilus* sp. (Cephalopoda, Nautiloida). Живой экземпляр. Из Siewing (1985).



Илл. 436. Внутренняя раковина *Sepia officinalis*. Поперечный слом показывает устройство раковины из камер, расположенных горизонтальными этажами (по отношению к телу) и разделённых меандрирующими стенками. Камеры наполняются жидкостью и газом через нижележащую мембрану сифона. Соотношение газа и жидкости по камерам определяет плавучесть животного. Вставка внизу слева показывает стенки камер при снятой наружной покровной стенке. Оригинал K.J. Götting, Гисен.

http://jurassic.ru/

Мускулатура **мышечной мантии** Coleoida продолжается в руки, где волокна в мышечных слоях перекрещиваются под разными углами, создавая возможность движений в разных направлениях.

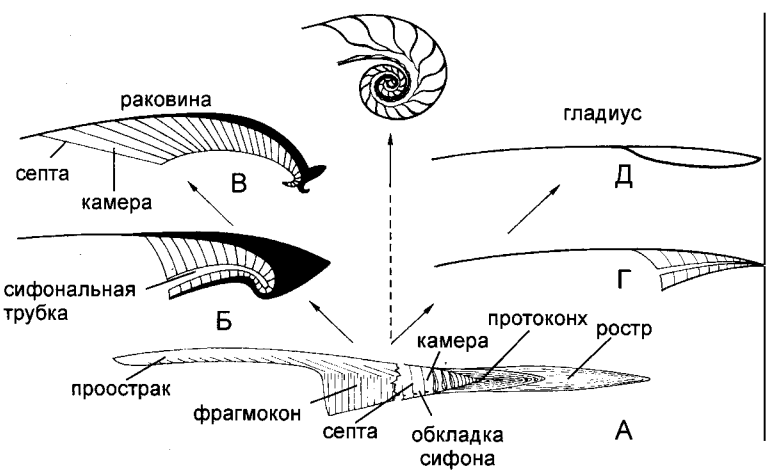
В объёмистой **мантийной полости** находятся **ктенидии**: у Nautiloidea две пары, они свободно выдаются в полость (илл. 439); у Coleoidea одна пара, они прикреплены к стенке внутренностного мешка (илл. 440). Жабры состоят из многочисленных лепестков. У *Nautilus* рядом с основанием нижних жабр располагаются **осфрадии**, а у Coleoida они отсутствуют.

Нервная система (илл. 390Е) самая совершенная в пределах моллюсков. Поскольку Coleoida не защищены раковиной и часто охотятся за стремительно двигающимися жертвами, они должны обладать быстрой реакцией. Головные ганглии слиты в сложный **«мозг»** (самый компактный у Octopoda) и защищены **хрящевой** капсулой (илл. 441). Только у *Nautilus* нервные центры в голове имеют вид нервных тяжей. Мозг Coleoida состоит из **долей**, различающихся по размерам и внутренней структуре, соответственно своим функциям. Часто оптические доли особенно велики, прежде всего, у пелагических кальмаров. Руки иннервируются мощными нервами от педальной области мозга через **брахиальные ганглии** и **аксиальные тяжи**; каждая присоска снабжена собственным ганглием. В периферической области наиболее важна пара **звёздчатых ганглиев**, координирующих работу мантийной мускулатуры. У Decabrachia имеется **система гигантских нервных волокон** для быстрого проведения возбуждения, что облегчает двусторонне симметричное сокращение мышц мантии.

Органы чувств также нередко очень совершенны, у пловцов это относится в основном к органам зрения, у донных видов — к органам осязания. Особенно поразительны глаза. У *Nautilus* глаза простые, в виде ямки с маленьким отверстием во внешнюю среду (илл. 442А). У Coleoida глаза линзовые, по совершенству сравнимы с глазами позвоночных и достигают весьма больших размеров (до 40 см в диаметре) (илл. 442Б–Г). Однако в отличие от позвоночных, эти глаза **эвертированные**, они закладываются как впячивания покровов, а фоторецепторы обращены в сторону падающего света.

У Coleoida в эмбриональном развитии имеет место рекапитуляция стадии простого пузыревидного глаза. Впячивается и замыкается глазная ямка, в центре зрачка образуется **линза** (хрусталик). Далее кольцевая кожная складка обособляет пространство перед линзой в виде дополнительной «передней» глазной камеры (*Illex*). Эта камера почти полностью замыкается (*Loligo*); в случае высокоразвитого (миопсидного) глазного типа появляется ещё одна кожная складка — «**вторичное веко**» (*Sepia*, *Octopus*). Адаптация к освещённости (свет/темнота) может достигаться изменением пигментов, удлинением (в темноте) и укорочением микроворсинок. **Зрачок** у пелагических видов круглый (*Loligo*, *Argonauta*), у Sepia W-образный, у других (*Octopus*, *Ozaena*) прямоугольный. С помощью глаз оценивается размер жертвы и расстояние до неё. Цветовое зрение не доказано.

По поверхности тела распределены другие **фоторецепторы**, которые оценивают интенсивность освещения. **Статоцисты** заключены в головной капсуле. В коже нахо-

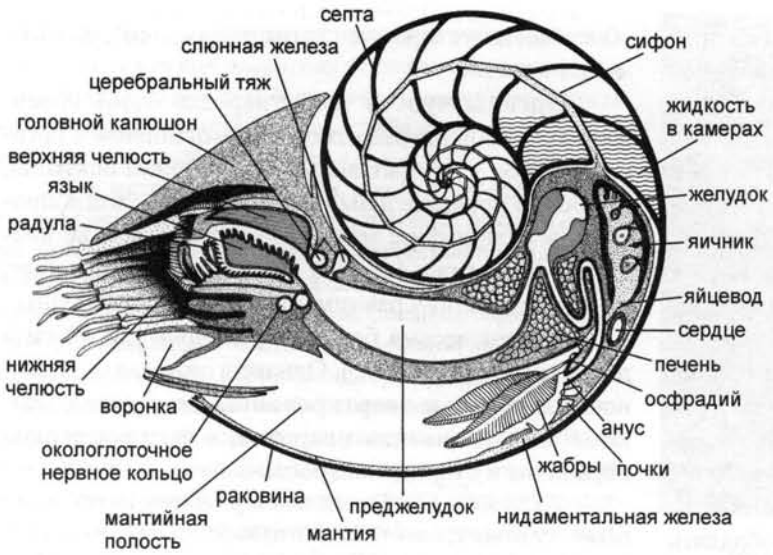


Илл. 437. Coleoida, ряды редукции раковины.
А — раковина белемнита (ископаемое) в виде продольного среза; ростр («чёртов палец») — наиболее часто сохраняющаяся часть раковины. Б, В — развитие раковин Sepiidae. Б — †*Belosepia* (эоцен). В — *Sepia*; Г, Д — развитие внутренней раковины (гладиуса) Loliginidae. Г — †*Conoteuthis* (мел). Д — *Loligo*. Е — Spirula. По Spaeth, из Lehman и Hillmer (1980); Б–Е из Morton и Yonge (1964).

Илл. 438. Раковина †Belemnitida, схематичный продольный срез.
Ростр — наиболее часто сохраняющаяся часть раковины, известная также под названием «чёртов палец». Обычны от триаса до мела. Руки с крючьями — на этом основании белемнитов относят к линии Coleoida. По Spaeth, из Lehman и Hillmer (1980).



http://jurassic.ru/

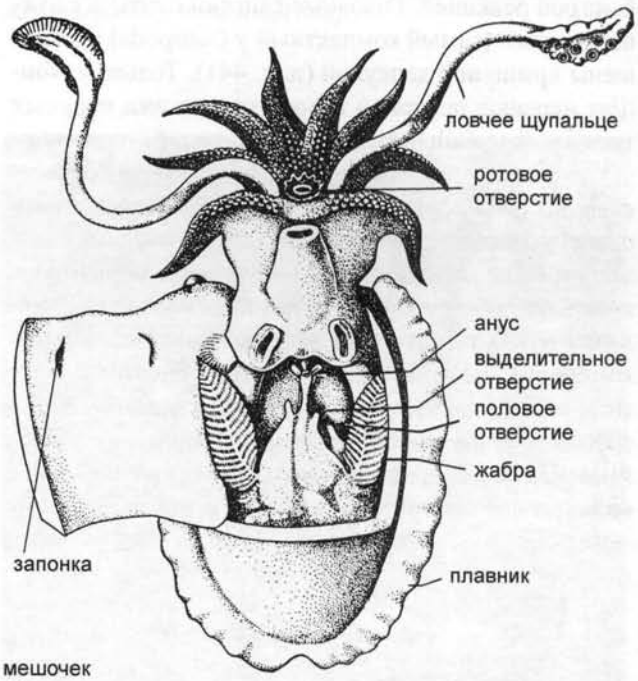


Илл. 439. Nautiloida. Схема внутренней организации.
Мантия образует спирально закрученную наружную раковину. Мягкое тело находится в самой новой последней (жилой) камере, нежилые отсеки ограничены септами. Задний червеобразный отросток тела, сифон протянут через все старые камеры; с помощью сифона животное меняет соотношение газа и жидкости в камерах, регулируя свою плавучесть. Таким образом, раковина является гидростатическим органом. По Ward и Greenwald (1980), с изменениями.

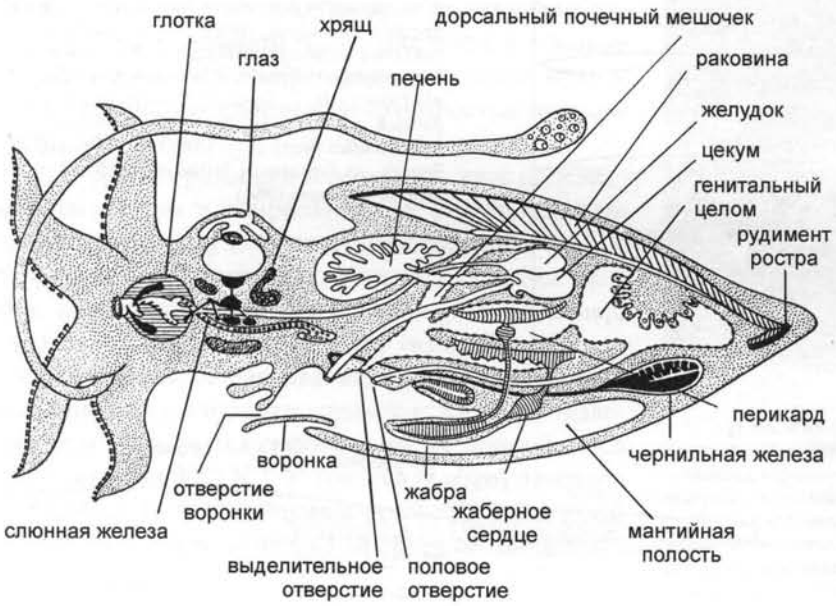
дятся **механо-** и **хеморецепторы**, особенно плотно они сосредоточены по ободкам присосок. *Octopus* может воспринимать хитин-сульфат даже в концентрации 3 x 10^{-7}%. Осьминог не слышит шумов, но регистрирует низкочастотные колебания. Он различает вертикально и горизонтально удлинённые фигуры и сохраняет в памяти усвоенное примерно в течение четырёх недель.

Во **внутренностном мешке** имеется обширная полость; её природа, первичная или вторичная, пока до конца неясна. Целомическими отделами являются перикард, почечные мешки и генитальная полость.

Головоногие являются хищными **макрофагами** — они схватывают свою жертву руками и направляют ко рту. *Nautilus* в основном поедает раков-отшельников и их экзувии. Coleoida могут охотится на быстро двигающихся жертв (ракообразных, мелких

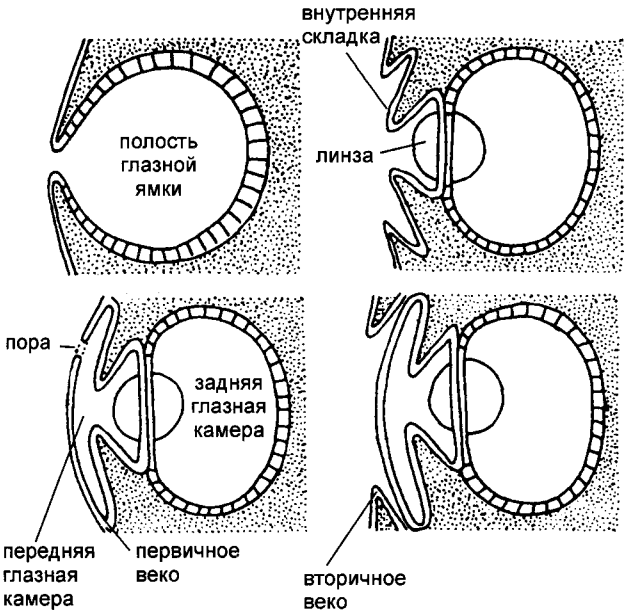


Илл. 440. Coleoida (*Sepia officinalis*), самка с физиологически брюшной стороны тела; мантийная полость вскрыта.
Из Kaestner (1969).

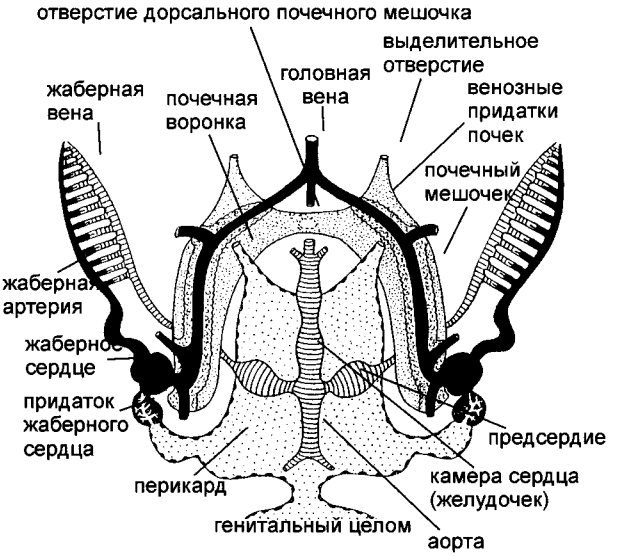


Илл. 441. Coleoida (*Sepia officinalis*), схема организации на продольном срезе.
Левый глаз повёрнут наверх на 90°; важнейшие кровеносные сосуды выделены косой штриховкой; целóм и почки белые со схематичным перитонеальным эпителием. По Stempel (1929), из Kaestner (1969).

http://jurassic.ru/



Илл. 442. Типы глаз у Cephalopoda.
А — открытая глазная ямка у *Nautilus*. Б — тип Oegopsides (передняя глазная камера открыта) у *Illex*. В — тип Myopsides (передняя глазная камера сообщается с внешней средой порой или совершенно закрыта) у *Loligo*. Г — тип Myopsides со вторичным веком у *Sepia* или *Octopus*. По Mangold-Wirz и Fioroni (1970).



Илл. 443. Coleoida (*Sepia*), расположение кровеносных, выделительных и дыхательных органов с физиологически спинной стороны тела.
Целомические полости показаны редкой пунктацией, а полости почек — густой пунктацией. По Stempel (1929), из Kaestner (1969).

головоногих, рыб). **Кишечный тракт** (илл. 389Е) U-образно изогнут. За **буккальной полостью** следует **пищевод**, **преджелудок**, **желудок** с впадающими в него пищеварительными железами (**печень**), далее **цекум** (слепой мешок желудка), **кишка**, **ректум** и **анус**. Плотная глотка, которая может поворачиваться в кровеносном синусе, содержит **челюсти** в виде попугайного клюва. Мелкие пищевые объекты проглатываются целиком, а от крупных откусываются части. Хорошо развитая **радула** проталкивает пищевые куски в пищевод (илл. 441).

Полость глотки над радулой сужена **латеральными долями**. У *Nautilus* они железистые, у Coleoida выстланы хитиновой мембраной с нерегулярными зубчиками. Они затрудняют обратное движение скользкой жертвы. У видов *Octopus* есть дополнительные зубчики под радулой и в протоке задних слюнных желёз, с помощью которых могут просверливаться раковины моллюсков. При этом в жертву попадает ядовитый секрет задних слюнных желёз. Токсичное действие секрета обеспечивается сочетанием аминов, энзимов и цефалотоксина (гликопротеид), который блокирует синапсы. Тетродотоксин синекольчатого осьминога (*Hapalochlaena maculosa*, Австралия) смертелен также и для человека.

Многие цефалоподы способны переваривать крупные жертвы внекишечно. Обычно же процесс пищеварения начинается в преджелудке и желудке, а заканчивается в цекуме, выходящем из желудка, спирально закрученном слепом мешке. Пищеварение полостное, осуществляется с помощью энзимов из желёз средней кишки. У Coleoida эти железы состоят из двух анатомически, гистологически и функционально различных частей, которые называются «печень» и «поджелудочная железа», хотя и не соответствуют одноимённым органам у позвоночных. В «печени», как в цекуме и кишке, происходит всасывание пищевых веществ.

Анус у *Nautilus* расположен на заднем окончании мантийной полости, а у Coleoida сразу позади воронки. У колеоид в заднюю кишку открывается выводной канал **чернильной железы** (илл. 441), чей секрет (**чернила**, **сепия**) содержит гранулы меланина в бесцветной жидкости. При опасности секрет освобождается наружу через заднюю кишку и анальное отверстие, и часто образует в воде «фантом», который отвлекает внимание агрессора, пока жертва уходит. У некоторых видов секрет содержит вещества, которые временно парализуют нападающего или блокируют его органы чувств.

Кровеносная система цефалопод самая совершенная среди моллюсков, она почти или полностью замкнута. Артериальная часть у всех единообразна, а венозная варьирует по группам. Соответственно числу жабр, у Nautiloida четыре, а у Coleoida два **предсердия**. Желудочек отделён от предсердий клапанами, которые предотвращают обратный ход крови. Три главные артерии направляют кровь к голове и воронке, мантии и сифону, кишке и, наконец, к гонаде. Работа главного артериального сердца, дополняется **жаберными** или венозными **сердцами** (в основании жабр) и сократимыми сосудами в руках и в мантии. Кровь собирается в вене vena cava и далее попадает к жабрам.

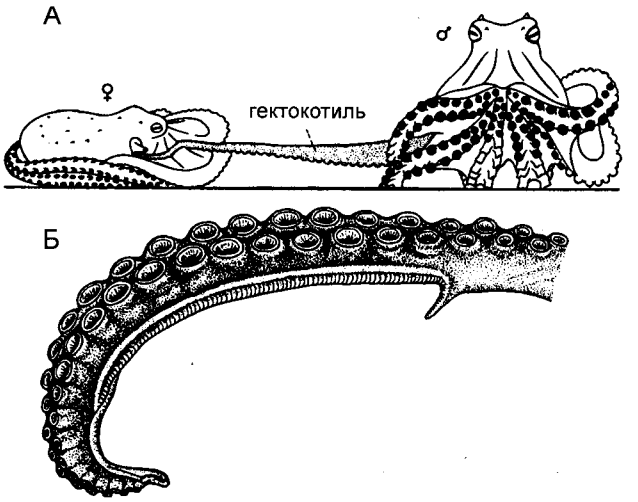
http://jurassic.ru/

Кровяной пигмент **гемоцианин** растворён в гемолимфе, поэтому капилляры могут иметь минимальное поперечное сечение. Способность гемоцианина к переносу O_2 ограничена: 2% объёма (мл O_2/100 мл крови) у *Nautilus* и 4,5% у *Loligo*. Поскольку кровь головоногих не может свёртываться, небольшие повреждения тела закрываются сокращениями мышц. Затем рана закрывается гемоцитами и позднее фиброцитами.

У **выделительной системы** есть многочисленные особенности: в накоплении и выведении экскретов участвует много органов, которые одновременно регулируют осмотические отношения в теле. Все Cephalopoda аммониотелические (среди экскретов преобладает аммиак — *прим. ред.*); жидкости их тела примерно изоосмотичны к морской воде, однако содержат относительно больше Ca^{2+} и K^+, меньше Mg^{2+} и SO^{2-}. У *Nautilus* ультрафильтрация имеет место в венозных придатках почек, через которые проходят афферентные (т.е. приносящие) жаберные сосуды; фильтрат отсюда попадает прямо в мантийную полость. У *Nautilus* две пары почечных мешков, в которых разветвлены вены. Экскреты (в основном, фосфаты кальция и магния) из крови переходят в почечные мешки, где частью хранятся и используются для построения раковины, частью выводятся через нефропоры в мантийную полость. У Coleoida только одна пара почечных мешков, соединённые с околосердечной сумкой ресничными реноперикардиальными каналами. Первичная моча образуется в придатках жаберных сердец; однако в процессах выделения и осморегуляции принимают участие также эпителий почечных мешков, жабры, реноперикардиальные каналы, другие целомические отделы.

Головоногие **раздельнополы**. Часто имеется отчётливый **половой диморфизм**, который выражается в разных размерах тела и пропорциях, а также в преобразовании одной или двух рук в **гектокотиль** (илл. 444) и в различном поведении. Исходно двусторонне-симметричная половая система вторично стала асимметричной; гонада непарная.

У самцов *Nautilus* один терминальный семенник, соединённый лигаментами (связками) с другими органами. Хотя семенник открывается щелями в целóм, сперматозоиды попадают не туда, а в дополнительный (акцессорный) орган, где образуются **сперматофоры**. Далее сперматофоры хранятся в толстостенном **мешке Нидгема**, откуда они попадают в медианный **пенис**, выводятся через воронку из мантийной полости в **орган Ван дер Хевена** и с помощью **спадикса** переносятся к самке. В половой системе самки яичник соединяется коротким тонкостенным каналом с **яйцеводом**, таким же недлинным и тонкостенным. Яйцевод расширяется и сообщается щелью с мантийной полостью. В яйцеводе имеется



Илл. 444. Octopoda.
А — спаривание *Octopus vulgaris*. Гектокотиль самца проникает в мантийную полость самки и переносит сперматофор. Б — *Octopus* sp. Кончик гектокотиля. А — по Racovitza (1894) из Meisenheimer (1921). Б — по Jatta из Meisenheimer (1921).

железистая ткань, где особенно мощно развиты **нидаментальные железы**, они занимают пространство между жабрами. Грушевидные яйца *Nautilus* прикрепляются к дну, поодиночке или группами.

Половая система Coleoida в общем совпадает или отличается небольшими деталями от половой системы Nautiloida. У самцов вместо спадикса одна или две **гектокотилизированные** руки, где присоски уменьшены или вообще отсутствуют. В других случаях просто на одной из рук в период размножения образуется жёлоб, по которому скользит сперматофор во время спаривания. У Oegopsida и Octopoda яйцеводы парные.

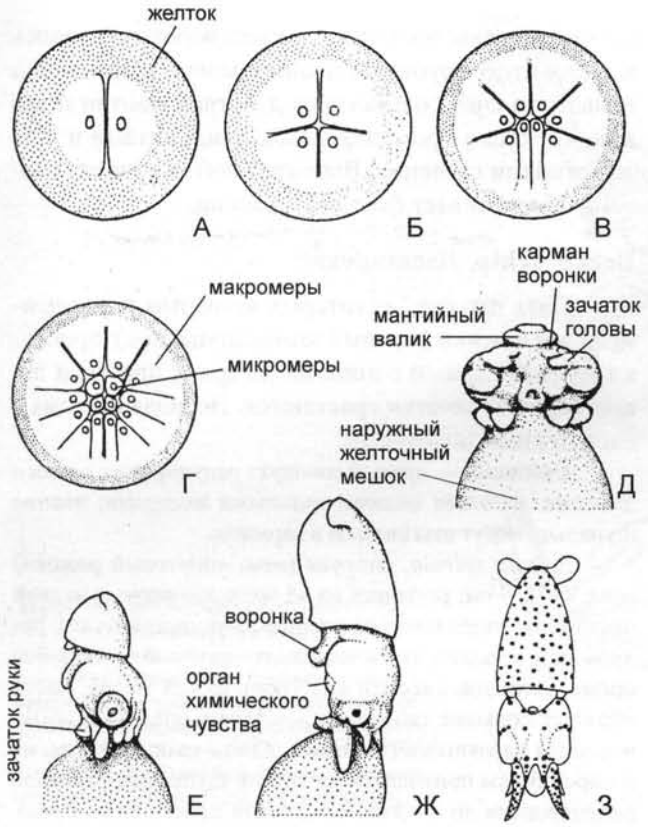
Размножение и развитие

Копуляция возможна в двух положениях: 1) голова к голове; при этом сперматофоры переносятся в семяприёмники самки; 2) бок о бок; партнёры плавают вместе, телами параллельно, при этом самец охватывает несколькими руками мантию самки, достаёт из своей мантийной полости несколько **сперматофоров**, быстро помещает их в мантийную полость самки и прикрепляет их там (илл. 444).

Суженная конечная часть сперматофора содержит «эякуляторный аппарат», который в ходе наступающей «реакции на сперматофор» выдавливает сперматозоиды из сперматофора. У некоторых видов сперматофоры проникают в яйцевод и даже в яичник. У отдельных видов сперматофоры достигают 1 м длины (сперматозоиды 0,5 мм).

Забота о потомстве у Cephalopoda редка. У осьминогов самка охраняет свою кладку и снабжает её свежей водой. Продолжительность жизни у Coleoida редко превышает три года, большинство умирает после копуляции и откладки яиц.

http://jurassic.ru/



Илл. 445. Cephalopoda (*Loligo vulgaris*). Ранний онтогенез от дискоидального дробления до формирования ювенильной особи.

А — двуклеточная стадия. Б — четырёхклеточная стадия. В— восьмиклеточная стадия. Г — 16-клеточная стадия (образование микромеров). Д — начало поднятия эмбриона над наружным желточным мешком (ротовая сторона). Е–Ж — последующие этапы дифференцировки, вид справа. З — особь, готовая к вылуплению. По Fioroni и Meister (1974).

Развитие до сих пор известно только для Coleoida (илл. 445). Дробление богатого желтком яйца неполное дискоидальное (похоже на дробление икринки костистых рыб Teleostei). Первая медианная борозда дробления соответствует проспективной оси рот-анус. Центральная плазма зоны дробления окружена желточной зоной, которая не дробится. Второе дробление создаёт четыре бластомера, которые попарно различаются по размерам. На 16-клеточной стадии имеются микро- и макромеры. Эмбрион далее обрастает желточную массу, которая, в конце концов, заключается во внутренний и (часто) в наружный **желточный мешок**. Эпителиальная обкладка желточного мешка (временная желточная энтодерма) перерабатывает и проводит питательные вещества из желточника в бластодерму. Вдоль анимально-вегетативной оси дифференцируются зачатки раковинной железы, глаз, ганглиев, воронки и ануса. В ротовой области, остающейся в соединении с желточным мешком, образуются руки. Мантийный валик охватывает тело в виде складки, в результате чего сзади появляется мантийная полость.

Два главных типа развития яйца определяются содержанием желтка: 1) из бедных желтком яиц (например, *Loligo*, *Argonauta*, *Octopus*) выходит планктонная личиночная стадия; 2) из богатых желтком яиц (например, *Sepia*, другие виды *Octopus*) выходит ювенильная донная стадия во временной оболочке, в которой есть хроматофоры, расположенные по характерной для конкретного вида схеме. Выход из яйца облегчается специальным **органом вылупления** (Hoylesches Organ), чей секрет локально растворяет яйцевую оболочку.

Систематика

Самые древние ископаемые головоногие (†*Plectronoceras*, †Ellesmerocerida) уже имели многокамерную раковину, но не имели регулируемой плавучести; эти животные, по-видимому, могли только ползать по дну. Дальнейшее эволюционное развитие осуществлялось по двум главным направлениям: 1) линия **†Palcephalopoda** — от †Ellesmerocerida к Nautiloida, †Endo- и †Actinoceratoida; 2) линия **Neocephalopoda**: от †Bactritoida с одной стороны к †Ammonoida и с другой стороны через †Belemnitida к Coleoida. В обеих линиях имеет место тенденция закручива-



Илл. 446. †*Stephanoceras* sp. (Ammonoida), юра; диаметр 10 см.

Аммониты — вымершие морские цефалоподы с диаметром раковины до 2,5 м. Известны с девона; в мелу вымерли (примерно 70 млн лет назад). Очень обычные фоссилии, часто служат руководящими ископаемыми, на которых основаны стратиграфические подразделения юры и частично мела. Мягкие части практически неизвестны. Помимо форм с плоскоспиральной раковиной имеются так называемые гетероморфы, частично или полностью раскрученные до совершенно прямых. Оригинал H. Lumpe, Staatl. Museum für Naturkunde, Штутгарт.

http://jurassic.ru/

ния исходно прямой раковины (илл. 437, 438); пустые (нежилые) камеры (**фрагмокон**) связаны сифоном с мягким телом в жилой камере. С помощью сифона в камерах фрагмокона регулировалось соотношение газа и воды и таким образом поддерживалась плавучесть. Вместе с тем, нога утратила ползательную функцию и превратилась в двоякий орган движения в толще воды и схватывания пищи. Стенки камер стали тоньше и легче, но для компенсации потери в прочности стали сложно складчатыми. Отпечаток места прикрепления септы к стенке раковины выглядит как прихотливо извитая «лопастная линия» (например, у †Ammonoida). Вокруг сифона образуется частично обызвествлённый чехол. В меловом периоде аммониты (достигавшие тогда 2,5 м в диаметре раковины) (илл. 446) дали изобилие форм и в значительной степени вытеснили наутилоидей. Но в верхнем мелу аммониты вымерли. Однако белемниты, появившиеся с начала карбона, на некоторое время пережили аммонитов. Среди причин вымирания многообразной группы называют усилившуюся конкуренцию с костистыми рыбами и морскими ящерами, появившимися в раннем мезозое: древние головоногие были вытеснены из поверхностных и прибрежных вод, куда позже снова вернулись в виде современных Uniductia и Octopoda.

2.1.3.1. **Nautiloida** (Terabranchiata), Четырёхжаберные головоногие

Раковина наружная, многокамерная, прямая, изогнутая или спиральная экзогастрическая. Известны с нижнего девона; с признаками единственного современного рода.

Nautilus spp., кораблик (Nautilidae) (илл. 435); пять видов с наружной экзогастрической раковиной до 27 см в поперечнике. Раковина поделена на камеры простыми септами. По бокам головы глаза, устроенные как камеры с отверстием, а также примерно 90 усовидных щупалец с влагалищами, организованные двух кругах. Дорсальные щупальца прирастают к головному капюшону, которым моллюск закрывает устье раковины. По две пары ктенидиев, предсердий и почек. Воронка из двух несросшихся лопастей. Живут на глубинах 50–650 м, активны ночью. Питаются живыми ракообразными, а также их экзувиями и, наверное, экскрементами. Индо-Пацифика.

2.1.3.2. **Coleoida** (Dibranchiata), Двужаберные головоногие

Раковина располагается внутри тела, изредка спирально закрученная, чаще редуцированная. Высокоразвитые глаза с линзами. Восемь или десять рук, вооружённые присосками или крючками для удержания жертвы. Два ктенидия и два предсердия. Редукция раковины позволяет развитие мощной мышечной мантии; поскольку лопасти воронки срослись в сплошную трубку, колеоиды могут эффективно плавать за счёт совместного действия мантии и воронки. Кожа с хроматофорами, иридоцитами и часто органами свечения. Высокоразвитая нервная система обеспечивает быстрые реакции.

Decabrachia, Десятирукие

Пять пар рук, из которых четвёртая пара удлинена для поимки жертвы (ловчие щупальца); присоски на стебельках и с шипами по краю; правые и левые нервные зачатки срастаются. Нервная система с гигантскими волокнами.

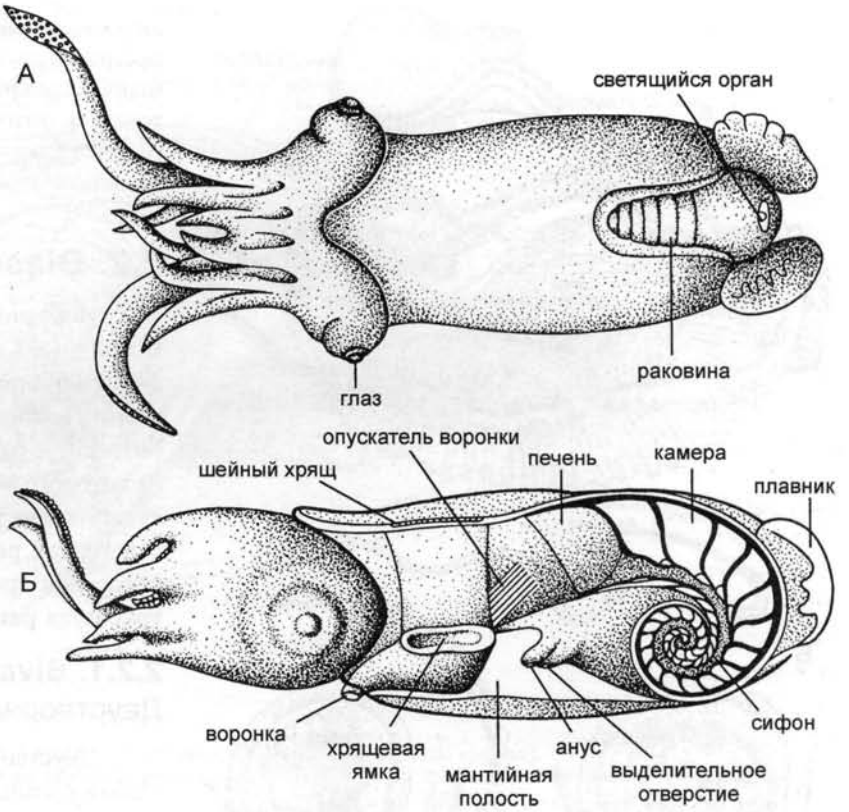
Uniductia — правый гонодукт редуцирован; самки с дополнительными нидаментальными железами; ловчие щупальца могут втягиваться в карманы.

Spirula spirula, спирула (нем. «почтовый рожок») (илл. 447), 6 см; раковина до 35 мм в диаметре, в задней части тела, спирально закрученная, эндогастрическая; радулы нет; в задней части тела жёлто-зелёный светящийся орган; батипелагический вид тропических морей, часто образует большие скопления. — **Sepia officinalis*, обыкновенная каракатица (Sepiidae), длина тела до 65 см, из которой 30 см приходится на ловчие щупальца; раковина редуцирована до овальной пористой пластины (сепион); руки с четырьмя рядами присосок; верхняя сторона тела серо-коричневая, но окраска быстро меняется в зависимости от настроения и обстоятельств; слегка зарывшись в песок, подстерегает добычу, в основном, раков и крабов, которых умерщвляет укусом челюстей; уходя от преследователей (рыб, птиц, морских млекопитающих), опорожняет содержимое чернильного мешка. Брачные партнёры долгое время живут вместе; в весеннее время самка откладывает примерно 550 яиц одной гроздевидной массой; распространена в Восточной Атлантике, Средиземном море, Северном море; ценится человеком как пищевой продукт. — **Loligo forbesi*, северный кальмар (Loliginidae) (илл. 448), длиной до 75 см; раковина редуцирована до эластичного перовидного гладиуса (илл. 437); тело стреловидное, с большими треугольными плавниками в задней части; искусные пловцы открытого моря; охотятся на рыб стаей, координируя все движения; в конце лета и осенью проникают из Восточной Атлантики в Северное море и западную часть Балтийского моря. Ценный пищевой продукт.

Oegopsida — передние глазные камеры широко открыты, часто с органами свечения. Остаток раковины в виде тонкого гладиуса; звездчатые ганглии связаны комиссурами.

Architeuthis princes, гигантский кальмар (Architeuthidae). Самое большое беспозвоночное животное в мире: длина тела с головой и руками 7 м, а с ловчими щупальцами примерно до 18 м; масса тела до 1 тонны. Тело тонкое, с плавниками на конце; на руках два ряда, а на булавовидных окончаниях щупалец четыре ряда присосок; встречается в Северной Атлантике на больших глубинах; останки этого кальмара много раз обнаруживались в желудке кашалотов, а на коже кашалотов иногда бывают шрамы от присосок. — *Lycoteuthis diadema*, «чудесная лампа» (Lyco-

http://Jurassic.ru/



Илл. 447. *Spirula spirula* (Decabrachia), «почтовый рожок».
А — самка, около 5 см длиной, вид сверху. Б — схема организации. Держится стаями в мезопелагиали тропической Атлантики и Индопацифики; вероятная продолжительность жизни 1–1,5 года. А — по Chun (1915) из Несиса (1987); Б — скомбинировано по разным авторам, из Götting (1974), с изменениями.

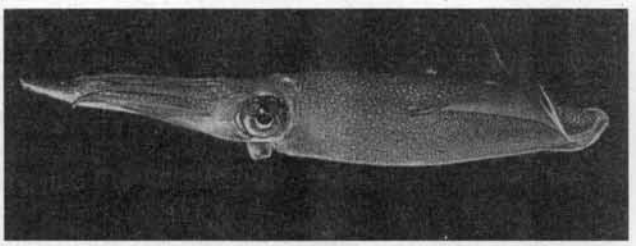
teuthidae), тело длиной 8 см; до сих пор известны только самки; на теле распределены 22 светящихся органа десяти разных типов, которые испускают свет четырёх цветов; в южных морях, до глубины 3 000 м.

Octobrachia (Octopodiformes, Vampyromorphoida), Восьмирукие

Четыре пары рук, между которыми натянута плавательная перепонка; нидаментальные железы отсутствуют; статоцисты двукамерные.

Vampyromorpha — мантия широко открыта, без замыкательного аппарата, восемь рук с одним рядом присосок без опорного кольца; чернильного мешка нет. Одна пара высокоразвитых органов свечения.

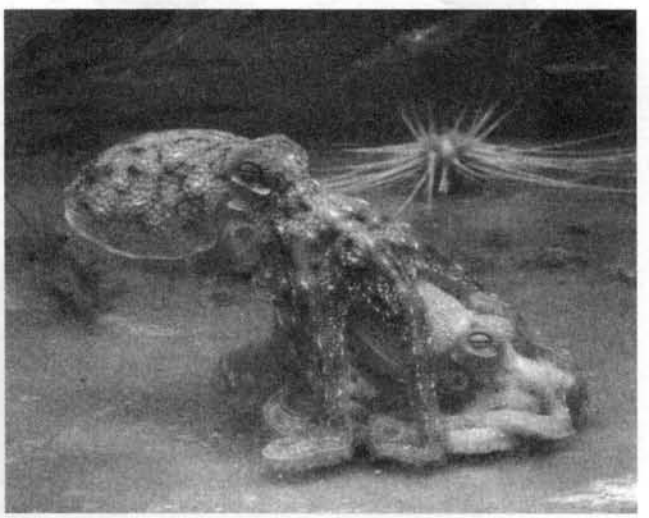
Vampyroteuthis infernalis (Vampyroteuthidae), до 25 см; батипелагический вид в тропических и субтропических морях.



Илл. 448. *Loligo* sp. (Decabrachia). Фото живой плывущей особи.
Оригинал K.J. Götting, Гисен.

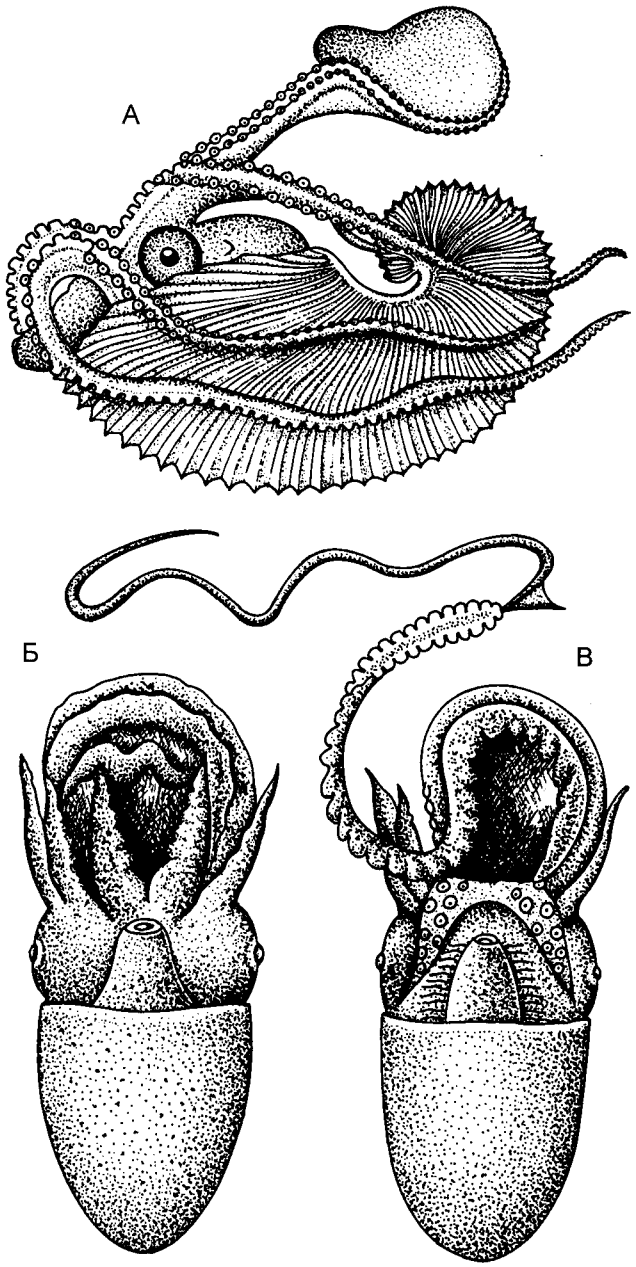
Octopoda, осьминоги — тело коренастое, мешковидное, с плавниками или без них. Покров головы продолжается в перепонку между руками. Восемь рук с двумя рядами присосок, лишённых стебельков и опорных колец. Органов свечения нет. Преимущественно бентосные животные.

Octopus vulgaris, обыкновенный осьминог (Octopodidae); в Северном море размером до 1 м, в Средиземном море до 3 м. Плавников нет. Предпочитает скальный грунт, где живёт в пещерах или в собственноручно созданных



Илл. 449. *Eledone* sp. (Octopoda). Спаривание.
Оригинал P. Emschermann, Фрейбург.

http://jurassic.ru/



Илл. 450. *Argonauta argo* (Octopoda), аргонавт.
А — самка с левой стороны, длиной до 45 см, во вторичной раковине. Эта однокамерная раковина секретируется и формируется не мантией, а лопастными расширениями первой пары рук. Самка сидит в раковине, держась за неё изнутри другими руками, в то время как концевые лопасти рук передней пары покрывают раковину спереди. Внутри раковины развиваются яйца, вплоть до вылупления личинок. Б, В — самцы с брюшной стороны, длиной примерно 2 см, со свёрнутым (Б) или вытянутым (В) гектокотилем (третья левая рука). При копуляции гектокотиль отделяется от тела самца и пролезает в мантийную полость самки, перенося единственный сперматофор. А — по Voss и Williamson (1972); Б — по Naef (1927); В — по Sowerby и Reeve (1861), все из Несиса (1987), с изменениями.

грудах камней; питается в основном двустворчатыми моллюсками и раками; ценится как пищевой продукт. — *Hapalochlaena* spp. — синекольчатые осьминоги (Octopodidae); ядовитый секрет их слюнных желёз опасен и для человека; побережья Австралии. — *Argonauta argo*, аргонавт, «бумажный кораблик» (Argonautidae) (илл. 450); самка находится во вторичной раковине размером до 20 см, которая построена двумя верхними руками и служит яйцевой камерой; карликовый самец размером около 1 см имеет гектокотиль, который отделяется при копуляции (поначалу гектокотиль в мантийной полости самки описан как паразитическая нематода).

2.2. Diasoma

Исходно роющиеся в грунте, билатерально-симметричные Conchifera с вытянутым телом, где рот и анус расположены на противоположных концах; раковина исходно открыта спереди и сзади. В раннем онтогенезе раковина появляется как единый зачаток, из которого в личиночном развитии у **Bivalvia** в результате перегиба по средней линии получается двустворчатая раковина, а у **Scaphopoda** в результате срастания краёв двух лопастей мантии образуется трубчатая раковина.

2.2.1. **Bivalvia** (Acephala, Pelecypoda), Двустворчатые моллюски, Ракушки

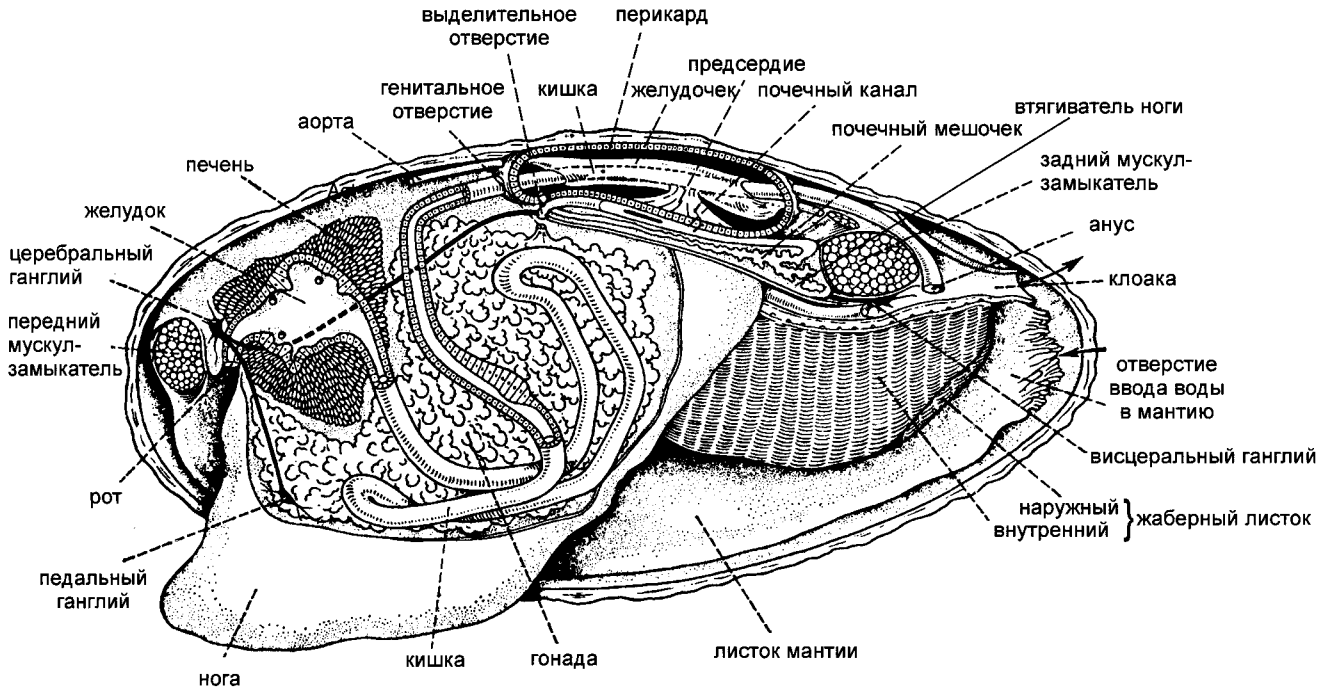
Двустворчатые — водные, жабродышащие Conchifera с сильно редуцированной головой и раковиной из двух частей. Они живут в море, солоноватых и пресных водах. Больше всего двустворчатых моллюсков на мелководьях, однако, некоторые встречаются даже на очень больших глубинах (*Yoldiella hadalis*: 10 000 м). Примерно 7 500 современных видов.

Строение

Двустворчатые моллюски произошли от зарывающихся предковых форм, у которых в порядке приспособления к жизни в осадке **редуцировалась** передняя часть головы до ротового отверстия и соответственно исчезли находящиеся на ней придатки. Переход к фильтрационному питанию вызвал полную утрату радулы. От роющих форм несколькими независимыми линиями произошли сверлящие виды, обладающие тонкой раковиной с острыми выступами. Исходно сплющенная, топоровидная нога модифицировалась в разных направлениях (илл. 452), например, приобретая ползательную подошву (Protobranchia, *Tellina*, *Venus*) или становясь присосковидной (Teredinidae). У многих видов нога рано прекращает рост — поэтому у активно ползающих ювенильных стадий нога относительно большая, а у сидячих или полусидячих взрослых маленькая. У полностью неподвижных видов (*Ostraea*) нога сильно редуцируется. Большую часть ноги занимают железы, среди которых особенное значение принадлежит биссусным железам.

Биссусные железы состоят из многих частей, производящих разные типы секрета: фенольные про-

http://Jurassic.ru/

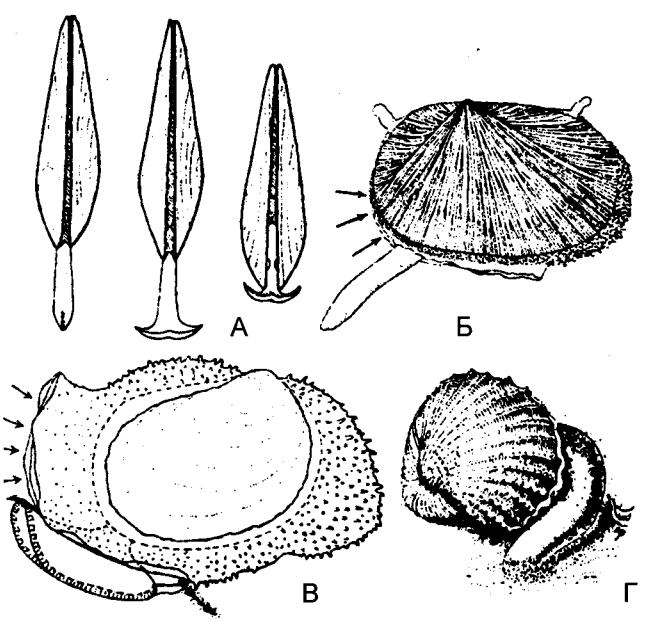


Илл. 451. Bivalvia. Схема внутренней организации (*Anodonta cygnea*).
Левая створка и левый листок мантии удалены; мягкое тело разрезано медианно. По Kukenthal, Matthes и Renner (1967), с изменениями.

теиды с высоким содержанием глицина, полифенолоксидазу и другие компоненты, совместно образующие затвердевающий материал, выходящий из биссусной ямки. При этом кончик ноги прижимает образующиеся клейкие нити биссуса к субстрату. До 75% массы нитей и до 26% массы прикрепительных дисков составляет коллаген. Часто способность к образованию биссуса ограничена ювенильной стадий жизни моллюска. С помощью этих пружинящих нитей животные прикрепляются к твёрдому субстрату и могут противостоять ударам волн.

Главная функция ноги — локомоция. При зарывании нога клиновидно заостряется и вонзается в грунт, после чего расширяется, заякоривается и сокращением ножных ретракторов подтягивает всё животное. При этом согласованно действуют мускулатура и перемещение жидкости в теле. Одновременно вода выпускается из мантийной полости, что облегчает зарывание: струёй воды может разрыхляться или отбрасываться осадок. Некоторые бивальвии (*Cerastoderma*) с помощью ноги могут отпрыгивать от нападающей морской звезды.

Сокращение мышечной внутренней складки мантийного края усиливает струю воды из мантийной полости; при этом выбрасываются чужеродные частицы и псевдофекалии (см. ниже). У Pectinidae и Limidae внутренняя складка мантийного края настолько мощная, что при её совместном действии с мускулом-замыкателем животное может плавать реактивным способом. Внутренняя складка контролирует также направление выброса воды. *Pecten*



Илл. 452. Bivalvia. Разные типы ноги.
А — заякоривающая нога (*Portlandia*) в трёх фазах движения. Б — ползательная нога (*Galeomma turtoni*). В — присосковидная нога (*Devonia perrieri*). Г — толкающая нога (*Acanthocardia echinata*), которой моллюск может резко отталкиваться. Очень обычна топоровидная нога — например, у *Anodonta* (илл. 451). По Yonge и Thompson (1976), с изменениями.

http://jurassic.ru/

плавает по горизонтали плоской левой створкой вверх. Верхняя мантийная складка перекрывает нижнюю, в результате при выбросе воды образуется подъёмная сила.

Мантия состоит из двух боковых листков, которые целиком охватывают мягкое тело (илл. 451). Край мантии чаще в виде трёх параллельных складок: 1) уже упомянутой внутренней складки, 2) срединной складки, где размещено много чувствительных клеток, и 3) внешней складки, создающей раковину. Исходно края мантийных листков свободны, однако у многих бивальвий, обитающих в осадке, они срастаются друг с другом. Даже при сросшейся мантии остаются два отверстия у заднего конца тела: ближе к брюшной стороне **вводное отверстие**, через которое вода втекает в мантийную полость, и ближе к спинной стороне **выводное отверстие**, через которое вода вытекает. Кроме того, остаётся, по меньшей мере, ещё одно отверстие по брюшному краю для свободного выдвижения ноги. Часто на заднем крае тела из мантийных лепестков образуются трубковидные выросты — **сифоны**, на конце которых вводное и выводное отверстия (илл. 460).

Сифоны могут срастаться друг с другом (*Mya*). Антагонистически действующие кольцевые и продольные мышцы создают возможность движения сифонов, особенно выдвижения и втягивания. Длина вытянутых сифонов определяется тем, насколько глубоко в грунт зарылся моллюск, который должен в тоже время сохранять сообщение со свободной водой над осадком.

Все **слои раковины** секретируются мантией. В дорсо-медианном положении обе створки соединены тканевой перемычкой, мантийным истмусом. Он выделяет **лигамент** (**шарнирную связку**). Лигамент образован необызвествлённой кутикулой и потому остаётся эластичным. По дорсальному краю левой и правой створок имеются чередующиеся ямки и выступы в виде зубов или планок, которые сочленяют створки при закрытии раковины. Всё это устройство, предотвращающее параллельное смещение створок, обозначается **замком** (в немецкой литературе более правильным считается «шарнир»)*.

Основные **типы замков** (илл. 454): (1) **таксодонтный**: много мелких равных зубцов (*Nucula*, *Arca*); (2) **гетеродонтный**: ограниченное число разных по форме зубов (*Cerastoderma*, *Venus*); (3) **десмодонтный**: на одной створке два зуба слиты в ложковидное образование (*Mya*); (4) **дизодонтный**: без зубов (*Ostraea*); (5) **изодонтный**: несколько симметричных зубов (*Spondylus*); (6) **гемидапедонтный**: маловыдающиеся зубы (*Tellina*). Иногда есть и другие твёрдые структуры: дополнительная пластина раковины, прикрывающая дорсально смещённый мускул-замыкатель у сверлящих бивальвий; у других сверлильщиков сифоны заключены в известковую трубку (Pholadidae); у корабельного червя (*Teredo*) отверстия сифонов могут замыкаться защитными пластинками (палетками), а сам ход в дереве изнутри выстлан известью; наконец, некоторые бивальвии строят жилые известковые трубки (*Gastrochaena*).

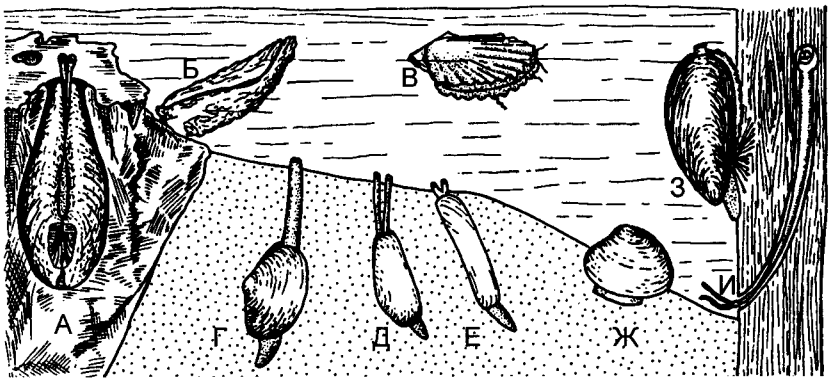
Обе створки соединены двумя поперечными **мускулами-замыкателями** (**аддукторами**). Эти мускулы действуют как антагонисты по отношению к напряжению эластичного лигамента. Внутренние слои лигамента часто простираются в замочную область, где они усилены **резилием** (**замочный хрящ**), который эластичным давлением увеличивает силу натяжения лигамента. Передний мускул-замыкатель редуцирован в некоторых группах (*Lima*, *Ostraea*). Мускул-замыкатель состоит из двух частей: медленных мышц, которые при небольшом расходе энергии могут долго держать раковину в закрытом состоянии (запирательный тонус), и быстрых замыкателей с фазовым сокращением. Место прикрепления аддукторов к внутренней поверхности створки хорошо различимо, поскольку в этой области кристаллическая структура раковины другая. Место прикрепления мускулатуры мантийного края тоже заметно как «**мантийная линия**»; у многих бивальвий она идёт параллельно краю раковины; у видов с втяжными сифонами мантийная линия часто глубоко впячивается внутрь, образуя синус.

Объёмистая **мантийная полость** простирается с обеих сторон тела между ногой и внутренней поверхности мантийного листка. В мантийной полости самыми заметными органами являются жабры. У примитивных бивальвий это **ктенидии** или **протобранхии**, по одной паре с каждой стороны тела (илл. 455A). Биением ресничек ктенидиев и самого мантийного эпидермиса создаётся поток воды для дыхания, который втягивает и мелкие органические частицы для дополнительного питания. У большинства высших бивальвий весь рацион целиком составлен из этих частиц — таким образом, к дыханию, первичному назначению потока воды, добавляется питание (а также прочистка мантийной полости, выброс экскретов, экскрементов и гамет).

Поверхность жабр у таких высших моллюсков увеличена (илл. 455B). В **филаментозных** (нитевидных) **жабрах** (**филибранхии**) от основания жабры в вентральном направлении тянутся две нити (филаменты), загибаются наподобие шпильки для волос и идут обратно в дорсальную сторону к стенке тела или мантии. В филибранхиях ресничные связки скрепляют соседние, следующие друг за другом филаменты, а тканевые перемычки соединяют нисходящее и восходящее колена каждого филамента. Сагиттальные группы ресничек могут объединять последова-

* В русской литературе эти структуры по-прежнему именуют «замком» (*прим. ред.*).

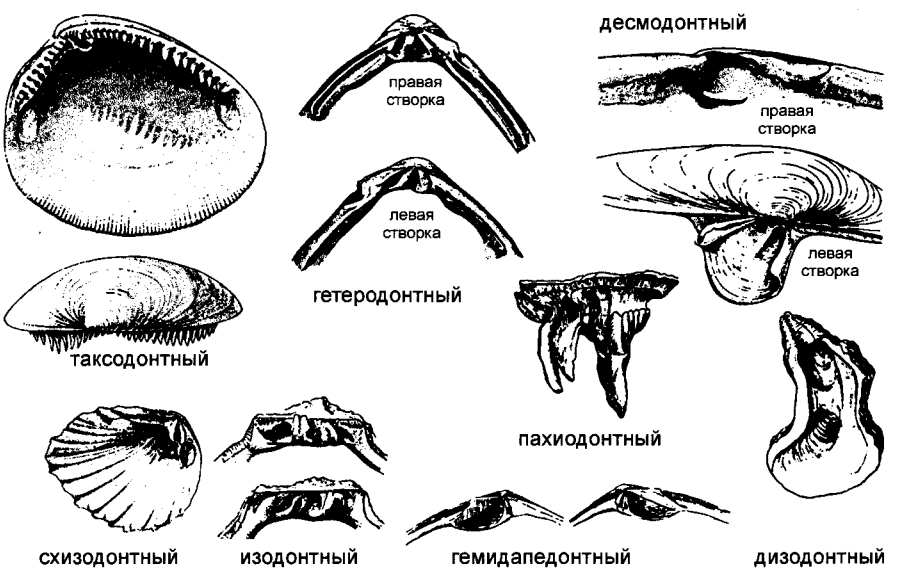
http://jurassic.ru/



Илл. 453. Bivalvia. Морские жизненные формы.
А — сверлящие формы (*Pholas*). Поверхность раковины с концентрической и радиальной ребристостью. Створки соединены только мускулами, а лигамент и замок редуцированы. Спереди со спинной стороны края створок резко согнуты и образуют отворот для прикрепления видоизменённых мускулов-замыкателей; на отвороте четыре дополнительные пластинки. Сверлят твёрдые субстраты, слегка растопыривая створки и поворачивая тело вокруг продольной оси. Б — эпибентические формы твёрдого грунта (*Ostraea*). Личинки опускаются на твёрдый грунт и потом крепко прикрепляются к нему левой створкой с помощью секрета ножной железы; животное всю жизнь проводит на одном месте в прикреплённом состоянии. В — подвижные эпибентические формы (гребешок *Pecten*). Края мантии не срастаются. При резком закрывании створок вода выбрасывается из мантийной полости, в результате чего животное может проплывать короткое расстояние (уходя от хищника). Г–Е — сидячие эндобентические формы мягкого грунта. Края мантии срастаются, образуя две трубки (сифоны) для ввода и вывода воды; длина сифонов и глубина зарывания моллюска в грунт взаимосвязаны. Г — песчаная ракушка (*Mya*), оба сифона в одном общем длинном чехле; животное на глубине 20 см в толще грунта. Д — пильчатозубая ракушка (*Donax*), с двумя раздельными сифонами. Е — черенок (*Ensis*), створки узкие вытянутые, ножевидные, сифоны короткие, в связи с чем задний конец животного находится сразу под поверхностью грунта. Ж — эпибентические обитатели мягкого грунта, зарывающиеся у самой поверхности осадка или частично. Венусы (*Chamelea*, *Venus*). З — сидячие эпибентические формы твёрдого грунта (*Mytilus*). Прикрепляются биссусными нитями к твёрдому субстрату или к раковинам других моллюсков (на мидийных банках). И — корабельные черви (*Teredo*). Створки раковины маленькие, превращены в сверлильный аппарат. Тело червеобразное, окружено мантией в виде трубкой; сверлят дерево, при этом внутренние стенки ходов выстилаются известью. По Storer, Usinger, Stebbins и Nybbaken (1972).

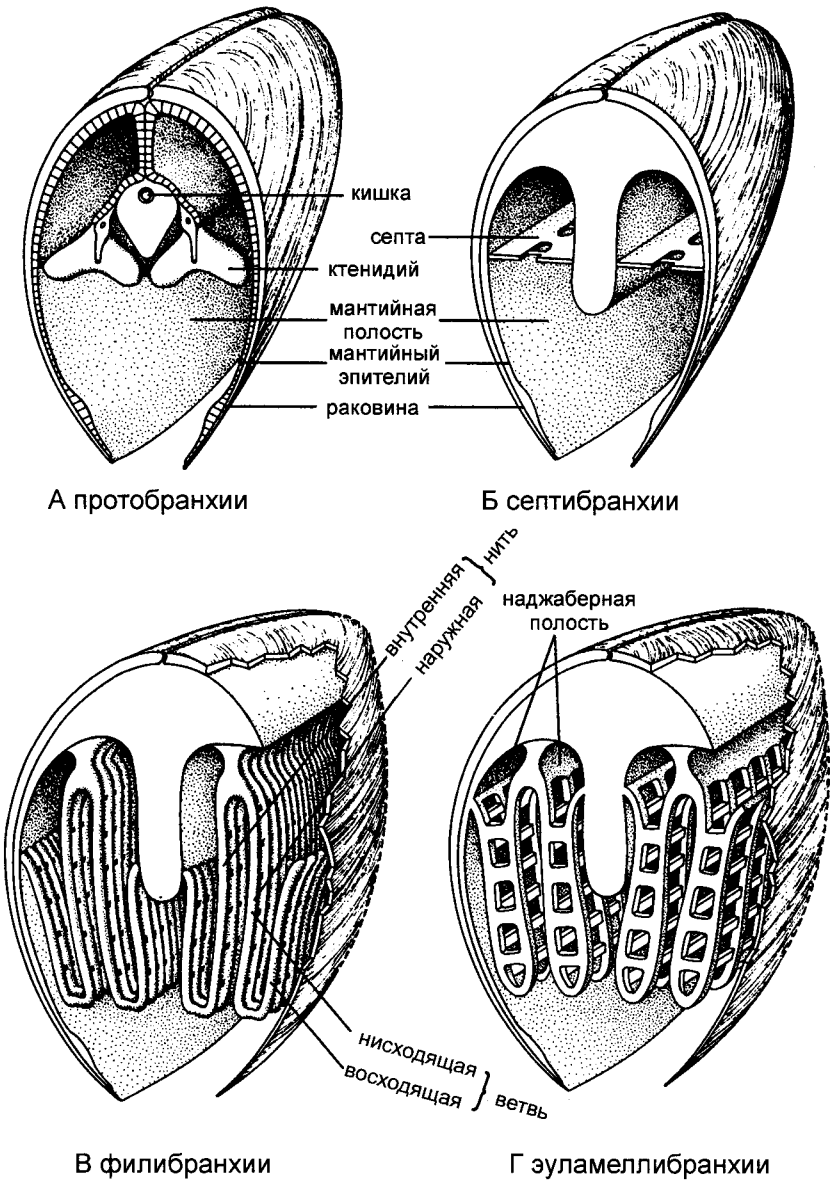
тельные филаменты в подобие сплошной пластины (**псевдоламеллибранхии**). Тенденция к образованию жаберных листков в конце концов приводит к формированию настоящих **пластинчатых жабр** (**эуламеллибранхии**). В этом типе филаменты соединены поперечными и продольными тканевыми мостиками, в результате чего получаются двустенные решётчатые ламеллы; в соединительных мостиках между филаментами проходят кровеносные сосуды. Дыхательная вода затягивается в мантийную полость, проходит жаберные листки и далее попадает в супрабранхиальное пространство, над жабрами под крышей мантии. Оттуда вода направляется к выводному сифону и выходит наружу. — У Septibranchia жабры совсем другие: мантийная полость поделена горизонтальной перегородкой (**септой**) с каждой стороны ноги на верхнюю и нижнюю камеры, которые сообщаются друг с другом щелями, через которые проходит вода (илл. 455Б).

На илл. 390Б представлена простая **нервная система** бивальвий. Хорошо развиты три главные пары ганглиев: **церебро-плевральные** (функция ко-



Илл. 454. Bivalvia. Важнейшие типы замков.
Из Götting (1974).

http://jurassic.ru/



Илл. 455. Bivalvia. Типы жабр.
А — одна пара ктенидиев расположена в мантийной полости таким образом, что создаваемый ресничками поток входящей воды сначала проходит через жабры и далее через верхнюю часть мантийной полости к выводному отверстию. Б — горизонтальная септа разделяет мантийную полость; через отверстия в септе вода течёт в дорсальный отсек мантийной полости и далее выходит наружу. В — многочисленные жаберные нити свисают с крыши мантийной полости и внизу загибаются вверх, наподобие шпильки для волос; между собой нити скреплены и стабилизированы, как минимум, группами ресничек. Г — соседние нити, а также нисходящие и восходящие ветви одной нити связаны тканевыми мостиками, что сильно увеличивает активную поверхность жабры. По разным авторам, с изменениями.

ординации), **педальные** и **висцеральные**, которые в большой степени автономны. Церебро-плевральные ганглии иннервируют переднюю часть тела (переднюю часть обоих мантийных листков, передний аддуктор, ротовые лопасти, статоцисты), педальные ганглии — ногу и ретрактор биссуса, висцеральный — заднюю часть тела с жабрами, гонадами, осфрадиями, сердцем и кишкой. Имеет место тенденция к концентрации ганглиев.

По мягкому телу распределены многочисленные, в основном, одноклеточные **рецепторы**, которые местами собраны в пятна. Имеются **статоцисты** в ноге, **осфрадии** в мантийной полости около заднего аддуктора и у некоторых видов глаза. Глаза на голове встречаются крайне редко, обычно они распределены по краю мантии, иногда в большом количестве.

У *Arca* может быть свыше 200 **глаз**, каждый из которых образован большим числом (до 250) элементарных глазков. У *Pecten maximus* примерно 60 глаз по краю мантии; каждый из них имеет угол обзора от 90 до 130° и двойную сетчатку, отделённую серебристым слоем (тапетумом) от пигментного слоя. Эти глаза иннервируются от висцерального ганглия.

Кишечный тракт (илл. 389 З), в сравнении с другими моллюсками, довольно сильно изменён. Радула и слюнные железы полностью отсутствуют. Nuculidae собирают около себя диатомей и фораминифер с помощью ротовых щупалец, тогда как высшие бивальвии, которых большинство, получают питание, фильтруя частицы из дыхательного потока воды.

На **жабрах** располагаются разные группы ресничек, которые создают поток воды и перенос частиц. Непригод-

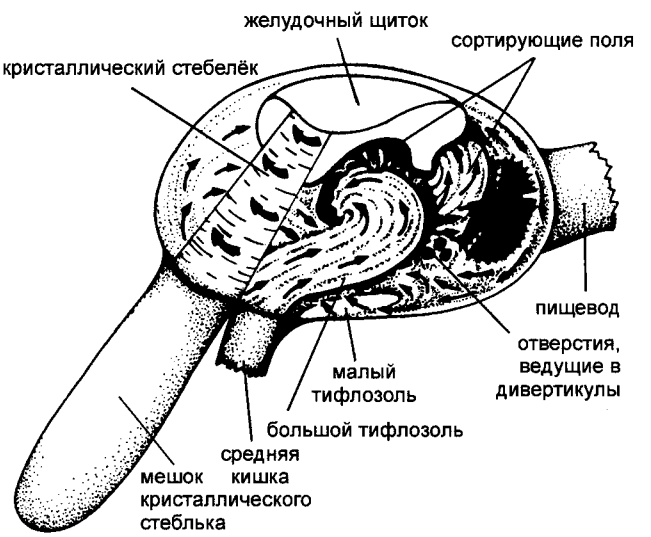
http://jurassic.ru/

ные частицы с помощью слизи от многочисленных мантийных желёз свёртываются в длинные колбаски и удаляются из мантийной полости в качестве «псевдофекалий». Двустворчатые моллюски вносят большой вклад в очистку воды и осаждение взвешенных материалов. Интенсивность фильтрации зависит от возраста и пищевого обеспечения, а также от факторов внешней среды (температура, солёность). Устрица *Crassostraea virginica* прокачивает через себя 4–15 л, а *Mylilus edulis* 0,16–1,91 л воды в час. Захваченные из воды частицы сначала сортируются на жабрах, а потом отбор годных для питания частиц завершается на ротовых лопастях. Реснички жабр в большинстве объединены в цирры, которые отстоят друг от друга примерно на 3 мкм и перехватывают более крупные комки; слизевая сеть задерживает частицы размером примерно до 1 мкм.

В качестве фильтраторов бивальвии играют важную роль в очистке водоёмов. Вместе с пищевыми частицами моллюск собирает и чужеродные или вредные вещества, которые накапливаются в возрастающем количестве в дивертикулах средней кишки и гонадах. Если такого моллюска съесть, можно получить тяжёлое отравление (болезнь «минамата» в Японии, случившаяся при ртутном заражении; динофлагеллятный токсин при «красных приливах»). Двустворчатые моллюски также улавливали из воды и переносили на людей возбудителей инфекций (холеры). Способность аккумулировать разные частицы создаёт возможность использования бивальвий для контроля и даже для улучшения качества воды: по причине их чётко определённых требований к условиям жизни, двустворчатые моллюски (как и брюхоногие) могут использоваться как индикаторы состояния окружающей среды.

Простое ротовое отверстие ведёт в короткий пищевод и далее в желудок, снабжённый сортирующими полями. С желудком соединены каналами **дивертикулы средней кишки** (илл. 451). У Nuculidae желудок имеет постеро-вентральный мешковидный вырост, где образуются пищеварительные ферменты для желудка. У других бивальвий эти ферменты находятся на образующемся в постеро-вентральном выросте «**кристаллическом стебельке**». Он постепенно растворяется по мере выдвижения в полость желудка, а ферменты освобождаются (илл. 456). Кристаллический стебелёк вращается вокруг своей оси за счёт биения ресничек внутреннего эпителия постеро-вентрального выроста. Стенки желудка защищены со стороны свободного конца столбика кутикулярной выстилкой (**желудочный щиток**). Освободившиеся ферменты растворяют движущийся в желудок из пищевода слизевый тяж с пищей; дальнейшая стадия пищеварения проходит в дивертикулах средней кишки. Непереваренные комочки направляются сразу в среднюю кишку, отходящую от задней части желудка. Пищеварение у Protobranchia внеклеточное и происходит в желудке. У других бивальвий пищеварение вне- и внутриклеточное, происходит в **дивертикулах средней кишки**, которые в виде ветвящихся канальцев находятся между соединительной тканью, желудком, мускулатурой и гонадами. Желудочный щиток и кристаллический стебелёк и совместно действуют как ступа и пестик — они могут разбивать крупные частицы. Средняя кишка делает несколько петель, у многих видов она проходит сквозь сердце и заканчивается анальным отверстием на вершине папиллы в мантийной полости.

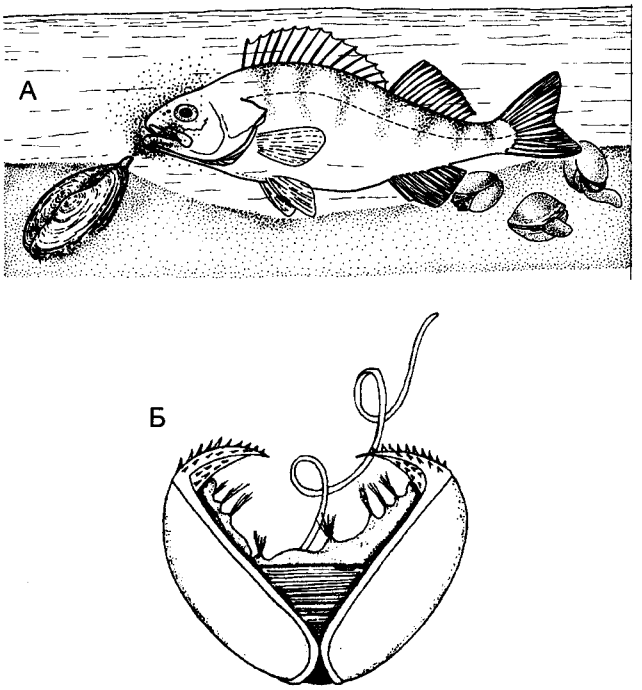
Большинство двустворчатых моллюсков питаются как **фильтраторы** взвешенными в толще воды частицами. Кроме них, есть виды (например, *Scrobicularia*), которые своим длинным вводным сифоном, как пипеткой, собирают съедобные частицы (детрит, диатомей, фораминифер и другие объекты сходного размера) с поверхности осадка вокруг себя. Некоторые бивальвии могут сочетать обе методики (например, *Macoma balthica*) и потому заселяют разные типы донных осадков. Есть и виды со специальными приспособлениями: (1) **Корабельный червь** (*Teredo*). (2) **Тридакна** (*Tridacna*). (3) **Хищники** и **падальщики** больших глубин, где нет достаточного для питания количества фитопланктона; они схватывают жертвы длинным вводным сифоном (некоторые Anomalodesmata) или резким нажатием жаберной септы, в результате чего получается сильный поток воды, увлекающий мелких ракообразных (Sep-



Илл. 456. Bivalvia (*Galeomma takii*). Желудок с сортирующими полями, желудочным щитком и кристаллическим стебельком, содержащим энзимы.

Входящие в желудок из пищевода (справа) пищевые частицы сортируются на ресничных полях. Биение ресничек вызывает вращение кристаллического стебелька; при этом стебелёк упирается в противоположную стенку желудка, механически укреплённую желудочным щитком. В своём вращении кристаллический стебелёк истирается о щиток, энзимы освобождаются и смешиваются с пищевой кашицей, которая далее переправляется в дивертикулы средней кишки (печень). Встречные потоки у основания желудка отбирают неусвояемые частицы и транспортируют их в среднюю (внизу слева) и далее в заднюю кишку, откуда они, в конце концов, выходят в виде фекалий. Тонкие стрелки: ход потоков, вызываемых биением ресничек; толстые стрелки: направление вращения кристаллического стебелька. По Morton (1973), с изменениями.

http://jurassic.ru/



Илл. 457. Развитие пресноводного крупного двустворчатого моллюска.
А — жизненный цикл. Личинки (глохидии) сначала локализуются у самки моллюска в её наружных жабрах, которые служат выводковыми камерами. Потом глохидии вместе с выходящим из мантийной полости потоком воды попадают во внешнюю среду и прикрепляются на рыб, либо в основном на их жаберный эпителий (*Unio*, *Margaritifera*), либо преимущественно на плавники (*Anodonta*) (ювенильная паразитическая фаза); после освобождения молодые моллюски падают на дно, где за несколько лет вырастают до половозрелого состояния. Б — глохидий. А — из Storer, Usinger, Stebbins и Nybakken (1972), с изменениями; Б — по разным авторам.

tibranchia). (4) Бивальвии у гидротермальных выходов, которые используют энергию окисления выходящих из источника сульфидов в симбиотических бактериях, локализованных внутри специальных клеток-бактериоцитов в жабрах (см. Pogonophora — сходным образом получают энергию бивальвии на редуцированных осадках). (5) Бескишечные бивальвии, получающие растворённые питательные вещества абсорбцией через жабры и за счёт симбионтов (*Solemya*).

Кровеносная система состоит из сердца с двумя латеральными предсердиями и желудочком, который охватывает заднюю кишку (вторичная черта). От желудочка отходят передняя аорта и задняя аорта, в которых направление тока крови поддерживается клапанами. Часть крови направляется в жабры и мантию, где обогащается кислородом. Далее она течёт к почкам, где смешивается с освободившейся от кислорода кровью, текущей от внутренних органов, и, пройдя по лакунам и синусам, снова попадает в предсердия.

Кровь играет ограниченную роль в транспорте O_2: у *Placopecten* кровь покрывает только одну треть потребности в кислороде. Всё же **гемолимфа** (кровь) составляет 63% сырой массы мягкого тела. Главное назначение крови — функционировать как антагонист для мускулатуры и таким образом осуществлять движения, особенно ноги и сифонов. Клапаны служат для того, чтобы локальные изменения давления в теле не создавали обратных течений в центральной части кровообращения. У спокойно лежащего на грунте *Placopecten magellanicus* частота пульсаций сердца семь ударов в минуту, каждое сокращение проталкивает 0,153 мл крови, а сразу после плавания эти показатели повышены соответственно до 14 ударов/мин и 0,39 мл крови.

В **выделительной системе** экскреты сначала проходят путём **ультрафильтрации** из сердца в перикард, а затем улавливаются ресничными воронками и переносятся в **реноперикардиальные каналы**. Эти каналы ведут в **почечные мешки** (органы Боянуса) и далее в два нефропора, открывающиеся в мантийной полости. У более примитивных бивальвий имеются **гоноперикардиальные каналы** между гонадами и перикардом, а гаметы попадают мантийную полость через выделительные каналы. У высших бивальвий имеются раздельные гонодукты и гонопоры. Экскреторной деятельностью занимаются также **перикардиальные железы** (кеберовы органы), где экскреты (конкременты) накапливаются и транспортируются в перикард.

Размножение и развитие

Двустворчатые моллюски преимущественно **раздельнополы**. Мужская и женская половые системы очень похожи друг на друга. Гонады парные, находятся тесной близости к частям кишечного тракта (илл. 451). Короткие гонодукты открываются в супрабранхиальное пространство. Копулятивных органов нет.

В одних и тех же группах могут быть близко родственные раздельнополые и гермафродитные виды. У последних гаметы чаще всего производятся в гермафродитных гонадах; реже бывают раздельные яичники и семенники.

Смена пола часто имеет место; при этом могут быть разные варианты:

1. Последовательный гермафродитизм: пол меняется один раз в жизни, чаще от мужского к женскому (протерандрия); протерогиния редка.

2. Ритмично-последовательный гермафродитизм: многократная смена пола (ювенильные *Ostraea* становятся половозрелыми как самцы, в следующий сезон размножения функционируют как самки, потом снова как самцы и так далее).

3. Альтернативная сексуальность: в популяциях с нормально функционирующими раздельнополыми особями у отдельных индивидов происходит непрогнозируемая смена пола (устрицы без заботы о потомстве, например, *Crassostraea virginica*: 70% молоди становятся сначала

http://jurassic.ru/

функциональными самцами, а во второй сезон размножения самцов и самок оказывается поровну).

Внешние факторы (прежде всего температура) влияют на созревание половых клеток путём регулировки нейросекретами. Интенсивное заражение паразитами может приводить к бесплодию. Гаметы чаще всего свободно выпускаются в воду, где и происходит оплодотворение. У многих видов это происходит в мантийной полости, что делает возможной последующую **заботу о потомстве**. Тогда развитие молоди совершается либо в просвете мантийной полости, либо в специальных выводковых камерах (марсупиях), преобразованных частях жабр.

В ходе **онтогенеза** появляется личинка **превелигер** с цельной ларвальной раковиной (продиссоконх). На следующей стадии (**велигер**) раковина перегибается по медианной линии и становится двустворчатой. Велигер вырастает в великонх; далее преимущественный рост ноги приводит к стадии **педивелигера**, уже ползающего по дну в виде ювенильной двустворки. У некоторых пресноводных бивальвий есть вторичные паразитические личинки: хаустории* (Mutelidae), **глохидии** (*Anodonta*, *Unio*) (илл. 457) и лазидии (*Anodontites*).

Систематика

В ископаемом состоянии двустворчатые моллюски известны с нижнего кембрия. У самых древних форм, помимо мест прикрепления мускулов-замыкателей, есть и другие отпечатки мускулов. Это указывает на возможность выведения бивальвий от некоего предка с цельной колпачковидной или блюдцевидной раковиной с несколькими парами дорсовентральных мускулов — ретракторов ноги. Характерный план строения двустворчатого моллюска развился при дорсомедианном перегибе раковины, уплощении тела с боков и перегруппировании мышц-ретракторов.

Систематическое разделение в значительной мере было основано на конструкции жабр, далее на строении замка и мускулов-замыкателей. Новая классификация бивальвий также только частично основана на филогении. Protobranchia сохраняют особенно много примитивных особенностей — они же принадлежат к числу древнейших форм, сохранившихся в ископаемом состоянии. По-видимому, именно от них произошли все остальные бивальвии.

* Хаусториями могут называть и личиночные органы эктопаразитической личинки — две трубки на переднем конце тела, которые прорастают в плавник рыбы — с их помощью личинка питается (*прим. ред.*).

2.2.1.1. **Protobranchia**, Протобранхии, Первичножаберные

Одна пара ктенидиев, каждый с двумя рядами жаберных лепестков; раковина с беззубым или таксодонтным замком; внутренняя сторона раковины с перламутровым или фарфоровым слоем.

**Nucula* spp. нукулы (Nuculidae); подвижная нога с ползательной подошвой; большие ротовые лопасти, собирающие пищевые частицы; важный объект питания камбалы; широко распространены, в том числе в Северном море. — **Portlandia arctica* (ранее: *Yoldia arctica*) (Nuculanidae); важная руководящая форма в бентосе на больших глубинах с очень холодной водой; использована для обозначения стадии геологической истории Балтийского моря. — *Solemya* spp. (Solemyidae); кишечный тракт упрощён или отсутствует, имеются эндосимбиотические бактерии; в иле и песке; Тихий и Атлантический океаны, Средиземное море.

2.2.1.2. Pteriomorpha

Раковина разнообразная по форме, часто с неравными створками. Прикрепляются к твёрдому субстрату застывающим секретом (биссусом). У многих мускулы-замыкатели неравные. Края мантии изредка срастаются; сифонов нет. Жабры — филибранхии разных типов. В основном относятся к эпифауне.

Arca spp., арки (Arcidae); в Средиземном море и Атлантике; таксодонтные; несколько видов прикрепляются биссусом к камням и раковинам; употребляется в пищу в сыром виде. — **Mytilus edulis*, мидия съедобная (Mytilidae) (илл. 453 3), до 9, редко до 15 см; раковина изнутри частично перламутровая; передний аддуктор маленький; живут плотными скоплениями на банках у нижней границы приливно-отливной зоны; прикрепляются биссусом к твёрдому субстрату, в том числе к особям своего вида; благодаря высокой интенсивности фильтрации (в районе Гельголанда 1–2 л/час) играет очень важную роль в очищении воды; важный продукт питания (в 1982 г. в торговлю поступило 420 000 т); паразиты *Mytilicola*: Copepoda (могут понижать стоимость продукта) или метацеркарии трематод (вызывая образование перламутровых наростов, портят внешний вид); космополит. Некоторые родственные виды также ценятся как пищевой продукт, их собирают и разводят. — *Lithophaga lithophaga,* морской финик (Mytilidae), сочетая механический и химический способы, сверлит известняк на литорали; Средиземное море. — *Pinctada* spp., жемчужницы (Pteriidae); с прямым замочным краем и единственным срединным мускулом-замыкателем; складчатые жаберные лепестки; нога с биссусом; в тёплых морях. Попавшая в тело чужеродная частица покрывается концентрическими слоями арагонита, часто превращаясь в драгоценную естественную жемчужину. Для создания культурального жемчуга в соединительную ткань, окружающую гонаду, имплантируют небольшой шарик, обычно высверленный из раковины другого экземпляра; через год или несколько лет жемчужница покрывает шарик многими слоями перламутра (примерно 0,3 мм в год). Культуральный

http://Jurassic.ru/

жемчуг внешне очень похож на природный, отличается только своим ядром. Разведение жемчуга — важная отрасль экономики, прежде всего в Японии (где в 1979 г. экспорт жемчуга составил 430 млн. $), а также в Шри-Ланке, Австралии и некоторых других странах южных морей. — *Pinna nobilis*, пинна (Pinnidae), длиной до 80 см; заострённым передним концом укреплена в песке; употребляется в пищу; обитает в Средиземном море. — **Ostrea* spp., *Crassostrea* spp., устрицы (Ostreidae); педивелигер при оседании (илл. 453Б) выдавливает из ножных желёз застывающий секрет и таким образом прикрепляет левую створку к субстрату; в тёплых и умеренных морях; ценный деликатес. Культивируется на банках: для оседания педивелигеров устанавливаются субстраты в виде вязанок прутьев, кровельной черепицы, раковин, которые потом переносятся в места выращивания молоди, а позднее на банки или в откормочные бассейны, где устрицы защищены от пищевых конкурентов (*Crepidula*) и врагов (морские звёзды, Brachyura, Neogastropoda). Товарного размера достигают примерно через четыре года (5–6 см). — *Pecten* spp., гребешки (Pectinidae), с тонкими створками, где левая и правая отличаются друг от друга; края мантии с глазами и щупальцами; некоторые виды могут плавать (илл. 453В); Северная Атлантика и Северная Пацифика. В Северном море часто встречается родственный вид *Chlamys varia*, размер 65 мм.

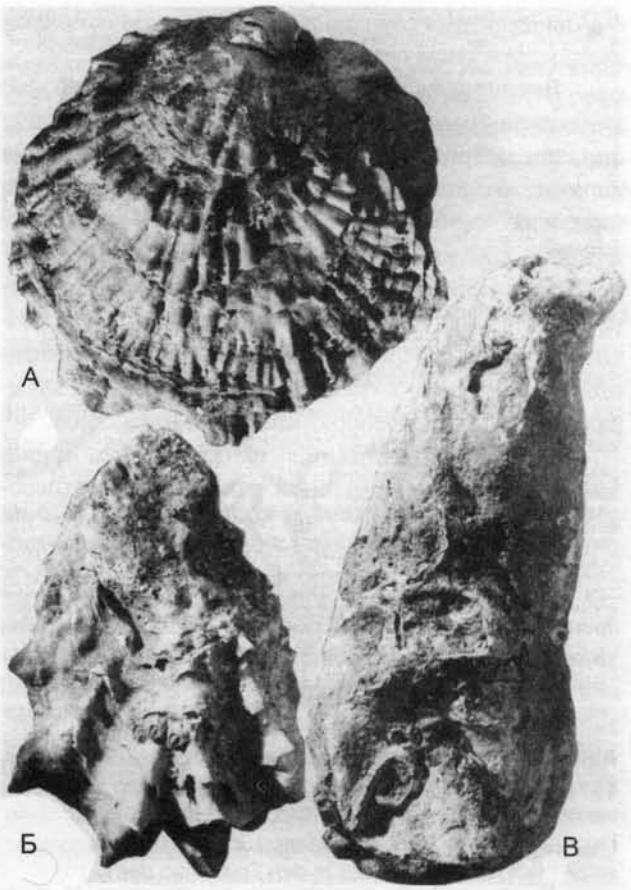
2.2.1.3. Palaeoheterodonta

Обычно одинаковые, плотно закрывающиеся створки, часто с перламутровым слоем; два аддуктора; края мантии не срастаются, но сзади формируют вводное и выводное отверстия; в большинстве случаев настоящие пластинчатые жабры.

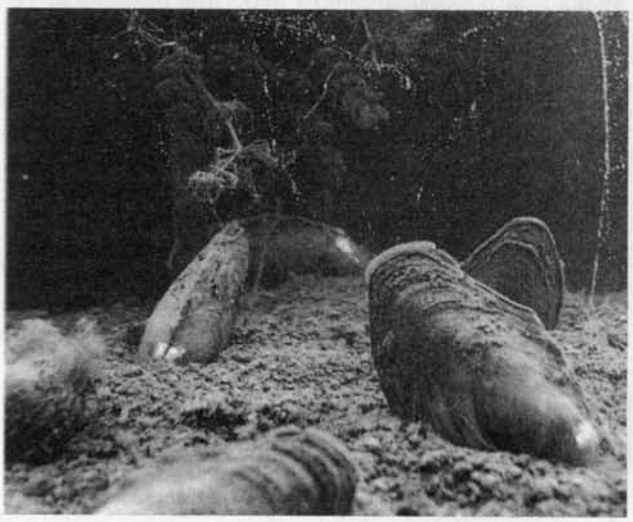
**Margaritifera margaritifera*, речная жемчужница (Margaritiferidae), 14 см; в бедных кальцием ручьях и речках с чистой водой. Яйца развиваются в жабрах, откуда освобождаются глохидии, без крючков, но с зубчиками по краю створок. Глохидии поселяются на жабрах рыб (например, ручьевой форели). Раковина со средним и внутренним слоями перламутра; образует медленно растущие жемчужины высокой товарной ценности. Голарктические, находятся под угрозой вымирания и потому охраняются. — **Unio* spp. перловицы (Unionidae); три среднеевропейских вида с многочисленными расами, размером до 10 см. Эмбриональное развитие в карманах наружных жабр; дальнейшее развитие глохидиев в жабрах рыб (илл. 457). Охраняются. — **Anodonta cygnea*, беззубка обыкновенная (Unionidae) (илл. 459), до 20 см; в Средней Европе несколько рас, в спокойной воде; глохидии развиваются в коже плавников рыб (илл. 457); охраняется. — *Anodontites* (в Южной Америке) и другие, африканские Mutelidae на личиночной фазе (лазидии, хаустории) паразитируют на рыбах.

2.2.1.4. Heterodonta

Раковины очень разные, без перламутра. Размеры от маленьких до очень больших (> 1 м). Замок очень разнообразный, у некоторых частично или полностью редуцирован. Мантийные края срастаются, по меньшей мере, сзади, образуя вводное и выводное отверстия, часто с сифонами. Жабры пластинчатые.

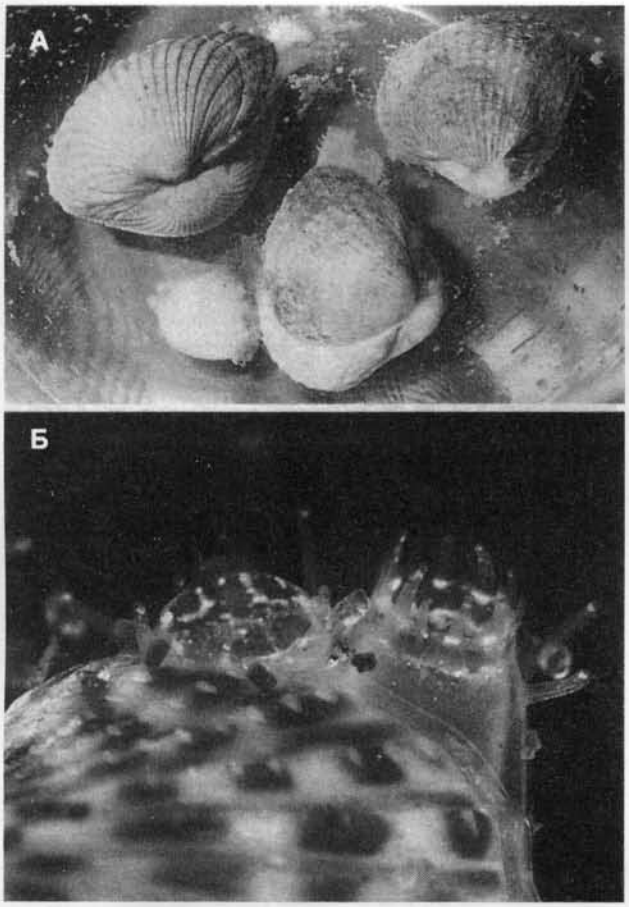


Илл. 458. Европейские и вселившиеся в Европу виды устриц.
А — *Ostrea edulis* (обыкновенная устрица). Б — *Crassostrea virginica* (португальская устрица). В — *C. gigas* (японская устрица). Оригинал K.J. Götting, Гисен.

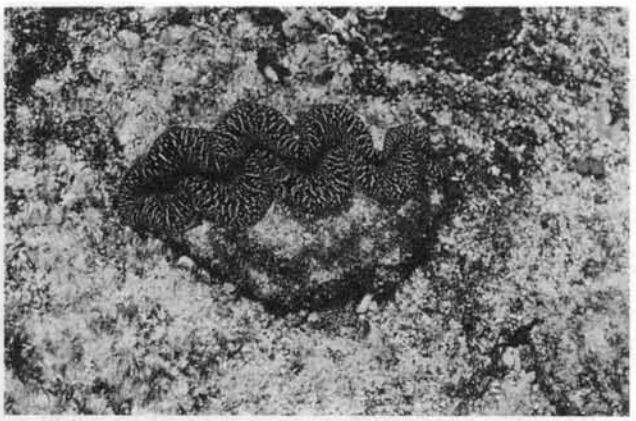


Илл. 459. Беззубки (*Anodonta cygnea*).
Размер 20 см, задний конец раковины торчит вверх из грунта. Оригинал K.J. Götting, Гисен.

http://jurassic.ru/



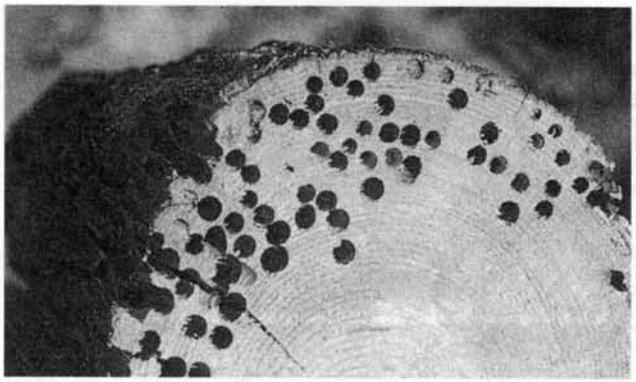
Илл. 460. Сердцевидки (*Cerastoderma edule*).
А — на естественном субстрате, с частично высунутыми сифонами (средняя особь); размер до 4 см. Б — задний конец тела с короткими сифонами. А — оригинал K.J. Götting, Гисен; Б — оригинал W. Westheide, Оснабрюк.



Илл. 461. *Tridacna crocea*.
Створки приоткрыты, края мантии с зооксантеллами выставлены на свет для фотосинтеза. Оригинал K.J. Götting, Гисен.

**Cerastoderma edule*, сердцевидка съедобная (Cardiidae) (илл. 460), 5 см. Размер и ребристость раковины зависят от среды обитания. Сифоны короткие, животные зарываются в самый поверхностный слой песка или иного мягкого грунта. Нога очень подвижна. В Западной и Южной Европе употребляется в пищу. — **Tridacna gigas*, тридакна (Tridacnidae) (илл. 461), до 1,2 м длиной и 200 кг весом. Раковина толстостенная. Мягкое тело повёрнуто в раковине примерно на 180°, так что дорсальные ткани с зооксантеллами обращены к свету. — *Ensis siliqua*, черенок (Cultellidae) (илл. 453E), узкая вытянутая раковина с почти параллельными дорсальным и вентральным краями; зарывается в песок; быстро двигается с помощью ноги и резко выпуская воду из мантийной полости. — **Macoma balthica*, макома, «балтийская камбаловая ракушка» (Tellinidae); округло-треугольная раковина со слегка заострённым задним краем; руководящая форма сообщества (зооценоза) рыхлых грунтов, от песчаных до илистых, на глубинах до 15 м; важный корм для камбал; на пустых створках часты круглые просверленные отверстия, оставляемые хищными Gastopoda. — **Scrobicularia plana* (Semelidae); обычна на илистой литорали, где зарывается на глубину до 10 см; длинным сифоном собирает мелкие пищевые частицы с поверхности осадка. — **Dreissena polymorpha* (Dreissenidae), 30 мм; в пресных и солоноватых водах; прикрепляется биссусом; раздельнополы и со свободноплавающей личинкой. Родина — бассейн Чёрного моря, откуда широко расселилась с начала XIX века; приносит вред тем, что забивает просвет водопроводных труб, охладителей и т.д. — **Pisidium* spp., горошинки (Pisidiidae); примерно 17 видов, до 15 мм длиной, в ручьях, реках и озёрах Европы и остальной Голарктики, иногда даже в экстремальных биотопах; молодь развивается в камерах на внутренних жаберных листках. — **Petricola pholadiformis*, американский сверлильщик (Petricolidae), 65 мм; сверлит более мягкие субстраты; исходно северо-восточное побережье Северной Америки, ныне распространился в морях Европы. — **Mya arenaria*, песчаная ракушка (Myidae), 12 см; левая створка с ложковидной пластиной; мощные сросшиеся сифоны; глубоко зарывается в песчаный и илисто-песчаный грунт. — **Pholas dactylus*, сверлильщик (Pholadidae) (илл. 453A), 10 см; сверлит подводные меловые породы; Восточная Атлантика, Средиземное море, Гельголанд. — **Barnea candida*, «крылья ангела» (Pholadidae); в подводных торфе, глине и дереве; Восточная Атлантика, до Балтийского моря. — *Zirfaea crispata*, шершавый сверлильщик (Pholadidae); сверлит торф, дерево, мел; Атлантика, Северное и Балтийское моря. — *Teredo* spp., корабельный червь (Teredinidae); распространён по всему миру, опасный вредитель подводных деревянных конструкций (илл. 453И, 462); у ювенильных особей типичный облик двустворчатого моллюска; при сильном росте в длину получается червеобразное тело с мантией, сросшейся в длинную трубку; на переднем конце маленькая раковина, функционирующая как сверлильный инструмент (её высота 8 мм при длине тела 20 см); весь ход в дереве выстлан изнутри известью, выделенной мантией; наружное отверстие хода так плотно закрывается, что моллюск в дереве может пережить несколько недель в пресной воде. В дивертикулах средней кишки продуцируются целлюлаза и глюкозидаза, таким образом, примерно 80% проглоченной целлюлозы и 15–56% гемицеллюлозы могут перевариваться. В этой пище мало азота и необходимых аминокислот, однако их недостаток восполняется симбиотическими бактериями, которые живут у основания жабр.

http://jurassic.ru/



Илл. 462. Спил выброшенного на берег ствола дерева, просверленного корабельным червём *Teredo* sp. Оригинал W. Westheide, Оснабрюк.

2.2.1.5. Anomalodesmata

В основном мелкие бивальвии (но как исключение, даже до 1 м) разного облика; края мантии срастаются, оставляя отверстие для ноги, а также вводное и выводное отверстия или сифоны. Жабры устроены как эуламеллибранхии или септибранхии. Морские, обычно гермафродиты.

Penicillus spp. (Clavagellidae); очень маленькие створки, целиком встроенные в известковую трубку (20 см), чей передний конец продырявлен, как сито, и окружён воротничком тонких трубочек; в песке и иле у нижней границы приливно-отливной зоны; развитие с планктонной личинкой или неизвестно; Красное море, Индо-Пацифика. — *Cuspidaria cuspidata* (Cuspidariidae), 15 мм; тонкая раковина, суженная назад; на илах; Атлантика и Средиземное море.

2.2.2. Scaphopoda, Лопатоногие

Скафоподы — исключительно морские, удлинённые, билатерально симметричные Conchifera, обитающие во всём Мировом океане, от эулиторали до глубины 7 000 м. В ископаемом состоянии известны с ордовика, а в современной фауне представлены 350 видами. Мантия и раковина срастаются в трубку. Раковина открыта с двух концов, обычно слегка изогнутая и коническая (илл. 463). Через большее отверстие, где находится главная часть мантийной полости, может высовываться нога со своими придатками. Меньшее противоположное отверстие позволяет обитающей в осадке скафоподе контактировать с поверхностью грунта и проводить воду через мантийную полость.

Голова состоит из ротового конуса с ротовым отверстием и кожных лопастей, расположенных в виде розетки. У основания ротового конуса берёт начало пучок длинных растяжимых **каптакул (ловчих нитей)**, которые на конце утолщены в виде колбочек и полые (илл. 464). Каптакулы ресничные, они пронизывают осадок в поисках фораминифер и интерстициальных организмов. Жертвы приклеиваются к колбочкам секретом двойных желёз и при сокращении продольных ретракторов в каптакулах подтягиваются в мантийную полость к ротовому конусу.

Нога цилиндрическая, на конце конически заострённая или дисковидно плоская с папиллами по окружности. С помощью ноги животное закапывается. Мускульными сокращениями нога утончается и заостряется; на ноге могут быть боковые эпиподиальные лопасти.

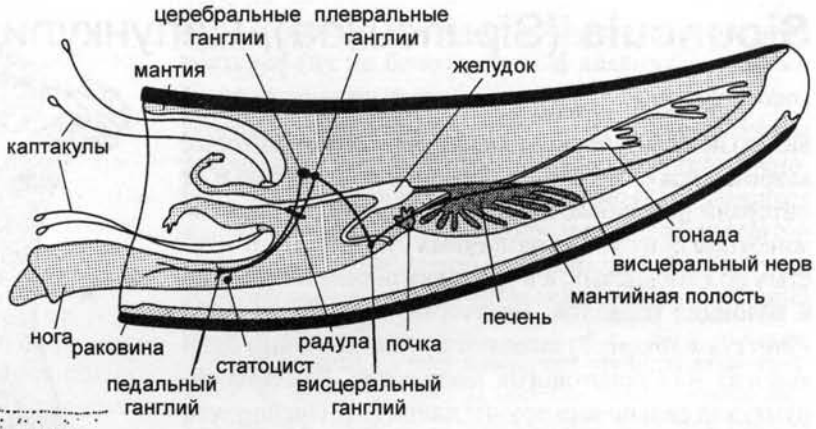
При перекачке гемолимфы в ногу, она вытягивается и глубже проникает в песчаный или илисто-песчаный осадок. Затем, при повышении давления гемолимфы и одновременном расслаблении кольцевой мускулатуры нога утолщается, а эпиподиальные лопасти расширяются и заякоривают ногу в грунте. При сокращении обоих ретракторов ноги подтягивается остальное тело с раковиной. Время от времени, с помощью сокращения ноги вода с силой выбрасывается из мантийной полости. Нормальный же поток воды через мантийную полость организуют ресничные поля мантийного эпителия.

Мантия сначала закладывается в виде двух лопастей, затем срастающихся в сквозную трубку, которая на обоих концах может закрываться сфинктерами. Мантийная полость простирается по всей длине раковины и тела. **Раковина** построена из призматических и перекрёстно-ламеллярных слоёв извести, которые по микроструктуре те же, что у двустворчатых моллюсков.

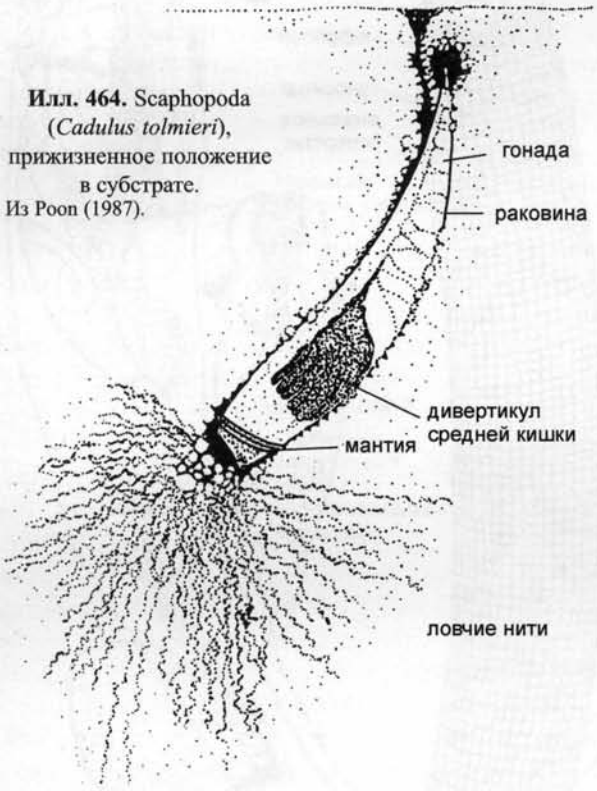
Нервная система билатерально симметрична, с парными **церебральными**, **плевральными**, **педальными** и **висцеральными** ганглиями. Кроме того, есть маленькие субрадулярные ганглии и периферические ганглии в каптакулах. В ноге находится одна пара статоцистов с многочисленными, очень мелкими статолитами. Чувствительные клетки в основном локализованы в каптакулах. Есть ли осфрадии, пока точно неизвестно; глаз нет. Имеется **субрадулярный орган** — по-видимому, хеморецептор.

Жабры отсутствуют — очевидно, дыхание осуществляется всем мантийным эпителием. **Пищеварительная система** (илл. 389Ж) устроена просто. Её конструкция как бы промежуточная между таковой у Bivalvia, где рот и анус на противоположных концах тела, и U-образной системой Cyrtosoma: в области желудка кишечный тракт поворачивает, средняя кишка сначала направляется ко рту, потом назад и, наконец, заканчивается анальным отверстием медианно в мантийной полости (см. илл. 465). Пища доставляется в рот, раздавливается и далее проталкивается относительно большой радулой (пять зубов в поперечном ряду). В желудке осуществляется внеклеточное пищеварение, а в прилегающих железах средней кишки всасывание. Средняя кишка делает, чаще всего, три петли. **Кровеносная система** очень проста и в основном состоит из лакун. Ранние авторы описывали пульсирующий сосуд («сердце») в перикарде, однако эти данные нужно проверять.

http://jurassic.ru/



Илл. 463. Scaphopoda. Внутренняя организация, вид сбоку.
Из Götting (1974), с изменениями.

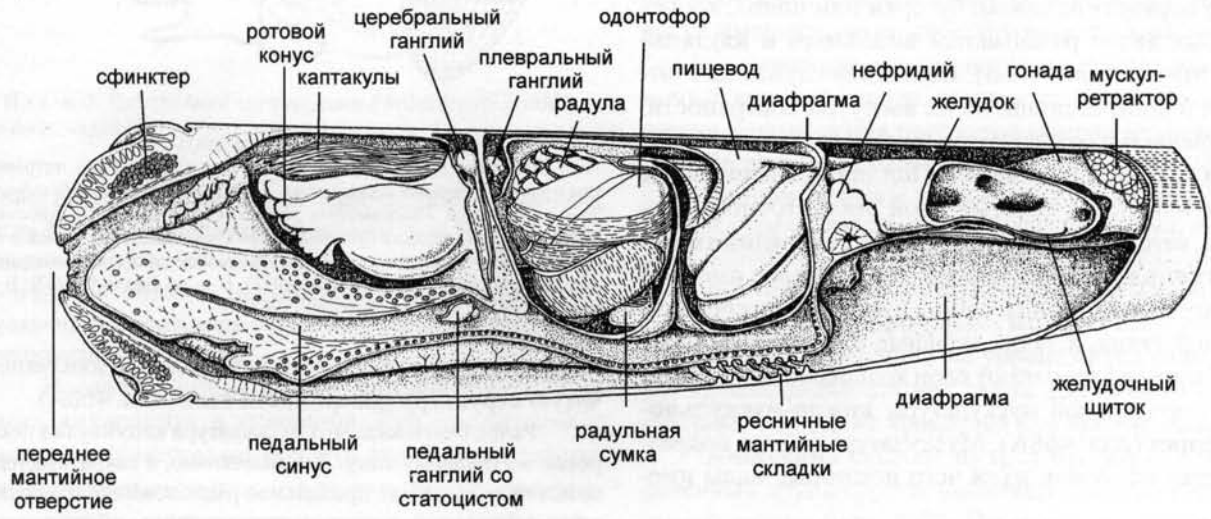


Илл. 464. Scaphopoda (*Cadulus tolmieri*), прижизненное положение в субстрате.
Из Poon (1987).

Выделительная система имеет примитивные черты. Одна пары лопастных **почечных мешочков**, которые не имеют связи ни друг с другом, ни с перикардом; они открываются короткими каналами в мантийную полость около анального отверстия. Правый почечный мешочек соединён с гонадой и выводит гаметы.

Скафоподы **раздельнополы**; гонада расположена в верхней части внутренностного мешка. Оплодотворение происходит в воде. **Развитие** эмбриона идёт под защитой яйцевой оболочки до стадии гаструлы, после чего личинка вылупляется и живёт в планктоне за счёт запаса желтка. У личинки позади рта закладываются две мантийные складки, которые затем срастаются. Таким же образом объединяются две части раковинного зачатка с образованием единой трубки.

**Dentalium entale* (Dentaliida), 4 см; раковина коническая, изогнутая, расширяется к переднему концу; нога с эпиподиальными лопастями и с невтяжным кончиком; каптакулы с десятью мускулами-ретракторами; Северная Атлантика, Северное море. — **Siphonodentalium lofotense* (Gadiliida), 6 мм; изогнутая раковина в виде слоновьего бивня, гладкая, круглая в поперечном сечении; нога с концевым диском, без эпиподиальных лопастей, с втяжным кончиком; Северная Атлантика, Средиземное море.



Илл. 465. Анатомия Scaphopoda (*Fissidentalium megathyrsis*).
Раковина, мантия и мускулатура частично удалены; нога срезана продольно. Оригинал G. Steiner, Вена.

http://jurassic.ru/

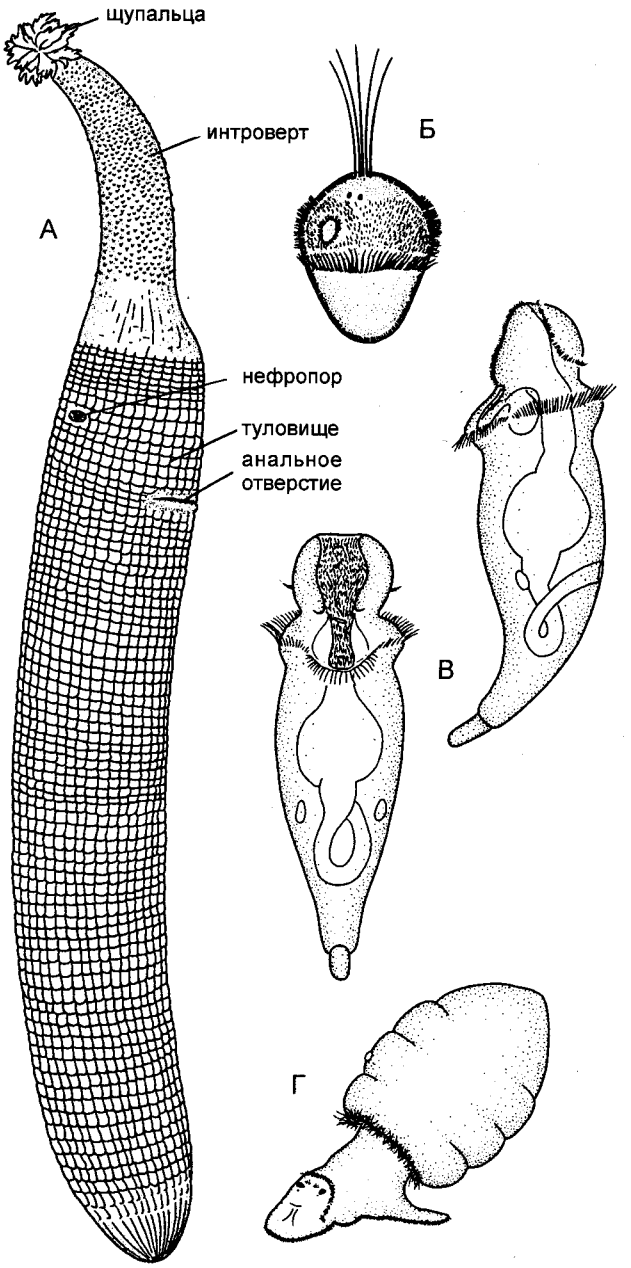
Sipuncula (Sipunculida), Сипункулиды

Sipuncula — небольшая группа (примерно 160 видов) исключительно морских организмов, которые встречаются от полярных регионов до тропиков и от литорали до глубоководной зоны. Эти полусидячие животные обитают на различных субстратах, от илистых до каменистых, а в тропиках поселяются также в колониях кораллов. Некоторые виды (например, *Phascolion strombus*) заселяют пустые раковины брюхоногих или лопатоногих моллюсков. Размеры сипункулид сильно варьируют: длина тела *Onchnesoma steenstrupii* составляет примерно 3 мм, а *Siphonomecus multicinctus* — более 50 см. В тропических регионах Тихого океана и в Юго-Восточной Азии некоторые из крупных видов употребляют в пищу. Sipuncula относят к Spiralia; развитие либо прямое, либо со стадией личинки.

Строение

Вытянутое несегментированное тело сипункулид подразделяется на цилиндрическое **туловище** и более тонкую переднюю часть, называемую **интровертом** (илл. 466А, 472А–В). Интроверт способен полностью втягиваться в туловище; его дистальная часть обычно несёт **щупальца**, которые либо окружают ротовое отверстие, либо лежат дорсально от него (илл. 466А, 467, 471, 472А–В).

Эпидермис, за исключением области щупалец, покрыт относительно толстой, эластичной **кутикулой**, сходной по строению с кутикулой кольчатых червей (илл. 203). Она состоит из тонкофибриллярного матрикса и взаимно перпендикулярных слоёв параллельных коллагеновых волокон, которые тянутся спирально вокруг тела под углом приблизительно 45° к его продольной оси. Поверхность кутикулы часто образует папиллы, бугорки или шипы, а у некоторых видов развиваются **анальный и каудальный щитки** (илл. 472В). Щупальца служат для дыхания и добычи пищи; на их вогнутой поверхности, обращённой к ротовому отверстию, имеется плотная лента подвижных ресничек. Под эпидермисом лежит более или менее толстый слой внеклеточного матрикса, который часто обозначается как **соединительная ткань** или кутис («кожа»). В этом слое имеются коллагеновые волокна, собственные клетки соединительной ткани, а также нервные и мышечные клетки. К кутису примыкают слои кольцевой, диагональной и продольной мускулатуры **кожно-мускульного мешка** (илл. 468А). Мускулатура иногда подразделяется на пучки, из-за чего некоторые виды имеют характерную продольно-исчерченную или решётчатую структуру поверхности тела (илл. 466А).

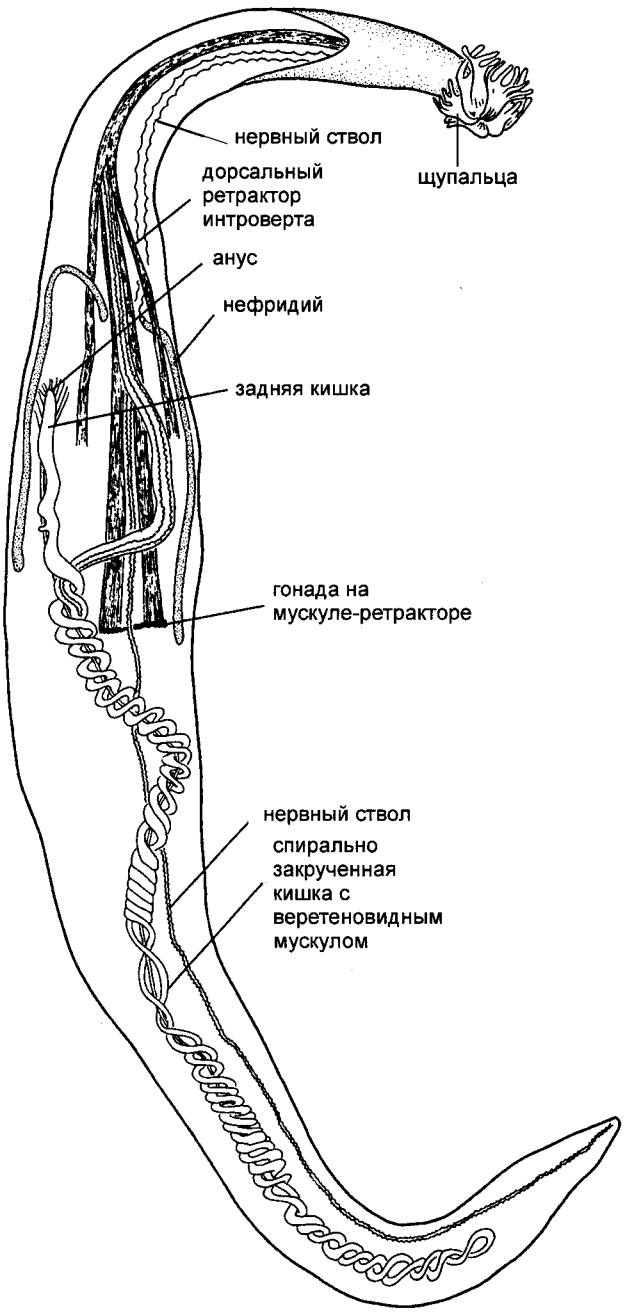


Илл. 466. Сипункулиды.
А — *Sipunculus nudus*. Взрослое животное с вытянутым интровертом и расправленными щупальцами. Б — трохофора *Golfingia vulgaris*. В— пелагосфера *Phascolosoma perlucens* (вид сбоку и с брюшной стороны; из внутренних органов изображены только кишечник и нефридии). Г — ползающая пелагосфера неизвестного вида сипункулид. А — по Stephen и Edmonds (1972); Б — по Gerould (1907); В — по Rice (1975); Г — по Jägersten (1963).

Ранее считалось, что мускулатура сипункулид построена по гладкому типу. Действительно, в сократившихся мышечных волокнах правильное расположение толстых и тонких филаментов отсутствует, не удаётся обнаружить и Z-дисков. Тем не менее, в вытянутом состоянии располо-

Gunter Purschke, Оснабрюк

http://jurassic.ru/



Илл. 467. Внутренняя организация *Phascolopsis gouldii*. По Andrews (1890).

жение сократимых элементов такое же, как в типичных косоисчерченных волокнах (например, у нематод и кольчатых червей): на поперечных срезах видны отчётливые A- и I-диски. Отличие заключается в том, что Z-диски сипункулид представляют собой не палочковидные, а веретеновидные структуры.

Нерасчленённый **целом** заполняет большую часть интроверта и туловища. Его пронизывают мышцы-ретракторы интроверта, неполный мезентерий и несколько тонких мышечных тяжей, прикрепляющихся к внутренним органам (осевая мышца кишечника, мышцы, поддерживающие пищевод и заднюю кишку). Число и расположение мышц-ретракторов (их не более четырёх) являются важными систематическими признаками. Внутренние органы покрыты частично ресничным **перитонеальным эпителием**, который ограничивает изнутри кожно-мускульный мешок. Часть перитонеума, прилежащая к кишке, может дифференцироваться в **хлорагогенную ткань**. Наполненный жидкостью целóм представляет собой гидростатический скелет, служащий опорой для мускулатуры.

При рытье по телу животного проходят перистальтические волны, вызванные попеременным сокращением кольцевой и продольной мускулатуры. При этом сначала выпячивается интроверт, который раздвигает грунт; затем его передняя часть утолщается и фиксируется в туннеле, что позволяет подтянуть туловище вперёд. Выпячивание интроверта происходит благодаря нагнетанию целомической жидкости в переднем конце тела, а втягивание его обратно в туловище — благодаря работе мощных мышц-ретракторов, которые прикрепляются около ротового отверстия (илл. 467).

Помимо единого туловищного целóма, имеется обособленный **щупальцевый целóм**, состоящий из кольцевого канала, щупальцевых каналов и одного или двух компенсационных мешков. У нескольких видов развиваются **целомические каналы** в толще эпидермиса (илл. 468А,Б). Сокращение компенсационных мешков при выпяченном интроверте нагнетает целомическую жидкость в каналы щупалец, что приводит к их расправлению.

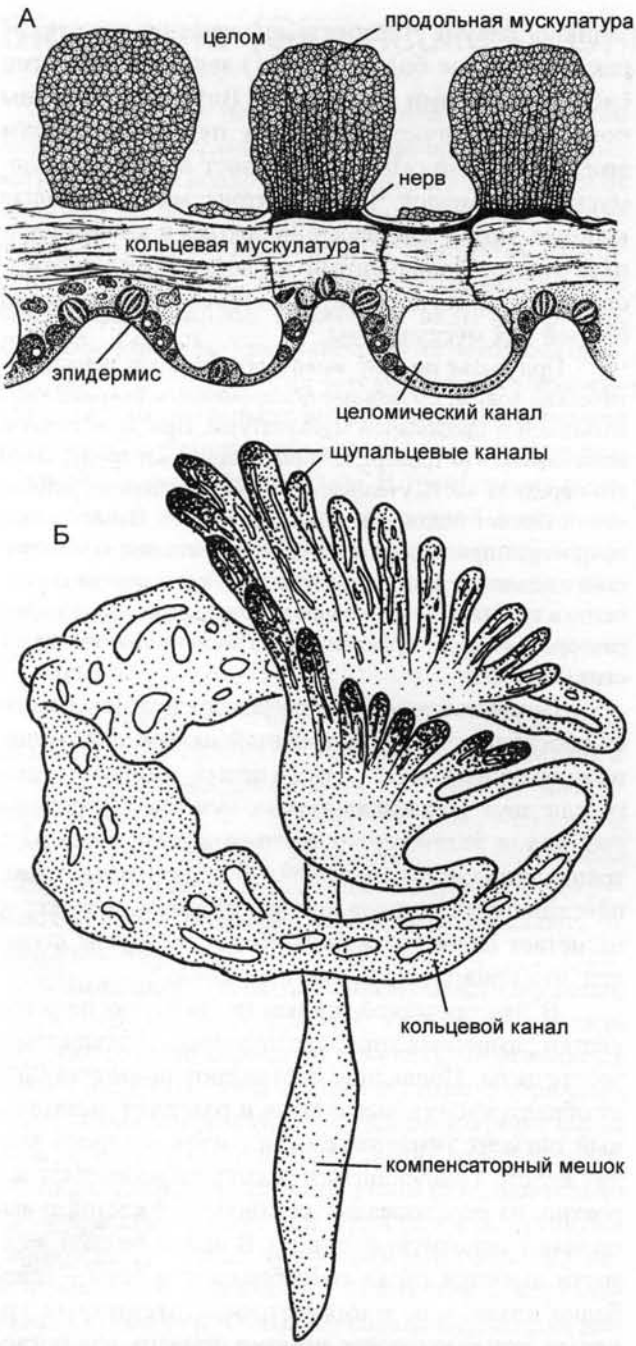
В целомической жидкости свободно плавают клетки различных типов: гранулоциты, гиалоциты и эритроциты. Последние составляют примерно 90% от общего числа целомоцитов и содержат дыхательный пигмент **гемоэритрин**, в состав которого входит железо. Гранулоциты и гиалоциты возникают, вероятно, из перитонеальных стволовых клеток и выполняют защитную функцию. В целомической жидкости имеются также своеобразные органы — свободно плавающие многоклеточные **ресничные урночки**, которые служат, помимо прочего, для поглощения и накопления продуктов обмена (илл. 469А).

Ресничные урночки развиваются в определённых участках перитонеума и затем отделяются от него. Дальнейшая судьба веществ, накопленных урночками, неизвестна; возможно, они выводятся через нефридии.

В большинстве случаев имеется одна пара мешкообразных **метанефридиев**, которые открываются наружу приблизительно на уровне ануса (илл. 467, 469Б). Нефридии служат также для вывода гамет, которые могут даже храниться там некоторое время.

Кишечник состоит из трёх частей, неясно отделённых друг от друга: пищевода, средней кишки и задней кишки (илл. 467). **Пищевод** по длине примерно соответствует интроверту. **Средняя кишка** со-

http://jurassic.ru/



Илл. 468. Целомические образования сипункулид.
А — целомические каналы в кожно-мускульном мешке *Sipunculus nudus*: поперечный срез в области туловища. Б — щупальцевый целóм *Phascolosoma granulatum*. С кольцевым каналом, окружающим ротовое отверстие, соединяется дорсальное кольцо меньших размеров, от которого отходят щупальцевые каналы; компенсационный мешок тянется назад. А — по Metalnikoff (1900); Б — по Selenka et al. из Tetry (1959).

стоит из нисходящей и восходящей ветвей, которые спирально закручены вокруг веретеновидного опорного мускула. Длина средней кишки примерно вдвое превышает длину тела. Восходящая ветвь переходит в короткую заднюю кишку, снабжённую одним или двумя слепыми выростами (**цекумы**, саеса). **Задняя кишка** открывается наружу на спинной стороне в передней части тела. Железистые клетки встречаются только в средней кишке, самая передняя часть которой обозначается как желудок.

Сипункулиды **питаются** в основном детритом, а также мейобентосными животными, бактериями и диатомовыми. Обитатели мягких субстратов заглатывают грунт без какой-либо избирательности; у *Sipunculus nudus* масса песка в кишке может составлять 50% массы тела. Виды, населяющие твердые субстраты, питаются с помощью щупалец, отфильтровывая пищевые частицы из воды. Имеются переходные варианты между этими двумя типами микрофагии.

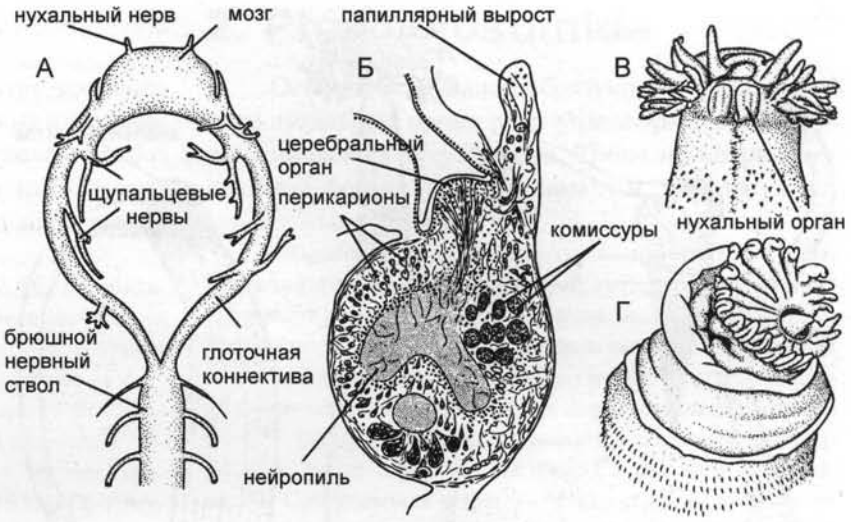
Нервная система состоит из двулопастного **головного мозга** (глоточного ганглия), лежащего дорсально позади рта, и непарного вентрального **нервного ствола**; эти элементы связаны парой **глоточных коннектив**. От нервного ствола отходят многочисленные боковые нервы, расположенные в большинстве случаев не строго симметрично (илл. 467, 470А). Сегментарные ганглии отсутствуют. Перикарионы нервных клеток располагаются вентрально по всей длине ствола, а нейропиль расположен дорсально в нервном стволе. В развитии *Phascolosoma agassizii* вентральный нервный ствол формируется из парных зачатков, что указывает на его исходно парную природу. Большая часть щупальцевых нервов и все глоточные нервы отходят от глоточных коннектив.

На туловище и, особенно на щупальцах сипункулид имеются многочисленные эпидермальные рецепторы, которые, однако, всё ещё мало исследованы. Из **органов чувств** наиболее характерны **нухальные органы** (илл. 470В,Г, 471) — густо покрытые ресничками области, расположенные дорсально между щупальцами, которые иннервируются непосредственно от головного мозга. По аналогии с нухальными органами полихет их считают хемосенсорными образованиями. Кроме них, могут присутствовать **глазки**, устроенные по принципу «пигментных бокалов», и так называемые **церебральные органы** — парные или непарные дорсальные эпидермальные впячивания, расположенные в области щупалец, которые тянутся внутрь и расширяются в колбообразные мешки дорсально от головного мозга (илл. 470Б).

Особые папиллярные выросты головного мозга, известные у видов рода *Sipunculus*, имеют либо нейросекреторную, либо сенсорную функцию (илл. 470Б).

Гонады в виде узких поперечных лент располагаются между вентральными мышцами-ретракторами интроверта (илл. 467). Ооциты и сперматоциты выделяются группами в полость целóма, где и проходит гаметогенез.

http://jurassic.ru/



Илл. 470. Нервная система и органы чувств сипункулид.
А — реконструкция центральной нервной системы *Golfingia vulgaris*. Б — продольный срез головного мозга *Sipunculus nudus* с церебральным органом и папиллярным отростком. В— щупальце и нухальный орган *Golfingia vulgaris*. Г — нухальный орган *Phascolosoma granulatum*, окружённый щупальцами. А — по Duenot из Hyman (1959); Б — по Metalnikoff (1900); В — по Theel из Stephen и Edmonds (1972); Г — по Selenka et al. из Stephen и Edmonds (1972).

Размножение и развитие

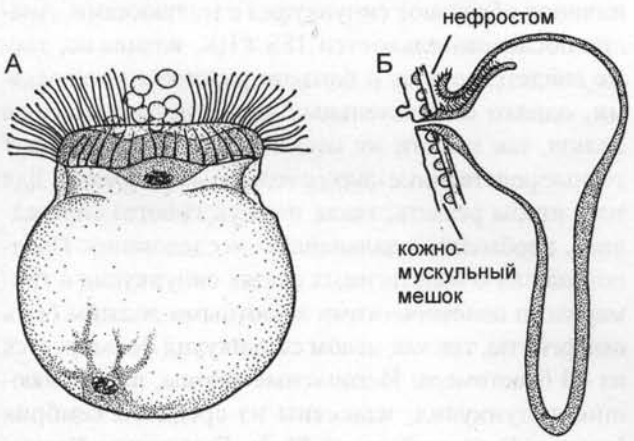
Все сипункулиды **раздельнополы**, за исключением протерандрического гермафродитного вида *Nephasoma minutum*. Ранее считалось, что сипункулиды размножаются только половым путём, однако у *Aspidosiphon elegans* и *Sipunculus robustus* было обнаружено бесполое размножение поперечным делением или почкованием в области туловища.

Примерно 15% особей в исследованной популяции *A. elegans* находились на разных стадиях бесполого размножения. Это позволяет считать, что, по крайней мере, для данного вида бесполое размножение вполне обычно. Перед отделением дочерних особей у них развиваются все органы, кроме интроверта, щупалец и заднего прохода. У *A. elegans* имеются гонады, но половое размножение у этих сипункулид пока наблюдать не удалось.

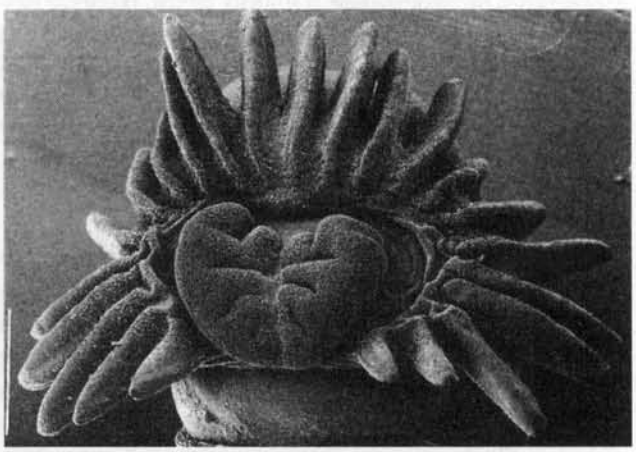
Бесполое размножение связано с хорошо выраженными **способностями к регенерации**. Большинство сипункулид могут восстанавливать утраченные щупальца, интроверт или даже всю переднюю часть тела. При этом эктодермальные структуры возникают, по-видимому, из брюшного тяжа недифференцированных клеток, а мезодермальные — из целомоцитов.

Самцы и самки внешне не отличаются. У некоторых видов соотношение полов сильно смещено в сторону самок. У *Themiste lageniformis* известны случаи факультативного партеногенеза.

Дробление яйца проходит по классическому **спиральному** типу. Относительная величина микро- и макромеров, а также дальнейший ход развития варьируют у разных видов в зависимости от количества желтка в яйце. Мезодермальные структуры формируются схизоцельным путём из двух продольных тяжей протомезодермы, которая образуется из клеток-потомков 4d бластомера. **Развитие** либо **прямое** (например, у *Nephasoma minutum*), либо **непрямое** с одной или двумя личиночными стадиями. Непрямое развитие всегда начинается со стадии **лецитотроф-**

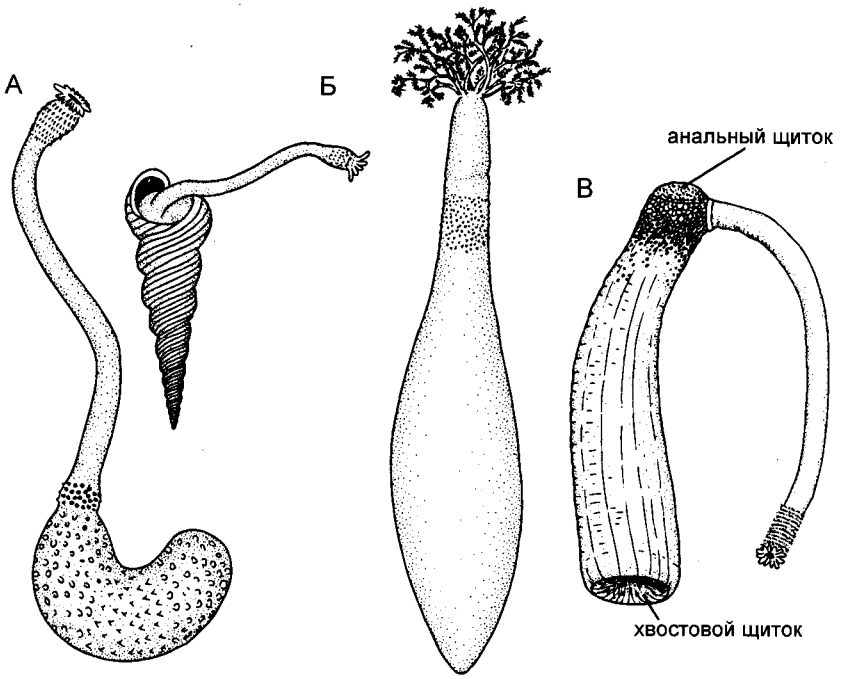


Илл. 469. А — свободно плавающая ресничная урночка из целомической жидкости *Sipunculus nudus*; в центре ресничного диска видны захваченные частицы. Б — продольный срез нефридия *Phascolosoma nigrescens*. А — по Selensky (1908); Б — по Shipley из Hyman (1959).



Илл. 471. Нухальный орган и венчик щупалец *Phascolosoma* sp. Масштаб 0,5 мм. Оригинал F. Wolfrath, Оснабрюк.

http://jurassic.ru/



Илл. 472. Внешний вид различных представителей Sipunculida.
А — *Phascolion strombus* в раковине моллюска *Turitella* и вне раковины. Б — *Themiste pyroides* с древовидно разветвлёнными щупальцами. В — *Aspidosiphon steenstrupii*. А — по Cuenot из Tetry (1959); Б — по Fisher (1952); В — по Selenka et al. из Stephen и Edmonds (1972).

ной трохофоры (илл. 466Б). Далее развитие может идти по одному из трёх вариантов: (1) трохофора претерпевает метаморфоз и превращается в ювенильную форму (напр., *Phascolion strombii*); (2) трохофора превращается во вторую личиночную стадию — **лецитотрофную пелагосферу** (напр., *Golfingia elongata*); (3) трохофора также развивается в пелагосферу, но последняя питается **планктотрофно** (например, *Sipunculus nudus*) (илл. 466В,Г). У большинства видов, для которых известны циклы развития, имеется стадия пелагосферы.

У многих видов планктотрофная личинка существует в планктоне довольно долго и, вероятно, может переноситься течениями на большие расстояния, в том числе между континентами. Личинка представляет собой главную расселительную стадию сипункулид, возможное средство всесветного распространения многих видов. Наличие разных типов клеток в терминальном органе пелагосферы указывает на то, что он может выполнять как сенсорную, так и прикрепительную функции. Возможно, этот орган участвует в выборе субстрата при переходе к бентосному образу жизни.

Систематика

Родственные связи сипункулид до настоящего времени являются предметом дискуссии. Исторически этих животных объединяли с Echiura и Priapulida в группу «Gephyrea» (Quatrefages, 1847) и считали промежуточным звеном между кольчатыми червями и иглокожими. Хотя искусственный характер группировки Gephyrea не вызывает сомнений, сипункулиды действительно имеют явные черты сходства с Annelida, Echiura и Mollusca: спиральное дробление, трохофороподобная первая личинка (однако, лишённая протонефридиев) и схизоцельное образование мезодермы из 4d бластомера. Кроме того, сипункулиды сходны с кольчатыми червями и эхиуридами по ультраструктуре кутикулы, а их центральная нервная система напоминает таковую аннелид, хотя и не разделена на сегменты. Гемоэритрин сипункулид обнаруживает высокую степень сходства с металлсвязывающим белком MP II полихет. Наличие нухальных органов ранее рассматривали как возможную синапоморфию Sipuncula и Polychaeta, однако новые сведения не подтверждают эту гипотезу.

В то же время крестообразное расположение микромеров при дроблении и некоторые признаки личинок сближают сипункулид с моллюсками. Анализ последовательностей 18S РНК, возможно, также свидетельствует о близком родстве с моллюсками, однако окончательных выводов сделать пока нельзя, так как эти же исследования подтверждают тесные родственные связи с кольчатыми червями. Для того чтобы решить, какая из двух гипотез справедлива, необходимы дальнейшие исследования. Предположения о родственных связях сипункулид с тримерными целомическими животными должны быть отвергнуты, так как целóм сипункулид формируется из 4d бластомера. Ископаемые формы, напоминающие сипункулид, известны из среднего кембрия (сланцы Бэрджес/Burgess Shale, Британская Колумбия), однако эти находки не проясняют филогению группы. Ниже приведена классификация сипункулид по Gibbs, Cutler (1987).

http://Jurassic.ru/

1. Sipunculida

Ротовое отверстие лежит в центре ротового диска и окружено щупальцами. Шипы на интроверте простого строения и чаще всего расположены без определённого порядка. Веретеновидный мускул средней кишки, как правило, не закреплён в задней части целóма.

**Phascolion strombus* (Phascolionidae), 50 мм, обитает в пустых раковинах моллюсков (часто в *Dentalium*). Один из самых обычных видов в европейских морях; встречается на илистых и песчаных грунтах на глубине от 4 до 3 800 м (илл. 472А). — **Nephasoma minutum* (= *Golfingia minuta*) (Golfingiidae), 15 мм, единственный известный гермафродитный вид; широко распространён у берегов Европы. — **Sipunculus nudus* (Sipunculidae), 35 см. Продольная мускулатура в виде отдельных пучков; в кожно-мускульном мешке туловища имеются целомические каналы. Обитает преимущественно в песчаных грунтах до глубины примерно 700 м; распространён в умеренных и тропических морях по всему миру; есть также в южной части Северного моря (илл. 466А, 468А, 469А, 470Б).

2. Phascolosomida

Основания щупалец образуют дугу, окружающую нухальный орган; периферические (околоротовые) щупальца отсутствуют. Шипы на интроверте сложной формы (загнуты назад) и располагаются правильными рядами.

**Aspidosiphon muelleri* (Aspidosiplionidae), 80 см. Имеются анальный и каудальный кутикулярные щитки; интроверт располагается в туловище эксцентрично. В Северном море чаще всего заселяет раковины моллюсков или трубки полихет сем. Serpulidae, но может обитать также в пустотах твёрдых субстратов и кораллов, на глубине до 1 000 м. Отверстие трубки закрывается анальным щитком. Широко распространён в восточной и западной Атлантике и в Средиземном море. — **Phascolosoma granulatum* (Phascolosomatidae), 10 см; щупальца окружают нухальный орган дорсально от ротового отверстия. Вид распространён от Норвегии до Азорских островов, обитает в заилённом песке, гравии, под камнями, в различных пустотах и между корковыми красными водорослями (*Lithothamnion*) (илл. 468Б, 470Г).

http://Jurassic.ru/

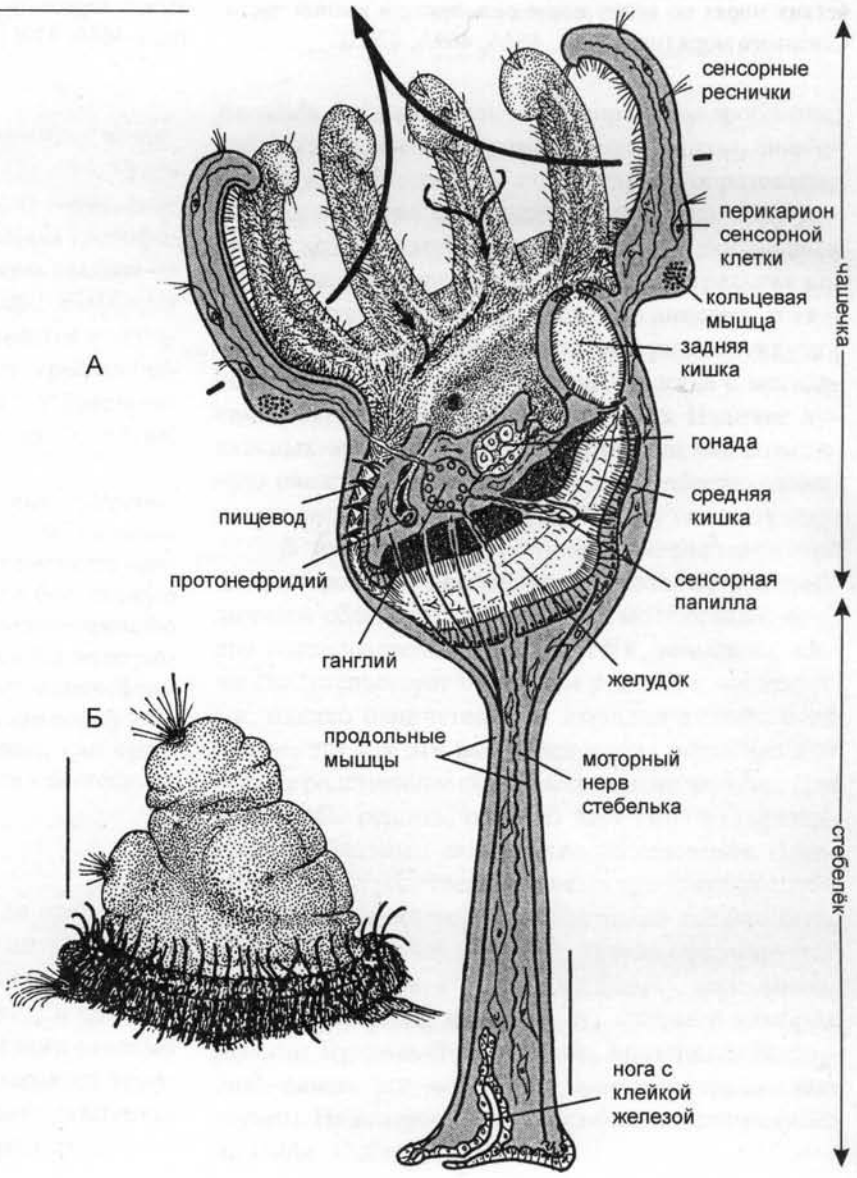
Kamptozoa (Entoprocta), Внутрипорошицевые, или Энтопрокты

Kamptozoa — морфологически однородная группа, объединяющая прикреплённых, почти исключительно морских мелких фильтрующих животных. Сейчас известно примерно 150 видов, многие из которых трудно различимы между собой. Треть всех видов составляют колониальные формы. Отдельная особь напоминает бокал на длинной ножке; верхний край прозрачного чашеобразного тела (Kalyx, или **чашечка**) несёт простой венчик ресничных щупалец. Отдельный зооид редко превышает в длину 1 мм (самый мелкий вид — *Loxomespilon perezi*, около 0,1 мм; самый крупный вид — *Barentsia robusta*, общая длина около 7 мм, длина чашечки 0,8 мм). Имеется ресничная плавающая личинка, сходная с трохофорой.

Peter Emschermann, Фрейбург

Отдельных особей внутрипорошицевых на первый взгляд можно спутать с гидроидными полипами, однако при более пристальном рассмотрении их легко отличить благодаря билатеральному строению тела, упругим щупальцам, которые не могут втягиваться, но только скручиваются над чашечкой, и резким кивающим или маятникообразным движениям стебелька. Характерные движения обусловили название группы (*греч.* kamptestai — кивать, кланяться).

Примитивные представители группы — одиночные формы, обладающие сильно выраженной способностью к бесполому размножению путём почкования от оральной стороны чашечки. У более продвинутых колониальных форм почкование происходит на оральной стороне стебелька, но связь между



Илл. 473. Kamptozoa.
А — схематизированный продольный срез. Первичная полость тела тонко пунктирована; верхняя стенка желудка зачернена. Стрелки показывают направление потока воды при фильтрации и транспорт пищевых частиц к ротовому отверстию. Гонада, протонефридий и боковые сенсорные папиллы условно изображены в медианной плоскости. Масштаб 500 мкм. Б — планктотрофная личинка *Barentsia matsushimana*. Масштаб 50 мкм. Оригинал P. Emschermann, Фрейбург.

http://jurassic.ru/

материнским и дочерним зооидами не прерывается (илл. 479). Таким образом, формируется либо плоский разветвлённый **столон**, который стелется по субстрату и несёт сотни отдельных зооидов, либо прямостоячее ветвящееся «деревце», иногда значительного размера (до 25 см высотой у *Pedicellinopsis fruticosa*), на ветвях которого располагаются в спиральном порядке тысячи зооидов.

Энтопрокты распространены по всему миру, особенно в прибрежных водах. **Одиночные** виды чаще всего поселяются на других беспозвоночных — губках, полихетах (илл. 480), сипункулидах, иглокожих и мшанках, иногда также на эхиуридах и ракообразных. Из-за малых размеров они часто остаются незамеченными. Более заметные **колониальные** формы обычно встречаются на субстратах, омываемых током воды, например на веточках гидроидов или раковинах двустворчатых моллюсков.

Строение

Чашечка заключает в себе все внутренние органы животного (илл. 473). Большая часть её объёма занята U-образным кишечником, который может быть окрашен в красный или зелёный цвет в зависимости от состава пищи. Ротовое и анальное отверстия, а также парные протонефридии и простые мешкообразные гонады открываются в окружённое щупальцами пространство, называемое **атриум** (илл. 475). В изгибе кишки лежит нервный узел, имеющий довольно простое строение, что связано с сидячим образом жизни энтопрокт.

Название **Entoprocta** (как и несколько устаревшее русское название «внутрипорошицевые мшанки» — *прим. перев.*), указывает на расположение анального отверстия **внутри** венчика щупалец. Этим энтопрокты отличаются от мшанок (**Ectoprocta**), с которыми их раньше сближали из-за сходного внешнего вида. У мшанок анальное отверстие расположено дорсально **вне** венчика щупалец.

В основании чашечка переходит в мускулистый **стебелёк**, базальная часть которого расширена в виде прикрепительного диска (ноги) и у более примитивных форм несёт клейкие железы.

Стенка тела состоит из однослойного клеточного эпидермиса с жёсткой кутикулой. Поверхность атриума и ресничная атриальная сторона щупалец покрыты более нежной студенистой кутикулой.

Электронно-микроскопическое исследование кутикулы энтопрокт показало, что она, как и у кольчатых червей, состоит из полисахаридного матрикса, в который погружены переплетённые фибриллы белковой природы (но не коллагеновые!), а также содержит небольшую долю хитина (5%). Микроворсинки эпителиальных клеток проходят через плотное сплетение фибрилл и достигают поверхности кутикулы, что, возможно, способствуют газообмену (илл. 203).

Под эпидермисом располагается базальная пластинка, а под ней — косо-исчерченные мышцы, которые в стебельке могут образовывать сплошной слой продольной мускулатуры (илл. 475Б), а в чашечке обычно распадаются на отдельные тяжи.

За исключением немногочисленных мышц глотки, сфинктеров кишки и мышц щупальцевой мембраны, у энтопрокт развита только продольная мускулатура. У одиночных форм продольные мышцы стебелька продолжаются в стенки чашечки.

С помощью продольной мускулатуры животные способны сокращать тело, а также выполнять кивающие и маятникообразные движения, располагая венчик щупалец оптимальным образом по отношению к току воды. Жёсткие стебельки колониальных видов из семейства Barentsiidae, механически более выгодные при неограниченном росте столона (илл. 479А), имеют определённую подвижность благодаря мускульным сочленениям (сегментация).

У более продвинутых колониальных форм мышечные системы стебелька и чашечки разделены кольцевой перетяжкой. По этой «шейке» может происходить отрыв чашечки (зона роста и регенерации чашечки). Сужение затрудняет обмен веществ между чашечкой и стебельком. Это компенсируется работой мышечного насоса (так наз. «звёздчатый аппарат»), ритмичные сокращения которого создают попеременный ток жидкости между чашечкой и стебельком. Звёздчатый аппарат формируется из продольной мускулатуры дистального отдела стебелька; его наличие рассматривается как синапоморфия всех колониальных Kamptozoa (за исключением *Loxokalypus*).

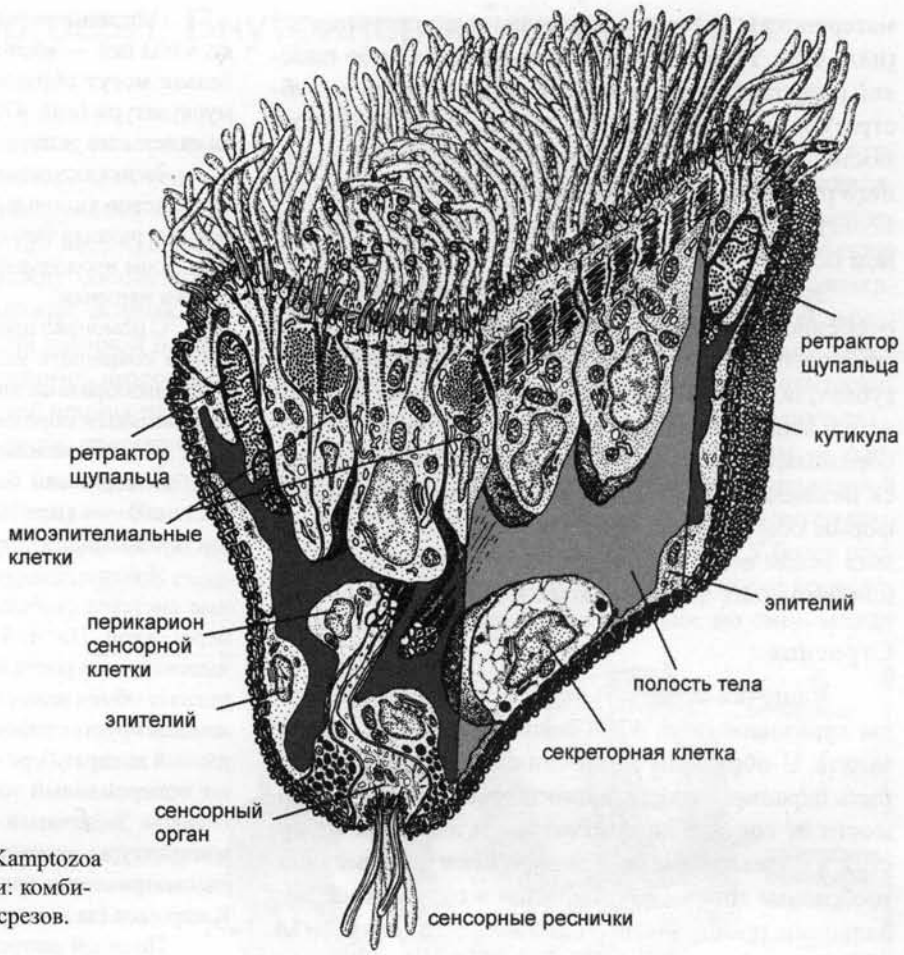
По своей ультраструктуре **мышечные клетки** энтопрокт относятся к типу, характерному для нематод и некоторых других беспозвоночных. Они подразделяются на веретеновидную сократимую часть со спирально расположенными миофиламентами и Z-дисками и боковую ядросодержащую часть, от которой отходят длинные выросты к моторным нервам.

Единая **полость тела** простирается в чашечку, стебелёк, щупальца и столон. Она не имеет каких-либо следов эпителиальной выстилки и может содержать только рыхло расположенные мезенхимные клетки, т.е., представляет собой псевдоцель. Свободные амебоидные клетки в полости тела (так наз. атроциты), о которых упоминают некоторые авторы, в действительности отсутствуют. Кровеносной системы нет.

Венчик щупалец, как и чашечка, имеет билатеральную симметрию. Он состоит из двух рядов, которые начинаются у ротового отверстия, охватывают атриум и соприкасаются позади анального отверстия, где находится зона роста (илл. 474, 475).

Каждое отдельное щупальце представляет собой полое выпячивание стенки тела и имеет приблизительно треугольную форму в поперечном сечении (илл. 474). Поверхность щупальца, обращённая к атриуму, несёт пять продольных рядов ресничных клеток, причём боковые

http://Jurassic.ru/



Илл. 474. Схема строения щупальца Kamptozoa по данным электронной микроскопии: комбинация поперечного и продольного срезов. Оригинал P. Emschermann, Фрейбург.

ряды имеют более длинные реснички, а центральный ряд — более короткие.

Мускулатура щупальца состоит из двух систем продольных мышц. Между боковыми рядами ресничных клеток с каждой стороны расположен ряд косоисчерченных мышечных клеток. Кроме того, ресничные клетки, образующие парамедианные продольные ряды, имеют миоэпителиальную природу: они содержат продольные пучки поперечнополосатых миофибрилл. При сокращении продольных мышц щупальце практически не укорачивается (этому препятствуют внутреннее давление и эластичность его кутикулы), а только скручивается внутрь лофофора. Этим энтопрокты отличаются от мшанок, у которых лофофор втягивается целиком с выпрямленными щупальцами.

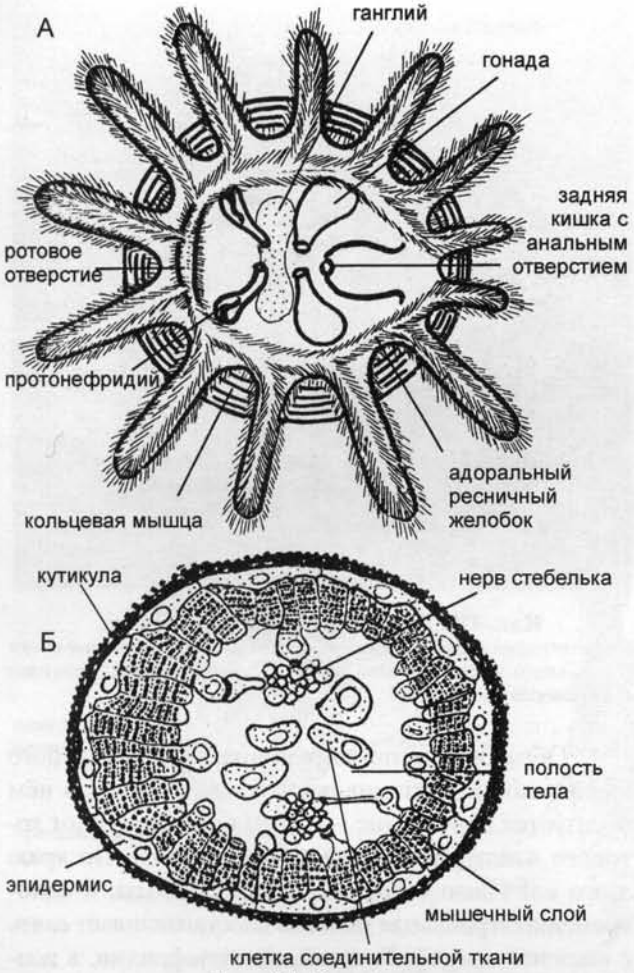
Основания щупалец окружены эпителиальной складкой, под которой расположена кольцевая мышца. При полностью свёрнутых щупальцах эта складка может стягиваться, замыкая атриальную полость. В закрытии атриума участвуют также мышечные волокна чашечки, которые прикрепляются вблизи её дна.

В эпидермисе щупальцевой мембраны имеются характерные слизевые железы, функции которых в большинстве случаев неизвестны. Они развиты главным образом у одиночных форм. У антарктической энтопрокты *Loxosomella brochobola* по бокам рта расположены особые клеевые капсулы (илл. 476), которые действуют сходно с вольвентами книдарий — выделяют длинную извитую клейкую нить, вероятно, служащую для захвата добычи.

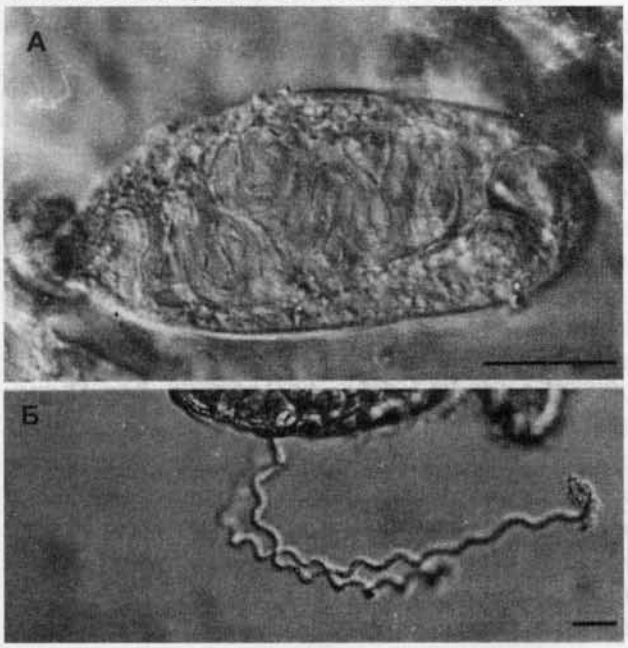
Венчик щупалец служит для добычи пищи путём фильтрации мелких планктонных частиц. Синхронная работа ресничек в боковых рядах каждого щупальца формирует ток воды, направленный внутрь венчика (в отличие от мшанок). Мелкие частицы (бактерии, жгутиконосцы, диатомовые) огибают щупальца и захватываются более короткими ресничками медианных рядов. Биение этих ресничек образует продольные метахрональные волны, благодаря которым частицы продвигаются вдоль щупальца вниз к краю атриума. Далее частицы транспортируются двумя слизистыми лентами по адоральным ресничным желобкам к ротовому отверстию. Крупные частицы, из-за их большей инертности, не улавливаются медиальными рядами ресничек, а выносятся из атриума током воды.

У мшанок, которые обитают в сходной среде и также питаются планктоном, поток фильтрации направлен противоположно, а именно из венчика щупалец наружу. При этом захватываются и доставляются к центральному ротовому отверстию именно крупные пищевые частицы, в то время как мелкие выносятся между щупалец наружу.

http://jurassic.ru/



Илл. 475. Kamptozoa.
А — вид сверху на венчик щупалец и атриум. Анальное отверстие лежит внутри венчика щупалец. Б — поперечный срез стебелька *Pedicellina cernua*. Оригинал P. Emschermann, Фрейбург.



Илл. 476. Клеевая капсула из щупальцевой мембраны *Loxosomella brochobola*.
А — клейкая нить внутри капсулы. Б — выброшенная клейкая нить. Масштаб 10 мкм. Из Emschermann (1993).

Таким образом, снижается пищевая конкуренция между этими двумя группами.

Через щелевидное ротовое отверстие пища поступает в U-образный **пищеварительный тракт** (илл. 473), свободно лежащий в первичной полости тела. Последний по всей длине выстлан ресничным эпителием и не имеет собственной мускулатуры, за исключением сфинктеров в области глотки и между отдельными частями кишечника. Всасывание происходит в клетках стенки «желудка», которые действуют одновременно в качестве основного органа обмена веществ («печень») и органа экскреции; при этом фазы резорбции и экскреции чередуются.

Непереваренные остатки пищи вместе с экскретами собираются в оформленные фекальные комочки, выводятся через трубковидную заднюю кишку в атриум и удаляются оттуда с потоком воды.

Осморегуляция и в меньшей степени выделение обычно осуществляются двумя **протонефридиями**, которые лежат в чашечке непосредственно впереди от ганглия и впадают раздельно в атриум (илл. 473).

Единственный пресноводный вид *Urnatella gracilis* имеет более сложную выделительную систему, состоящую из многочисленных терминальных органов и дифференцированных выводящих каналов в чашечке, а также изолированных протонефридиев в отдельных члениках сегментированного стебелька. В стебельках многих морских колониальных видов присутствуют специализированные эпителиальные клетки, кутикула над которыми образует мелкие поры. Эти «хлоридные клетки», вероятно, выполняют функции ионного обмена. Особенности ультраструктуры (наличие рудиментарных ресничек) позволяют рассматривать эти клетки как редуцированные протонефридии, что, возможно, указывает на происхождение Kamptozoa от пресноводных форм.

Нервная система имеет простое строение. Гантелеобразный подглоточный ганглий, вероятно, возникающий из парных зачатков, лежит в закруглении U-образного кишечника. От него отходят моторные нервы, которые без каких-либо промежуточных ганглиев иннервируют мускулатуру щупалец, и парные боковые нервы, состоящие из примерно 50 аксонов, которые тянутся в стебелёк и иннервируют его мускулатуру.

Субэпителиальный нервный плексус, о котором часто упоминают в литературе, в действительности отсутствует. Также отсутствуют нервные связи между материнской особью и почкой или между отдельными зооидами у колониальных форм (в отличие от колониального плексуса у мшанок).

Органы чувств представлены в основном механорецепторами, которые располагаются по всей

http://jurassic.ru/

поверхности чашечки, прежде всего на её внешней стороне и на вершинах щупалец. Чаще всего они представляют собой пучки ригидных ресничек, связанных с интраэпителиальными дендритами первично-чувствующих клеток (илл. 474).

Перикарионы этих клеток (илл. 473) лежат по отдельности или группами в полости тела и посылают свои аксоны в центральный ганглий.

У некоторых, в основном примитивных форм имеются две крупные сенсорные папиллы, расположенные по бокам чашечки. Они также несут ресничку и являются хемо- или механорецепторами. Кроме того, на боковых поверхностях стебелька иногда имеются сенсорные щетинки, расположенные в один продольный ряд.

Специальные светочувствительные органы у взрослых особей отсутствуют (о личинках см. ниже), хотя некоторые литоральные виды, например *Barentsia benedeni*, реагируют на световые (тепловые?) раздражители.

Простые мешкообразные **гонады** лежат позади ганглия по сторонам от желудка и открываются в атриум короткими половыми протоками.

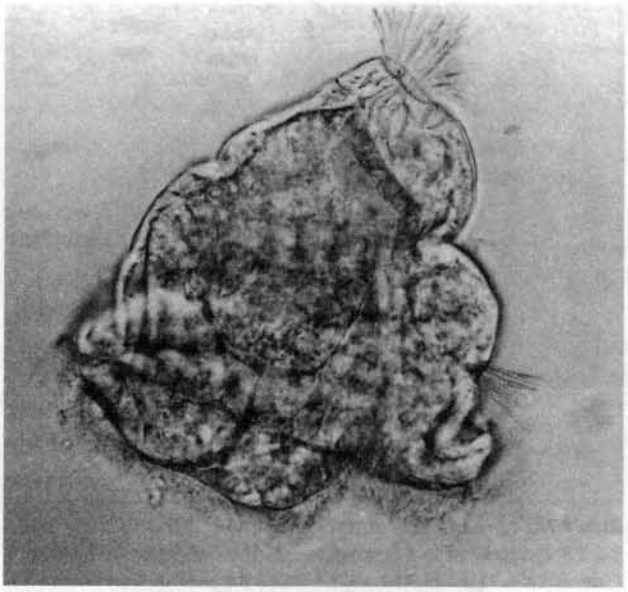
Размножение и развитие

По-видимому, все одиночные энтопрокты (Loxosomatidae) являются протерандрическими гермафродитами. Представители Pedicellinidae — одновременные гермафродиты, а у Barentsiidae пол отдельного зооида определяется фенотипически и необратимо.

У *Barentsia discreta* развитие гонад обнаруживает пороговую зависимость от температуры. Первые созревающие зооиды в колонии всегда формируют семенники, в то время как женские особи возникают только под влиянием зрелых мужских зооидов. При регенерации чашечки её пол каждый раз определяется заново. В редких случаях наблюдается развитие мужских гонад на одной стороне чашечки и женских — на другой.

Энтопроктам свойственна **забота о потомстве**. Богатые желтком яйца оплодотворяются уже в яичнике и развиваются вплоть до готовой к выходу личинки в атриуме материнской особи, а именно в парных выводковых сумках, расположенных по бокам от задней кишки. Эмбрионы прочно приклеиваются к эпителию сумок с помощью слизистого секрета, который выделяется в яйцеводах.

Бесполое размножение происходит путём эктодермального почкования от стенки чашечки на оральной стороне, а у колониальных форм — от основания стебелька. Энтодерма в этом процессе не участвует. Соединительная ткань и мускулатура образуются из мигрирующих мезенхимных клеток.



Илл. 477. Личинка *Barentsia matsushimana*.
На фотографии живой личинки хорошо различимы ресничные пучки апикального и преорального органов. Размер 100 мкм. Оригинал P. Emschermann, Фрейбург.

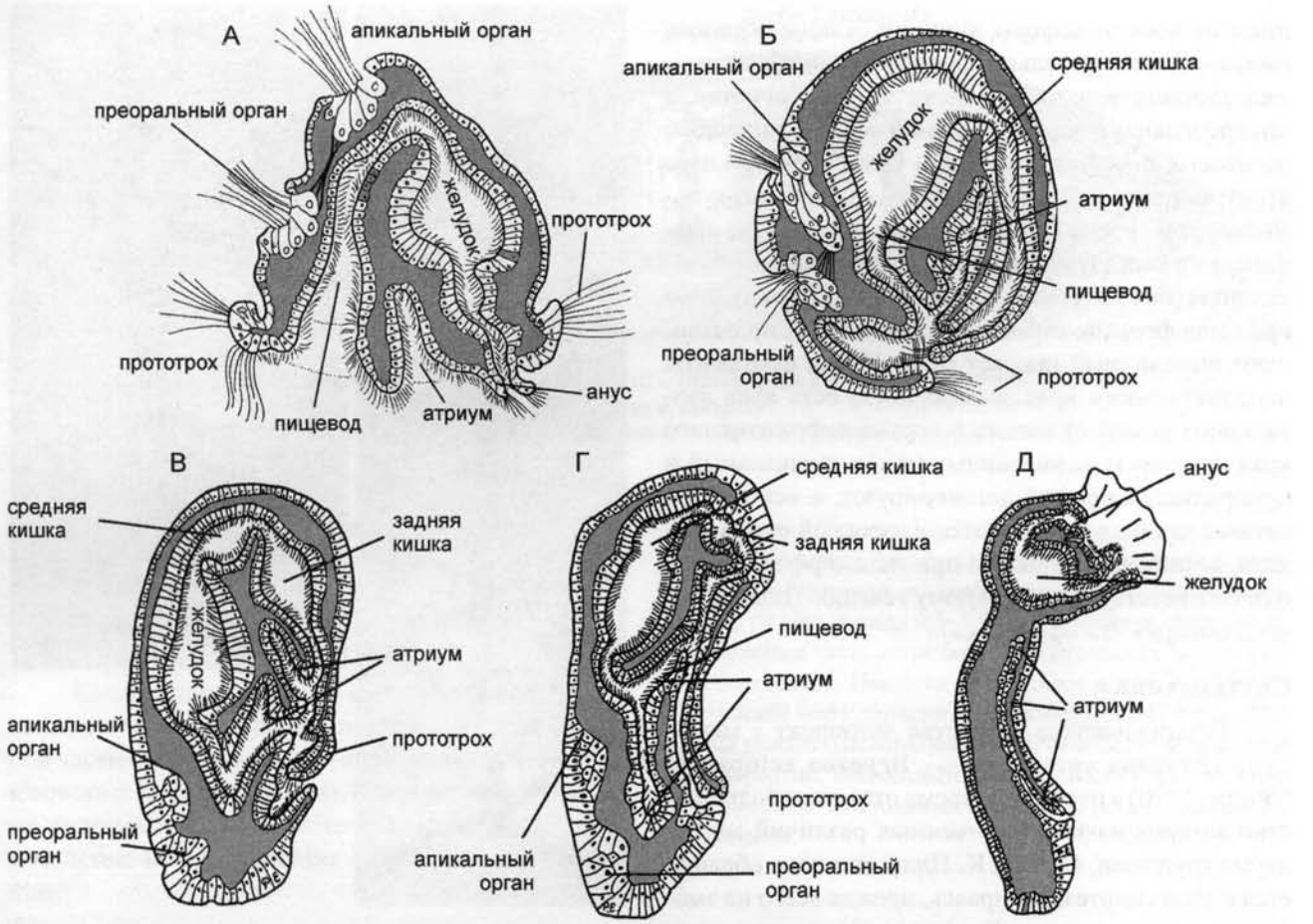
Образование почки начинается с локального выпячивания эпителиальной стенки. Затем в нём образуется впячивание — первичный атриум, от которого отшнуровывается зачаток кишки. По краю этого впячивания формируются щупальца, и одновременно атриальная полость восстанавливает связь с внешней средой. Ганглий, протонефридии, а позже и гонады образуются из эпителия нижней части атриума.

Столоны колониальных форм возникают — в отличие, например, от гидроидов — путём удлинения сегмента, соединяющего подросшую почку с материнским зооидом. Этот сегмент впоследствии отделяется от обоих зооидов септами; образование новых почек на самом сегменте невозможно. Разветвления столона могут возникать только в ходе почкования зооидов, которое имеет место на оральной стороне при основании стебелька (илл. 479А).

Регенерационная способность чашечки, как ни странно, ограничена отрастанием утраченных щупалец.

При содержании в культуре, как одиночные особи, так и отдельные чашечки колониальных видов достигают возраста примерно шесть недель. У колониальных энтопрокт бластема, расположенная на верхнем конце стебелька, может дать начало новой чашечке. Благодаря способности к регенерации, стебельки колониальных видов могут переживать неблагоприятные условия; в их мезенхиме запасаются питательные вещества (особенно у Barentsiidae — см. илл. 479А). Кроме того, у некоторых видов формируются короткие столоны с особыми зимующими

http://jurassic.ru/



Илл. 478. Личинка и её метаморфоз у *Barentsia matsushimana*.

А — схематический продольный срез расправленной личинки. Б–Д — продольные срезы на разных стадиях метаморфоза: Б — через два дня после выхода из выводковой сумки и примерно два часа после прикрепления, В — примерно 24-й час, Г — примерно 33-й час и Д — примерно 48-й час после прикрепления. Оригинал P. Emschermann, Фрейбург.

почками, которые имеют запас питательных веществ и начинают развиваться только после отмирания материнской колонии или после отделения от неё. Развитие этих почек обычно стимулируется предшествующим холодным периодом (так наз. холодовая реактивация, или вернализация).

В результате **спирального дробления**, при котором макро- и микромеры лишь незначительно отличаются по размерам, возникают два теломезобласта (бластомера 4d). Из них образуются короткие тяжи зародышевых клеток, которые затем дают начало мезенхиме (вторичная утрата целóма?). Эмбрион развивается в своеобразную свободноживущую трохофороподобную личинку, для которой характерно наличие теменной пластинки (апикального органа), U-образной кишки и протонефридиев. Органом движения служит прототрох по краю шлемовидной эписферы (илл. 473, 477, 478).

Гипосфера глубоко вдавлена внутрь эписферы; часть её может высовываться в виде ползательной подошвы. Анальное отверстие расположено на двулопастном заднем конце, который иногда несёт прикрепительные железы. На переднем полюсе личинки имеется характерный **преоральный чувствительный орган** (илл. 477); у одиночных форм этот орган парный и включает в себя два глазка, а у колониальных — непарный и лишён глазков.

Стадия свободноживущей планктонной или бентосной личинки длится несколько дней или всего несколько часов. Затем личинка оседает на подходящий субстрат, прикрепляясь краями эписферы, и приступает к метаморфозу, который занимает 1–2 суток (илл. 478). Края эписферы смыкаются так, что гипосфера оказывается полностью внутри неё. После этого, в результате аллометрического роста зоны прикрепления, кишечник и атриум удлиняются и поворачиваются примерно на 120°. Зона прикрепления развивается в стебелёк, а по краю атриума дифференцируются щупальца.

У примитивных одиночных энтопрокт подошвенная железа взрослой особи, вероятно, возникает из секреторных клеток, расположенных на пере-

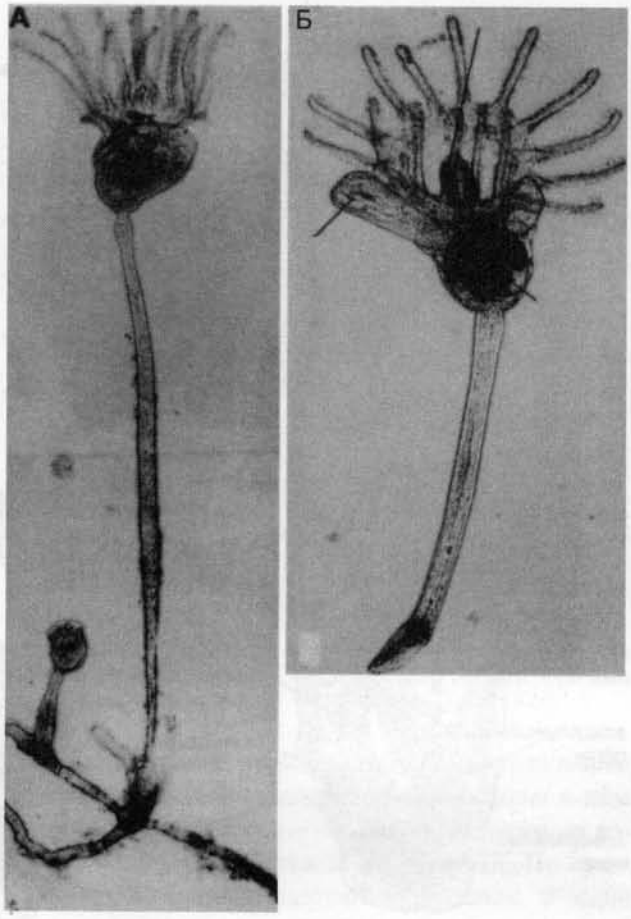
http://jurassic.ru/

днем полюсе эписферы личинки. Таким образом, нижний конец стебелька взрослого животного должен соответствовать переднему полюсу личинки, а его продольная ось — ларвальной оси, соединяющей ротовое и анальное отверстия. Судьба ларвального атриума точно не известна: либо он полностью замыкается во время метаморфоза, а затем в ходе дифференцировки щупалец прорывается новая атриальная пора (как указывает большинство авторов), либо края эписферы не смыкаются полностью, но оставляют щелевидный просвет (илл. 478), а фрагменты первоначального края эписферы (то есть края ларвального атриума) входят в состав дефинитивного края атриума и подошвенных желёз. Апикальный и преоральный органы дегенерируют, а все другие органы личинки сохраняются у взрослой особи. Неясно, возникает ли ганглий при метаморфозе заново или соответствует ларвальному ганглию (последний пока обнаружить не удалось).

Систематика

Предположение о родстве энтопрокт с мшанками (**Bryozoa entoprocta — Bryozoa ectoprocta** Nitsche, 1870) в настоящее время отвергает большинство авторов из-за существенных различий между двумя группами. Однако К. Нильсен вновь обращается к этой гипотезе, опираясь, прежде всего на эмбриологические данные. В частности, личинки некоторых специализированных видов Loxosomatidae не вступают в обычный метаморфоз, а формируют взрослую особь путём неотенического почкования, в то время как тело личинки дегенерирует. Такой способ развития типичен для мшанок. По мнению этого автора, модифицированное радиальное дробление ряда мшанок скорее сходно со спиральным дроблением, а целомическая природа полости тела мшанок может быть оспорена. Кроме того, Нильсен указывает на то, что обе группы имеют очень сходный способ почкования (без участия энтодермы), и рассматривает энтопрокт как исходную группу мшанок. Тем не менее, несравнимая организация личинок, характер метаморфоза у большинства Kamptozoa и план строения взрослых особей противоречат этой гипотезе. Сближение же энтопрокт с моллюсками и сипункулидами на основании некоторых черт функциональной организации личинок (ползательная подошва), как предлагает Егерстен, представляется пока недостаточно убедительным.

Поскольку энтопрокты относятся к Spiralia, но не имеют целóма и сегментации, можно предположить, что они произошли от прогенетических трохофор каких-то аннелидоподобных животных. Анализ последовательностей 18S рРНК энтопрокт, мшанок, полихет, сипункулид и моллюсков (Mackey et al.), по-видимому, подтверждает эту точку зрения: полученные данные не позволяют говорить о связях энтопрокт с мшанками, моллюсками или сипункулидами, но явно указывают на близкое родство с полихетами.



Илл. 479. Различные формы Kamptozoa.
А — *Barentsia matsushimana* (Barentsiidae). Столон с зооидом и зрелой почкой. Размер около 2 мм. Б — *Loxosomella vivipara* (Loxosomatidae). Одиночная форма с двумя почками. Размер около 1 мм. Оригинал P. Emschermann, Фрейбург.

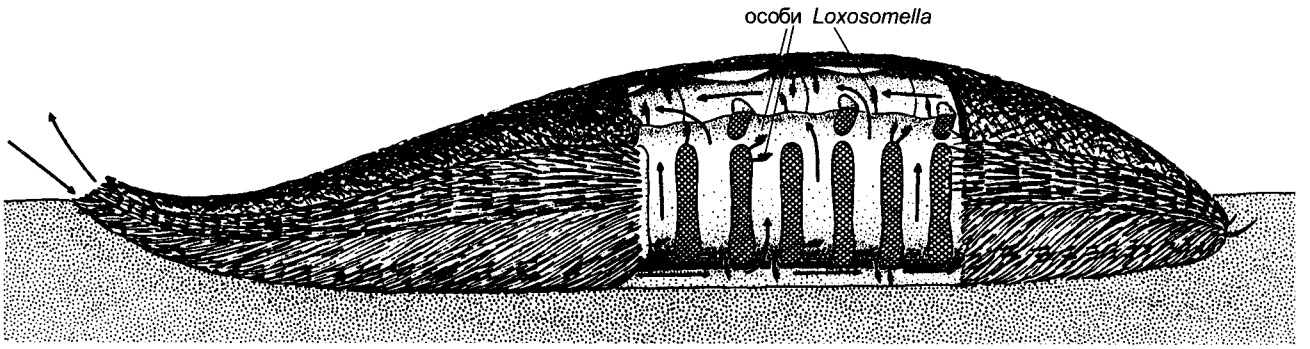
Первые ископаемые представители Kamptozoa были недавно найдены в позднеюрских отложениях средней Англии.

1. Solitaria

Одиночные формы без отчетливой перетяжки между чашечкой и стебельком; продольная мускулатура чашечки и стебелька образует единую систему. Почкование от чашечки. Отдельные особи в большинстве случаев менее 1 мм длиной (илл. 479Б). Одно семейство: Loxosomatidae.

**Loxosomella claviformis*, часто обитает в складках на брюшной поверхности тела полихет, например *Aphrodite aculeata* (илл. 480). Другие виды также обладают специфичной локализацией: **L. atkinsae* на параподиях и элит-

http://jurassic.ru/



Илл. 480. *Aphrodite aculeata* («Polychaeta», длина 20 см) с видами рода *Loxosomella* на брюшной стороне тела, параподиях и элитрах.
Передний конец справа. В середине тела щетинки и параподии не показаны. Стрелками указаны пути расселения *Loxosomella* на теле червя. Из Nielsen (1964).

рах, **L. obesa* на спинной стороне тела; встречаются и на других полихетах из того же семейства.

2. Coloniales

Колониальные формы с отчетливой перетяжкой, отделяющей чашечку от стебелька. В дистальной части стебелька имеются звёздчатые клетки (исключение: Loxokalypodidae). Почкование от стебелька; чашечки способны к регенерации (илл. 479А). Три семейства: Loxokalypodidae, Pedicellinidae, Barentsiidae.

**Pedicellina cernua* (Pedicellinidae), размер зооида 1 мм. Эвригалинная форма, часто обитает на красных водорослях. — **Barentsia matsushimana* и **B. benedeni* (Barentsiidae), размер зооида 0,5–5 мм, стелящиеся столониальные колонии часто встречаются на раковинах двустворчатых моллюсков. Имеются покоящиеся почки. Северное и Балтийское моря; эвригалинная форма (илл. 479Б). — **Urnatella gracilis* (Barentsiidae). Единственный пресноводный вид, вероятно, занесённый в европейские реки из Северной Америки. Постоянные популяции есть только в Южной Европе.

http://jurassic.ru/

Echiura (Echiurida), эхиуриды

Данная группа объединяет исключительно морские бентосные организмы и насчитывает всего около 150 видов. Эхиуриды распространены во всех морях и на разных глубинах, от литорали до глубоководной зоны (10 000 м). Эти полусидячие животные заселяют, преимущественно, мягкие грунты, но могут также обитать в различных полостях и щелях твёрдых субстратов. Дробление типичное спиральное; имеется трохофороподобная личинка (илл. 481Б).

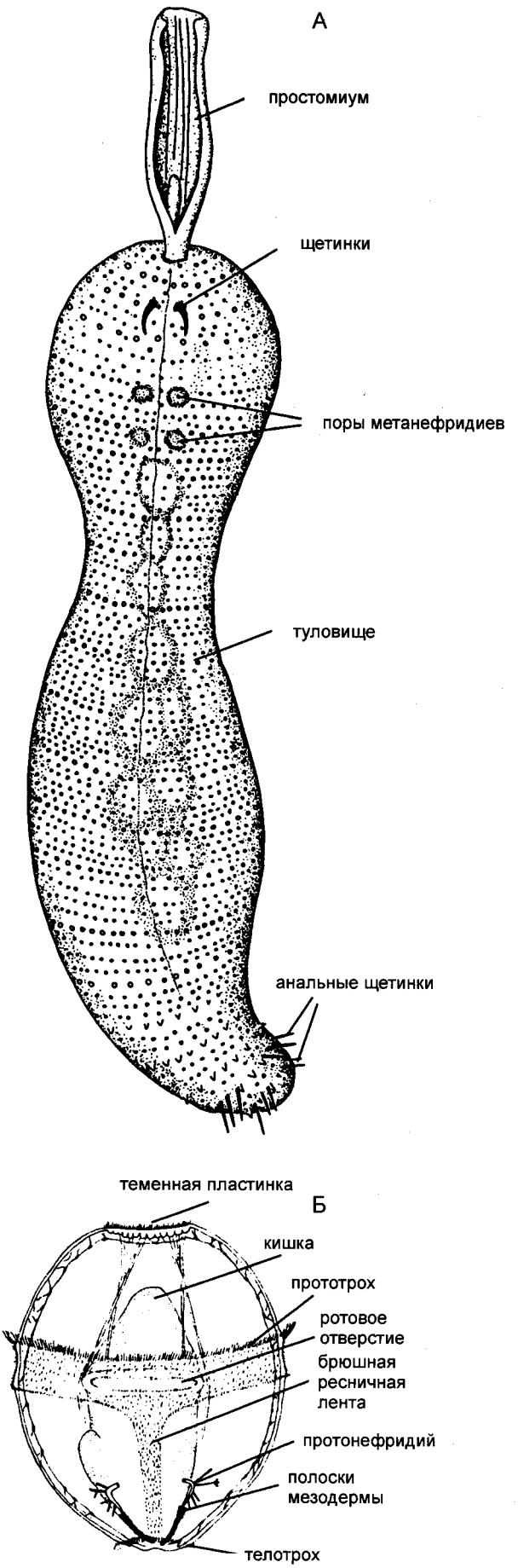
В Японии и Корее *Urechis unicinctus* часто используется как наживка для рыбной ловли. Кроме того, в Чили (о. Чилоэ) и Корее эхиурид употребляют в пищу.

Строение

Несегментированное тело подразделяется на переднюю, предротовую часть — **простомиум** (Proboscis, или хобот) и заднюю цилиндрическую или мешковидную часть — **туловище** (илл. 481А). Простомиум может быть в несколько раз длиннее туловища. Самый крупный вид *Ikeda taenioides* достигает длины 2 м, из которых на туловище приходится только около 40 см. Простомиум очень подвижен и снабжён мощной мускулатурой, однако не может втягиваться в туловище.

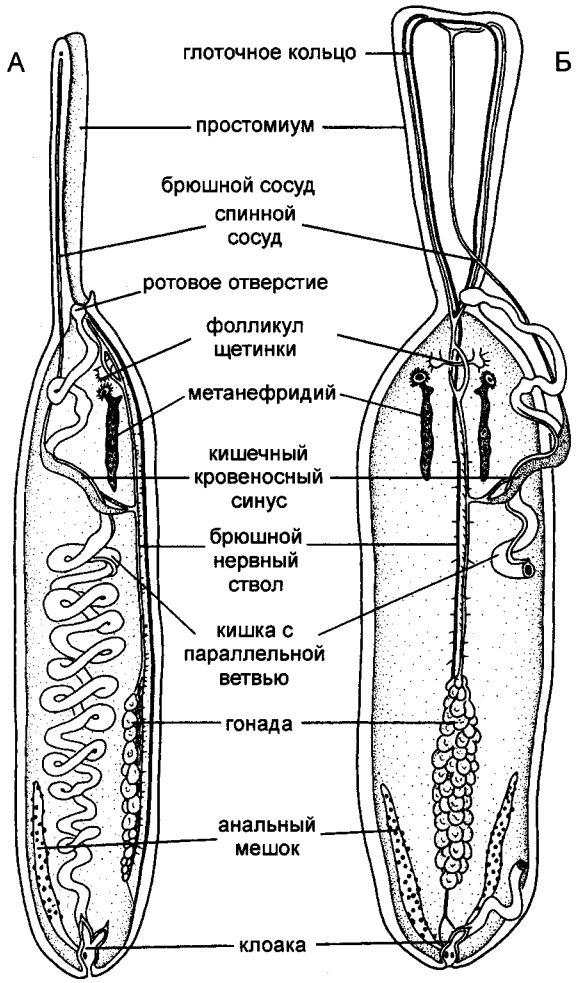
Эпидермис лишён ресничек и покрыт **кутикулой**, за исключением вентральной поверхности простомиума. На брюшной стороне в передней части туловища располагается одна пара характерных щетинок эпидермального происхождения, снабжённых собственной мускулатурой. У некоторых видов имеются также анальные щетинки, расположенные одним или двумя кольцами (илл. 481А). По ультраструктуре кутикула и щетинки эхиурид идентичны таковым кольчатых червей (илл. 203, 494). Щетинки построены из β-хитина. В области туловища эпидермис образует многочисленные папиллы или бугорки, из-за которых тело может выглядеть сегментированным (илл. 481А). По всей поверхности тела разбросаны выводные отверстия многочисленных слизистых желёз. Под эпидермисом лежит мощно развитый **внеклеточный матрикс**, в котором располагаются коллагеновые волокна, нервные и пигментные клетки; в этот же матрикс погружены и тела железистых клеток. Эта **соединительная ткань** (кутис,

Gunter Purschke, Оснабрюк



Илл. 481. Эхиуриды.
А — внешний вид *Echiurus echiurus*. Из внутренних органов виден только кишечник. Длина 15 см. Б — трохофора *Echiurus abyssalis*, вид с брюшной стороны. А — по Greeff из Stephen и Edmonds (1972); Б — по Hatschek (1880), упрощено.

http://Jurassic.ru/



Илл. 482. Схема внутренней организации Echiura. А — вид сбоку. Б — вид сверху. По Delage и Herouard (1897).

или кожа) заполняет почти весь простомиум, окружая сложную систему простомиальных мышц. Мускулатура туловища лежит под слоем соединительной ткани и состоит из восьми слоёв кольцевых, продольных и диагональных мышц.

Пигментные клетки *Bonellia* содержат зелёный пигмент **бонеллин**. В отличие от других природных порфиноидов (например, хлорофилла), данный пигмент не содержит атома металла. Бонеллин может выделяться из клеток; он токсичен для эукариотных и прокариотных организмов и выполняет, наряду с маскировочной, и защитную функцию. Ранее считали, что бонеллин является также фактором фенотипического определения пола личинок (см. ниже), однако сейчас это предположение ставится под сомнение.

В туловище находится единая **целомическая полость** (илл. 482), выстланная перитонеальным эпителием и разделённая неполным мезентерием. У многих видов имеется неполная **диафрагма** спереди от щетинок. Она отграничивает небольшую переднюю полость, от которой вперёд в простомиум отходят каналы. Многие исследователи считают эти каналы не производными целóма, а остатками первичной полости тела. В целомической жидкости плавают различные целомоциты. Имеется довольно просто устроенная замкнутая **кровеносная система**, которая состоит из брюшного сосуда, кишечного синуса, спинного сосуда (развитого только в передней части тела) и трёх простомиальных сосудов (илл. 482). Кровь бесцветна. Дыхание осуществляется всей поверхностью тела; у некоторых видов в газообмене участвует также задняя кишка, в которую попеременно засасывается и из которой выбрасывается вода.

В передней части туловища располагаются чаще всего одна–две пары **метанефридиев**. Зрелые гаметы из целомической жидкости попадают в метанефридии и хранятся в их мешкообразных придатках (илл. 482). У видов, имеющих половой диморфизм, карликовые самцы находятся в особой части нефридия, обозначаемой как андроэций (илл. 485). Собственно выделительными органами являются анальные мешки, снабжённые многочисленными ресничными воронками и впадающие в заднюю кишку.

Пищеварительный тракт состоит из передней, средней и задней кишки (илл. 482). Ротовое отверстие находится при основании простомиума. Передняя кишка, подразделённая на глотку, пищевод и (иногда) зоб, ведёт в сильно извитую среднюю кишку. Последняя снабжена ресничным желобком, а в средней части кишка раздвоена на более толстую и более тонкую ветви, которые потом опять сливаются.

Все эхиуриды микрофаги. При питании животное высовывает наружу только простомиум, распластывая его по субстрату нересничной спинной стороной вниз (илл. 483А). Пищевые частицы (детрит, микроорганизмы и т.д.) попадают на брюшную сторону простомиума благодаря работе его ресничек и сокращениям мускулатуры. После сортировки частицы либо направляются по медиальному ресничному желобку к ротовому отверстию, либо отбрасываются к краям простомиума. При этом на поверхности субстрата остаются характерные звёздчатые следы. *Urechis caupo*, обитающий в U-образной норке, строит из секрета простомиальных желёз слизистую сеть. Перистальтическими движениями червь прокачивает воду через норку, и при этом пищевые частицы задерживаются сетью. Время от времени эхиурида заглатывает слизистую сеть вместе с собранной пищей (илл. 483Б).

Нервная система состоит из окологлоточного кольца, которое протянуто до самой вершины простомиума, и непарного брюшного ствола (илл. 482). Ганглиев или обособленного головного мозга нет. От брюшного ствола отходят кольцевые нервы. В простомиуме обе ветви глоточного кольца связаны поперечными нервами. Сложные **органы чувств** отсутствуют, однако имеются многочисленные эпидермальные сенсорные клетки, часто объединённые в сенсорные папиллы; последние особенно многочисленны на простомиуме.

http://jurassic.ru/

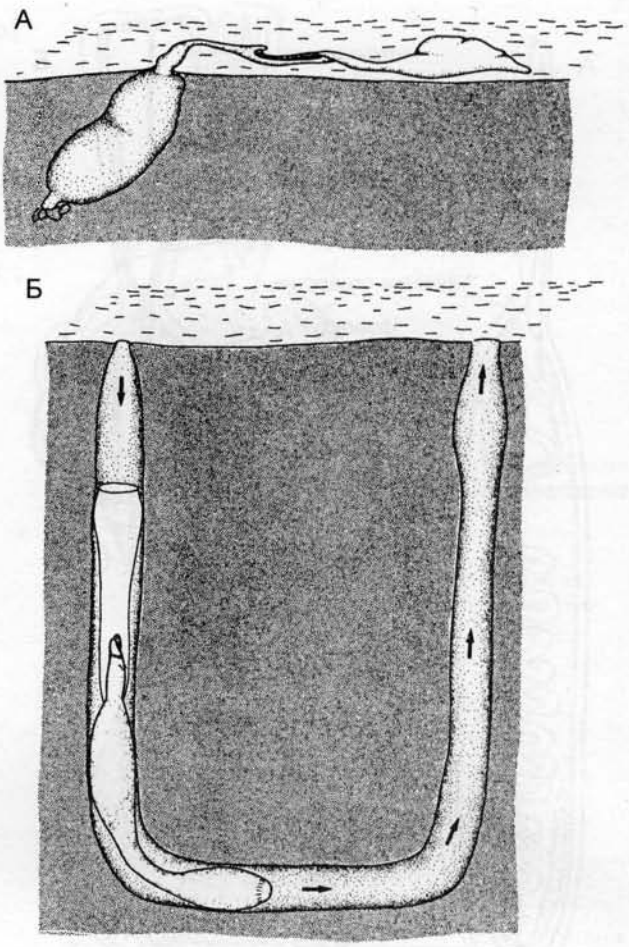
Все эхиуриды раздельнополы и размножаются, насколько известно, только **половым путём**. Особи разного пола внешне выглядят одинаково, за исключением случаев полового диморфизма у Bonelliidae (см. ниже). Непарная **гонада** лежит на брюшном мезентерии в задней части туловища (илл. 482). Гаметогенез протекает в основном в целомической полости. Зрелые спермии и ооциты накапливаются в мешкообразных придатках нефридиев.

Размножение и развитие

Оплодотворение, как правило, наружное. **Спиральное дробление** ведёт к формированию типичной свободноплавающей трохофоры. Она состоит из эпи- и гипосферы, которые разделены прототрохом (илл. 481Б). Личинка имеет также дополнительные ресничные пояски, глазки, кишечник, одну пару протонефридиев и мезодермальные полоски, возникающие из мезотелобластов. Брюшной нервный ствол возникает из парных зачатков с сериальным расположением отдельных групп клеток. Планктонная фаза длится до трёх месяцев. Затем личинки оседают на дно и проходят постепенный метаморфоз, в ходе которого из эписферы развивается простомиум, а из гипосферы — туловище.

Все представители семейства Bonellidae обладают сильно выраженным **половым диморфизмом**, для которого характерно фенотипическое определение пола и наличие карликовых самцов.

Самки *Bonellia viridis* достигают длины 1,5 м, из которых на туловище приходится 15–18 см (илл. 484А). В то же время самцы этого вида имеют размер всего 1–3 мм (!). Морфологически самцы настолько сильно отличаются от самок, что сначала их принимали за паразитических плоских червей (илл. 484Г). Тело самца вытянутое или мешковидное, нерасчленённое и густо покрыто ресничками. Щетинки у многих видов отсутствуют. Кишечник слепо замкнут; имеются две пары протонефридиев. Сперматозоиды развиваются в целóме, накапливаются в семенном мешке и выводятся наружу через его пору. Самцы живут на поверхности или внутри тела самок (на туловище, простомиуме, в передней кишке или в нефридиях; см. илл. 484, 485) и получают питательные вещества, по всей видимости, также от самок («паразитические самцы»). Оплодотворение происходит внутри нефридиев самок. Из яиц развиваются лецитотрофные личинки (илл. 484Б). *Bonellia viridis* — классический пример **фенотипического определения пола**. Механизм его ещё не полностью выяснен, но в любом случае ясно, что в определении пола имеется и генетическая составляющая. Из личинок, которые во время критической фазы развития не имеют контакта с самкой, возникают, преимущественно, самки (примерно 78% самок, 1,5–3% самцов, остальные гибнут или превращаются в интерсексов). В то же время личинки, которые в этой критической фазе имеют возможность прикрепиться к простомиуму самки не менее чем на четверо суток, развиваются



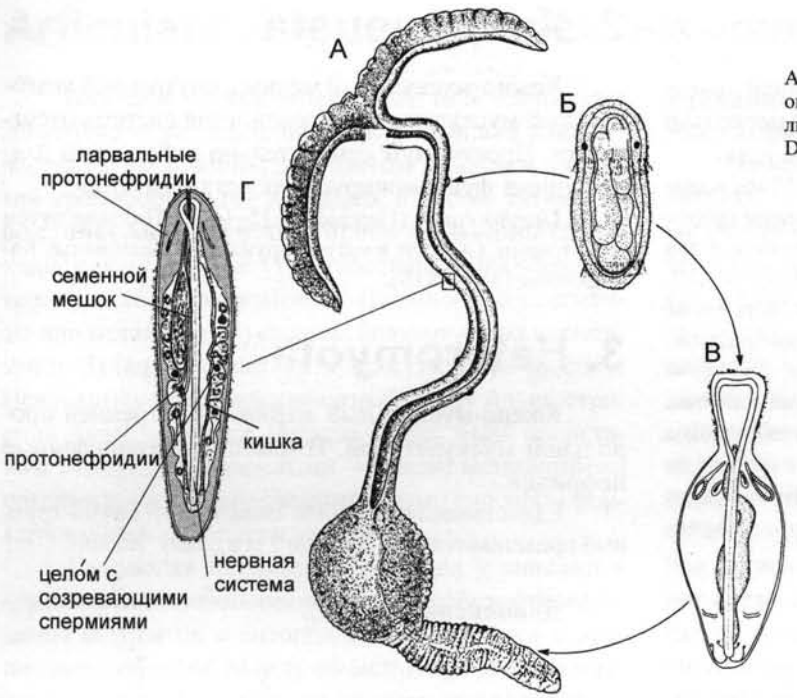
Илл. 483. Питание эхиурид.
А — *Tatjanellia grandis*. Эхиурида «пасётся» на субстрате с помощью простомиума. Б — *Urechis caupo* в U-образной норке с выделенной слизистой сетью; стрелки показывают ток воды, создаваемый перистальтическими движениями туловища. А — по Зенкевичу из Barnes (1980); Б — по Fisher и MacGinitie: скомбинировано из Newby (1932) и Pearse et al. (1987).

в основном в самцов (около 75% самцов, 15% самок, остальные становятся интерсексами или погибают). Такое резкое изменение соотношения полов происходит под действием выделяемого самками «фактора маскулинизации», природа которого ещё не установлена. Тот факт, что и самцы, и самки всё же появляются независимо от присутствия этого фактора, указывает на генетически обусловленное определение пола.

Систематика

Наличие общих признаков у кольчатых червей и эхиурид было замечено уже давно. В соответствии с этим многие исследователи рассматривают эхиурид в составе Annelida, в то время как другие считают их отдельным таксоном. Можно указать следующие несомненные черты сходства с кольчатыми червями: (1) спиральное дробление и трохофора, (2) тонкое строение кутикулы, (3) ультраструктура щетинок, (4) способ возникновения мезодермы, (5) парная закладка нервной системы, (6) строение и топография

http://jurassic.ru/

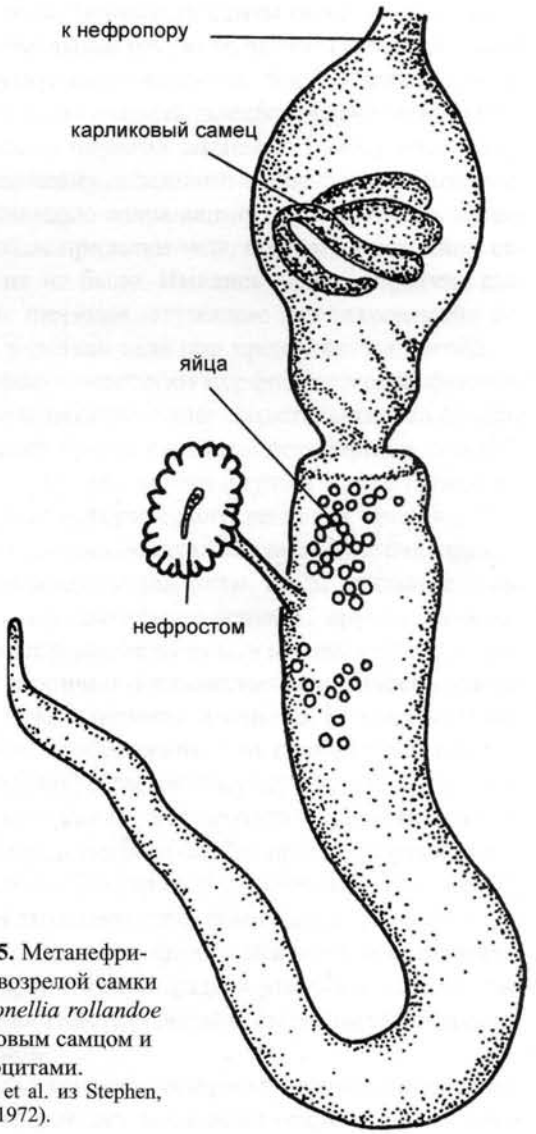


Илл. 484. Половой диморфизм, определение пола и цикл развития *Bonellia viridis*.
А — взрослая самка. Б — лецитотрофная личинка до определения пола. В— молодая самка. Г — половозрелый самец. Скомбинировано по Dawydoff (1959); Lacaze-Duthiers из Stephen и Edmonds (1972); Baltzer (1974).

кровеносной системы. Брюшной ресничный желобок в кишке и её раздвоение на толстую и тонкую ветви известны также у различных полихет. В то же время преобразование простомиума в орган добычи пищи, бесспорно, является аутапоморфией Echiura. Между эхиуридами и сипункулидами также имеются черты сходства: спиральное дробление, трохофора (которая у сипункулид, однако, не имеет протонефридиев), обширная неразделённая целомическая полость, кутикула. Тем не менее, эти признаки не дают основания рассматривать эхиурид и сипункулид как сестринские группы.

В настоящее время неясно, являются ли эхиуриды исходно несегментированными организмами, или же они вторично утратили сегментацию и их сестринскую группу нужно искать где-то в пределах кольчатых червей. Можно представить себе два принципиальных варианта возникновения несегментированного тела у исходно метамерного животного: (1) редукция диссепиментов и мезентериев и объединение целомических полостей в одну и (2) прогрессивное развитие только одного сегмента. В пользу второго варианта свидетельствует то, что в развитии эхиурид отсутствуют какие-либо следы истинной метамерии, а их целóм развивается тем же способом, что и в ларвальных сегментах многих полихет.

Филогенетическая система Echiura пока не создана. Ниже приведено подразделение этой группы по Stephen, Edmonds (1972).



Илл. 485. Метанефридий половозрелой самки *Acanthobonellia rollandoe* с карликовым самцом и ооцитами.
По Menon et al. из Stephen, Edmonds (1972).

http://jurassic.ru/

1. Echiuroinea

Кожно-мускульный мешок с внутренней диагональной мускулатурой. Имеется одна или несколько пар метанефридиев. Кровеносная система есть.

**Echiurus echiurus* (Echiuridae), тело 10–15 мм в диаметре и 30 см в длину, из которых на простомиум приходится 4 см. Имеются одна пара передних щетинок и два круга щетинок на заднем конце тела. Распространён циркумполярно в северном полушарии до 50° с.ш., есть также в Северном море. Обитает в мягких грунтах, на прибрежных мелководьях вплоть до литорали (илл. 481А). — *Bonellia viridis* (Bonelliidae). Выражен половой диморфизм: размер самок до 150 см, самцов 1–3 мм; фенотипическое определение пола. Самки обитают в пустотах и трубках на твёрдых субстратах; самцы могут существовать только на теле самки. Встречается от Средиземного моря до Норвегии, на глубине до 100 м (илл. 484).

2. Xenopneusta

Кожно-мускульный мешок с внутренней диагональной мускулатурой. Кровеносная система отсутствует. Простомиум относительно небольшой. Задняя кишка функционирует как орган дыхания.

Urechis caupo (Urechidae), 15–18 см. Питание путём фильтрации. Обитает в мягких грунтах на мелководье. Калифорния (илл. 483Б).

3. Heteromyota

Кожно-мускульный мешок с внутренней продольной мускулатурой. Имеются многочисленные нефридии.

Единственный вид *Ikeda taenioides* — самый крупный представитель эхиурид, до 2 м в длину. Япония.

Дополнения (с. 896).

http://jurassic.ru/

Articulata, Сегментированные животные

Исходно сегментированные или членистые животные — это первично-морские Spiralia с целобластулой, двухфазным жизненным циклом и личинкой трохофорой. Для входящих в состав сегментированных **Annelida** и **Arthropoda** характерны следующие синапоморфии: (1) согласованное расчленение тела на исходно равноценные (гомономные) сегменты или метамеры, (2) сходная анатомия этих сегментов и (3) нервная система в виде двойной цепочки. Исключительный эволюционный успех плана строения Articulata среди Metazoa может быть сопоставим только с позвоночными — также метамерными организмами, но с совершенно иными способом формирования и строением сегментов.

Гомология метамерии Articulata у аннелид и членистоногих обосновывается способом формирования сегментов в онтогенезе в **зоне роста** в преанальной области. Между областью прототроха и телотроха трохофорной личинки аннелид расположено кольцо эктодермальных клеток, на уровне двух М-клеток (мезотелобластов, первично-мезодермальных клеток). С активацией деления клеток в этой зоне начинается дальнейшее развитие трохофоры. В результате интенсивной пролиферации клеток в переднем направлении, из М-клеток, по обеим сторонам от кишечной трубки возникают две полоски мезодермы. Из них образуются — часто последовательно или почти одновременно — три пары (или более) мезодермальных мешочков, одновременно происходит сегментация эктодермы, а в завершение — формирование сегментарных щетинок (илл. 521Б). После дифференциации этих **ларвальных сегментов** следует пауза и далее — собственно метаморфоз. Все последующие постларвальные сегменты развиваются медленнеёи последовательно один за другим.

Такая **первично гетерономная метамерия** считается фундаментальной особенностью развития артикулят; она издавна была решающим аргументом в решении филогенетических вопросов. Так, одновременное возникновение обычно трёх ларвальных сегментов, т.е. **вторичных метамеров**, противопоставляли последовательному возникновению **третичных метамеров**. Первые должны соответствовать соматоцелю щупальцевых (Tentaculata) и вторичноротых (Deuterostomia), вторые — рассматривать как особое новообразование Articulata. Но, возможно, гетерономной метамерии не следует придавать такое значение. Уже в пределах полихет первичная гетерономия проявляется только у части видов — правда, менее исследованных. Среди артропод она отсутствует у Onychophora и Antennata; только у некоторых ракообразных в развитии богатых желтком яиц известны так называемые науплиальные ларвальные сегменты; однако ряд авторов считают это явление вторичным.

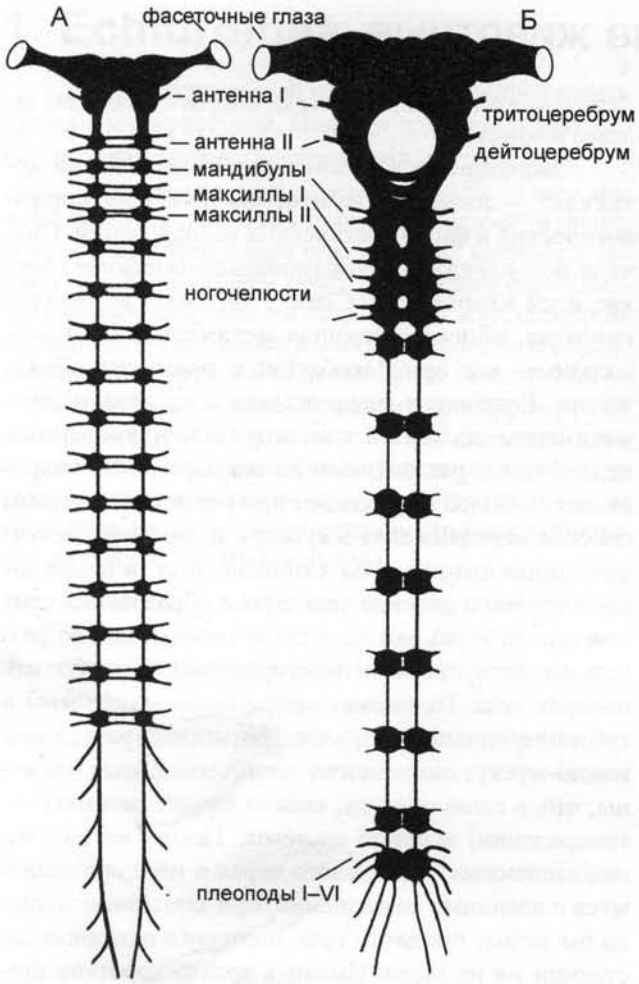
Эволюционное возникновение метамерии артикулят — издавна обсуждаемая проблема морфологических и филогенетических исследований. Сначала под влиянием функционально-морфологических идей Кларка (R.B. Clark, 1964) была выдвинута гипотеза, обосновывающая метамерию функционально — как приспособление к **роющему** образу жизни. Решающая предпосылка к возникновению метамерии состоит в том, что сегментированный целóм — т.е. разделённый на компартменты гидроскелет — более эффективен при перистальтическом способе передвижения в субстрате, чем неразделенная единая полость тела. Согласно этой гипотезе далее следовало деление тела путём образования септ (диссепиментов), которые были первоначально развитыми мускулистыми перегородками, растянутыми поперёк тела. Поскольку септы были закреплены в субэпидермальном матриксе, достигалось разделение кожно-мускульного мешка на посегментные единицы, что, в свою очередь, влекло к расчленению (метамеризации) нервной системы. Такому организму, напоминающему дождевого червя и передвигающемуся с помощью сокращений, при зарывании мешали бы любые придатки тела, поэтому в исходном состоянии их не было. Имелись только короткие шиповидные щетинки, служащие для закрепления отдельных участков тела при продвижении вперёд.

Однако существуют морфологические, функциональные и экологические свидетельства, служащие аргументами против гипотезы метамерии и, соответственно, — против далеко идущих из неё выводов о направлении исторического развития аннелид. Так, в морских донных осадках обитают многочисленные прекрасно роющие полихеты, никак не соответствующие облику дождевого червя. С другой стороны, существуют роющие формы, у которых путём редукции септ вторично образовалась практически единая полость тела, например *Arenicola*. К этим аргументам близко соображение, что снабжённые сравнительно сильной и сложной мускулатурой септы Lumbricidae, которые служат примером для гипотезы метамерии, представляют особое приспособление только для рытья в **плотных**, т.е. **наземных грунтах**. Однако происхождение предкового вида членистых животных от наземной формы исключается (дополнительные аргументы см. раздел Annelida), поэтому рассмотренная гипотеза должна быть признана неправдоподобной.

После того как ультраструктурные исследования последних лет позволили открыть ряд осново-

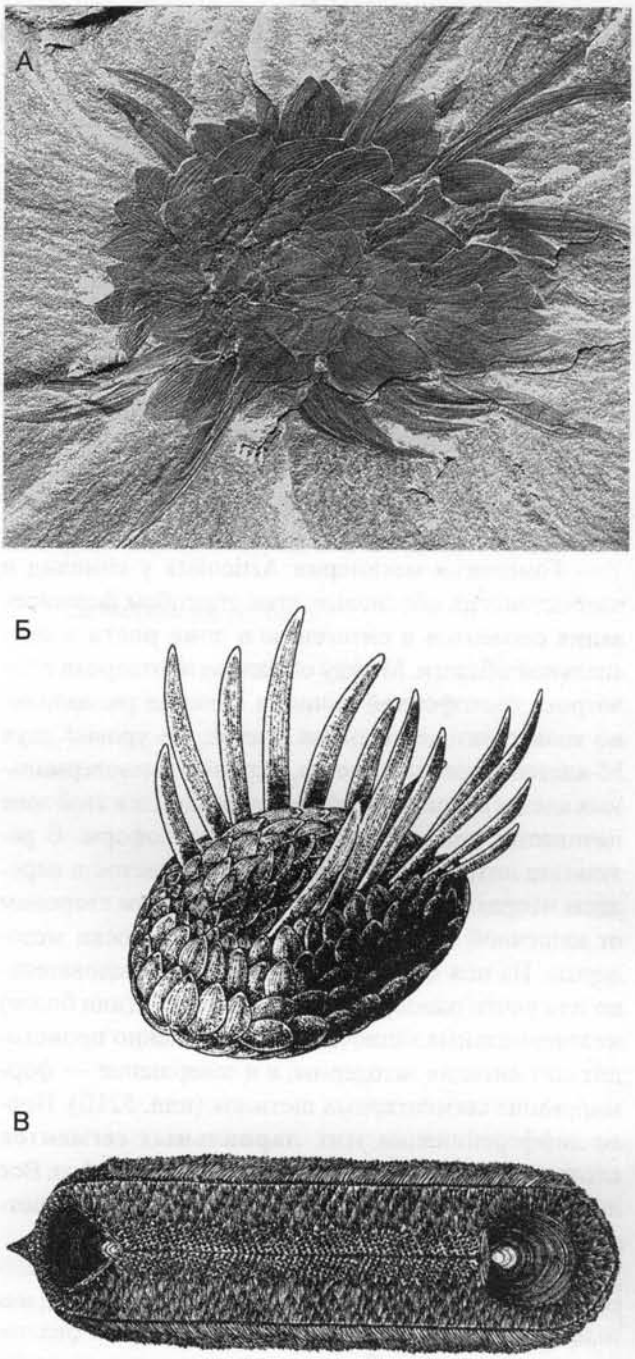
Wilfred Westheide, Оснабрюк

http://jurassic.ru/



Илл. 486. Нервная система в виде двойной цепочки ганглиев. А — Anostraca (Crustacea). Тритоцеребрум с нервами антенн II находится пока позади пищевода. Парные ганглии отдельных сегментов отчётливо разделены комиссурами. Б — Isopoda (Crustacea). Слияние ганглиев ротовых конечностей в подглоточный ганглий и слияние между собой ганглиев плеона. По Chaudonneret (1978) из Gruner (1993).

полагающих конструктивных принципов беспозвоночных, для объяснения происхождения метамерии была сформулирована совершенно иная гипотеза. Стало ясно, что у всех многоклеточных стенки целóма (целотелий) являются структурной предпосылкой для первичных кровеносных сосудов. Формирование дорсального и вентрального продольных сосудов происходит только тогда, когда выше и ниже кишечной трубки две стенки целóма, левая и правая (дорсальные и вентральные брыжейки) контактируют друг с другом в продольном направлении, и между ними остаётся локальное свободное пространство в межклеточном матриксе (илл. 274). Точно так же и в продольном направлении находящиеся рядом друг за другом две стенки целóма, разделённые расположенным между ними зазором, являются основой для создания **поперечных кровеносных сосудов**. Они могут образоваться в том случае, если первоначаль-



Илл. 487. Кембрийские ископаемые останки, возможно, относящиеся к предковой линии членистых.
А, Б — † *Wiwaxia corrugata*, до 50 мм. Средний карбон, сланцы Бэрджес/Burgess Shale, Британская Колумбия. Полностью покрыты чешуевидными и шиповидными склеритами, похожими на щетинки (палены) некоторых примитивных полихет таксона Phyllodocida. Передняя кишка с двумя рядами направленных назад зубчиков. В — † *Halkiera evangelista*, 80 мм. Нижний кембрий, Гренландия. Бока и спина покрыты склеритами трёх типов, плотно и черепицеобразно налегающих друг на друга. Спереди и сзади — по одной створке с концентрическим узором, оба этих пластинки состоят, вероятно, из карбоната кальция. Снизу — мягкая, возможно, мускулистая подошва. Реконструкция; вид сверху. А — оригинал S. Conway Morris, Кембридж; Б — из Gould (1989) по Conway Morris (1985); В — из Conway Morris и Peel (1995).

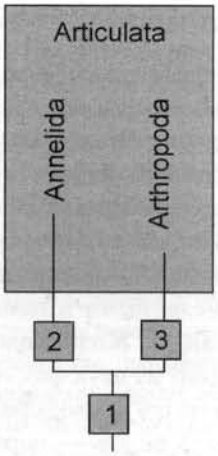
http://jurassic.ru/

но разделенные в продольном направлении целомические полости будут подразделены поперечными септами (диссепиментами), где каждая септа состоит из двух целотелиев.

Вероятно, дифференциация поперечных кровеносных сосудов находится в связи с образованием боковых придатков туловища и появлением потребности в снабжении их кровью. Если исходить из этого предположения, то метамерию надо считать либо непосредственным следствием, либо предпосылкой для формирования посегментных придатков туловища (т.е. конечностей). Весьма вероятно, предки членистых животных уже обладали щетинками, первоначально служащими исключительно для защиты — щетинки густо покрывали тело со спины и боков, как, например, у ископаемой *Wiwaxia* (илл. 487А,Б). Затём, путём регулярного метамерного ограничения этих кутикулярных структур могли возникнуть зачатки **параподий**.

Исходно однородные (**гомономные**) **сегменты** (**метамеры**) различаются внешне (1) благодаря границам сегментов, возникающим путём локальных изменений кожно-мускульного мешка, и (2) парными, первично однородными, повторяющимися придатками туловища (**параподиями** или **конечностями**). Первично внутренняя организация каждого сегмента также однородна. Важнейшими анатомическими сегментарными структурами являются (1) одна пара целомических мешков, (2) одна пара метанефридиев, (3) одна пара ганглиев. Детали строения этих органов будут обсуждаться при рассмотрении аннелид, поскольку только в этой группе они сохранились в первоначальном состоянии. У членистоногих имело место не только многократная и независимая дифференциация исходно однородных сегментов (становление **гетерономной** метамерии), но и распадение целомических мешков в процессе эмбрионального развития, редукция или утрата нефридиев.

Наряду с расчленением туловища, план строения нервной системы в виде брюшной **двойной цепочки** также создает основу важнейшего сходства всех сегментарных животных. Эта нервная система напоминает веревочную лестницу, состоящую из расположенных вентрально парных продольных тяжей (**коннектив**) с парой ганглиев в каждом сегменте и связующих их комиссур (илл. 486). На переднем конце комиссуры надглоточного ганглия образуют окологлоточное кольцо; оно связано с ганглиозной массой, первично расположенной в головной лопасти (мозг, **надглоточный ганглий**) (илл. 486). Другими, возможно гомологичными сходными признаками, являются три пары боковых нервов в каждом сегменте (илл. 486) и гистологическая структура ганглиев, состоящих из центрального нейропиля и расположенных на периферии клеточных тел нейронов. Этот основной план остаётся у многих членистоногих более выраженным, чем у большинства аннелид. Тем не менее, в обеих группах часто наблюдаются концентрация и слияние сегментарных нервных узлов. Это, прежде всего слияние передних пар ганглиев в синцеребрум (сложный мозг) у членистоногих, а также объединение нескольких нервных узлов в подглоточный ганглий у членистоногих (илл. 271) и аннелид (илл. 496), в связи с образованием головы из передних сегментов (цефализацией).



Илл. 488. Annelida и Arthropoda как сестринские группы. Апоморфии: (1) гомономные сегменты с придатками, похожие на параподии, двойная нервная цепочка. (2) Простомиум (головная лопасть) с придатками (антенны, пальпы) и нухальными органами. (3) Кутикула из α-хитина и белка, меняется с помощью линьки; исчезновение внешних локомоторных ресничек; цефализация и наличие синцеребрума; миксоцель и незамкнутая кровеносная система; нефридии с целомическим мешочком.

Вместе с тем, монофилия таксона Articulata подвергается сомнению. Согласно одной точке зрения (которая в последнее время, вероятно, подтверждается данными по 18S рРНК), аннелиды и моллюски — сестринские группы, а трохофорная личинка — их синапоморфия; в этом случае членистоногие должны быть ранней ветвью предковой линии, ведущей к аннелидам и моллюскам. С другой стороны, существуют сомнения в гомологии образования сегментов у аннелид и членистоногих. Однако эти сомнения пока слабо подкреплены фактами, поэтому в настоящее время нет веских оснований подвергать сомнению правильность традиционного выделения таксона Articulata.*

* Ныне родство аннелид и артропод решительно отвергают на основании молекулярных, а также некоторых морфологических и физиологических данных (*прим. ред.*) — см. **Дополнения** (с. 896).

http://jurassic.ru/

Annelida, Кольчатые черви

Люди, не занимающиеся зоологией, когда слышат о «червях», чаще всего представляют длинных, сильно растягивающихся и сжимающихся животных, как, например, дождевой червь или пескожил. Наряду с морем и почвой аннелиды заселяют все возможные пресные воды. Однако в морском происхождении аннелид сомневаться не приходится. И сегодня наиболее многочисленными и разнообразными являются морские виды. Жизненный цикл аннелид обыкновенно состоит из двух фаз; личинкой многих морских видов является трохофора.

Большое число видов — порядка 18 000 — и зачастую высокая плотность поселения (например, более ста тысяч Enchytraeida на 1 м^2 в лесной подстилке) делает также эту группу одной из наиболее значимых. Характерный план строения аннелид послужил отправной точкой для многочисленных адаптивных радиаций. Аннелиды имеют древних предков: известны кембрийские ископаемые из сланцев Берджес (Burgess Shale), идентифицируемые как типичные полихеты (например, *Canadia spinosa*).

Большинство аннелид имеет небольшие размеры, не более нескольких сантиметров в длину. Самым длинным представителем аннелид является полихета, длина которой достигает 3 м, а число сегментов — 1 000 (*Eunice aphroditois*) (илл. 490). Очень большими являются и некоторые живущие в почве олигохеты (Lumbricida), их длина достигает более 1 м (возможно до 3 м). Многочисленные виды — прежде всего полихеты — входят в состав мейофауны, длина таких организмов достигает всего лишь 2 мм. Самым маленьким представителем аннелид является полихета из рода *Diurodrilus* (около 300 мкм), а также карликовый самец *Dinophilus gyrociliatus* (50 мкм; порядка 330 клеток!, илл. 520A).

Строение

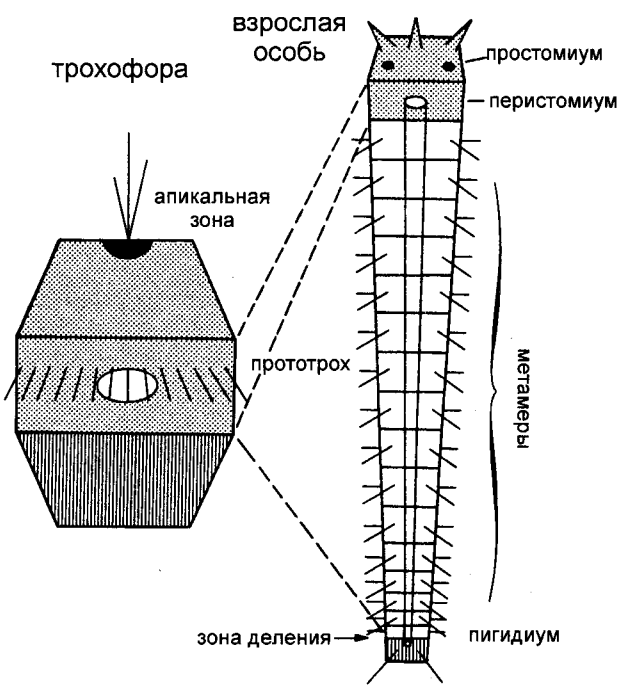
Обыкновенно тело аннелид формируется телобластически. Вначале образуются участки тела (**сегменты**, метамеры) одинаковой формы, располагающиеся между передним отделом тела, **простомиумом**, и задним отделом тела, **пигидиумом**. Сегменты формируются друг за другом в **зоне роста**, располагающейся перед пигидиумом (предпигидиальная).

Число сегментов различно в разных таксонах, оно может быть постоянным. Так, для *Nerilla antennata* это 9 сегментов, для *Maldane sarsi* — 19 (Polychaeta); для Branchiobdellida — 15, Acanthobdellida (29) и Euhirudinea (32) (Clitellata). Обыкновенно каждый сегмент несёт одну пару латеральных, двуветвистых, подвижных придатков — **параподий**. Это — выпячивания стенки тела, в которые заходит целóм. Параподии двигаются за счёт мышц и, как правило, несут щетинки (илл. 508Б).

Простомиум образуется из фронтальной части личинки (трохофоры). Простомиум снабжен фоторецепторами и органами химического чувства, а также несёт подвижные придатки (пальпы и антенны), на которых располагаются рецепторы, состоящие из одной или многих клеток. Обыкновенно в простомиуме находится надглоточный ганглий (мозг).

Следующий отдел тела формируется из участка трохофоры, включающего рот (илл. 489); у взрослых особей этот отдел также включает в себя ротовое отверстие. Околоротовой отдел (**перистомиум**) по бокам несёт придатки (**перистомиальные**, или **щупальцевидные усики**) (илл. 506, 523), которые могут вторично отсутствовать, так, например, они всегда отсутствуют у Clitellata.

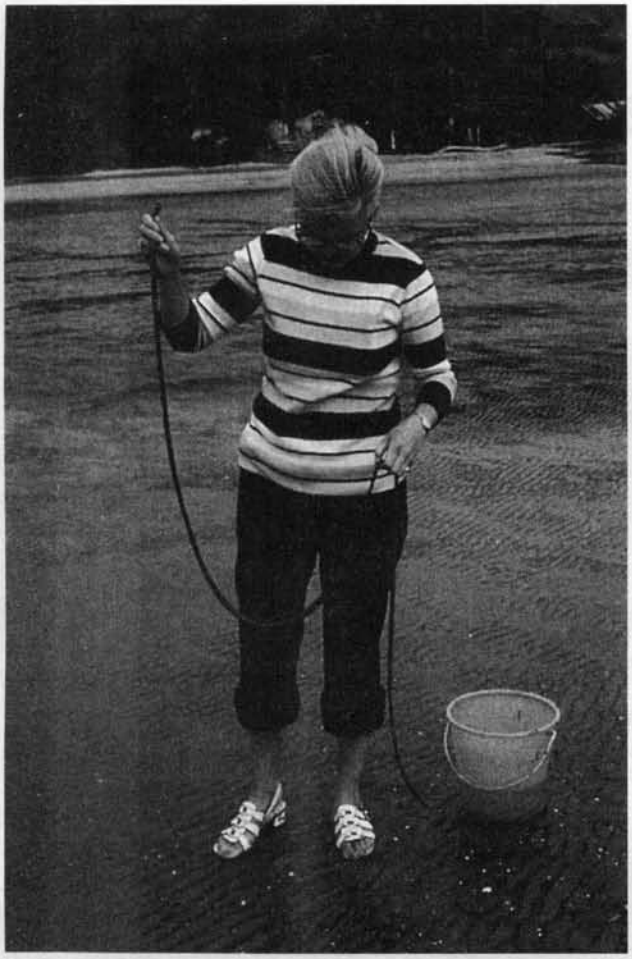
Вопрос о том, является ли перистомиум первым сегментом тела, т.е. «настоящим», произошедшим от щетинконосных метамеров, до сих пор является дискуссионным. В пользу этой теории говорит также то, что у Nerillidae (илл. 526B) отдел, идущий непосредственно за простомиумом, всегда имеет параподии и щетинки. Также эмбриологические эксперименты на нереидах показали, что перистомиум обладает теми же возможностями — например, к удвоению придатков, — что и последующие сегменты.



Илл. 489. Организация аннелид: трохофора и взрослая особь.
Происхождение простомиума, околоротовой отдел (перистомиум) и пигидиум. Образование метамеров из зоны роста, находящейся перед пигидиумом. По Schroeder и Hermans (1975).

Wilfred Westheide, Оснабрюк

http://jurassic.ru/



Илл. 490. *Eunice sebastiani* («Polychaeta», Eunicidae). Литораль Южной Бразилии. Длина около 2 м, около 450 сегментов, ширина тела 2 см. Оригинал W. Westheide, Оснабрюк.

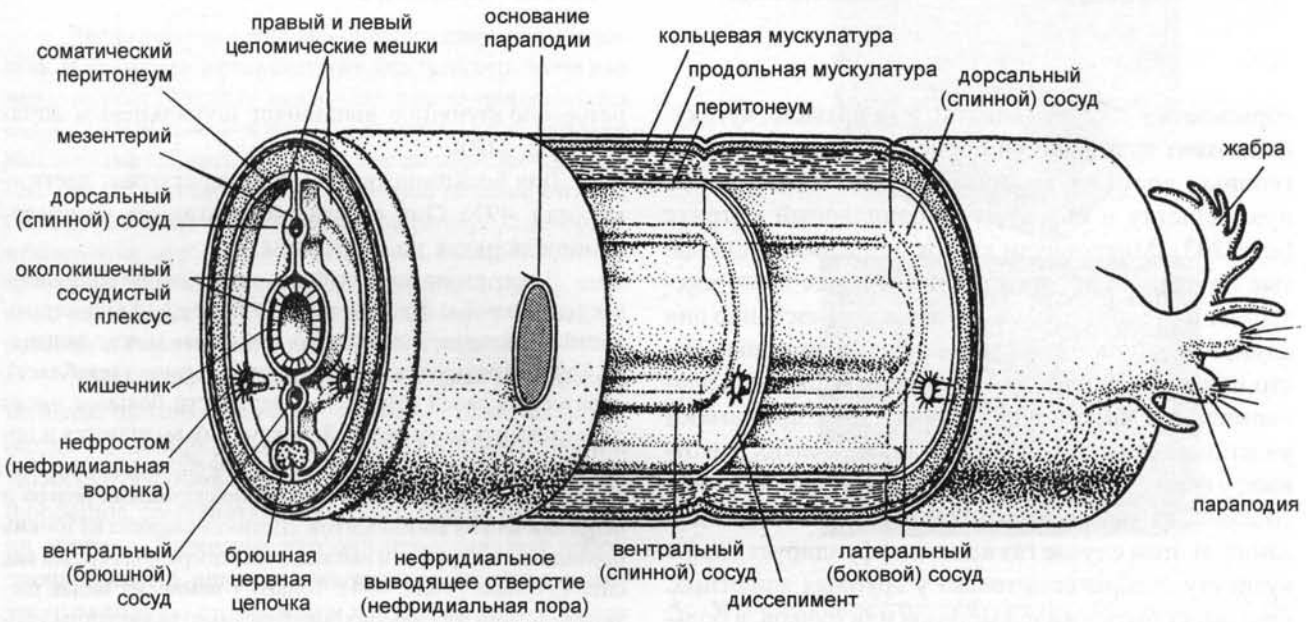
Против этой теории, прежде всего, говорит то, что околоротовой отдел образуется из другого участка трохофоры, чем последующие сегменты, а также что в нем отсутствует пара брюшных ганглиев.

Последующие сегменты тела могут сливаться с перистомиумом (цефализация). Тогда этот отдел также называют перистомиумом. Например, первый щетинконосный сегмент нереид в период ювенильного развития сливается с околоротовым отделом, в результате чего щетинки утрачиваются и параподии формируют две пары усиков. Благодаря этому перистомиум нереиса несёт четыре пары усиков, из которых только две передних пары являются истинно перистомиальными, а задние две пары сформированы из преобразованного сегмента (илл. 506).

Пигидиум образуется из каудального отдела личинки. Обыкновенно он также несёт придатки (анальные усики), на которых находится большое число рецепторов.

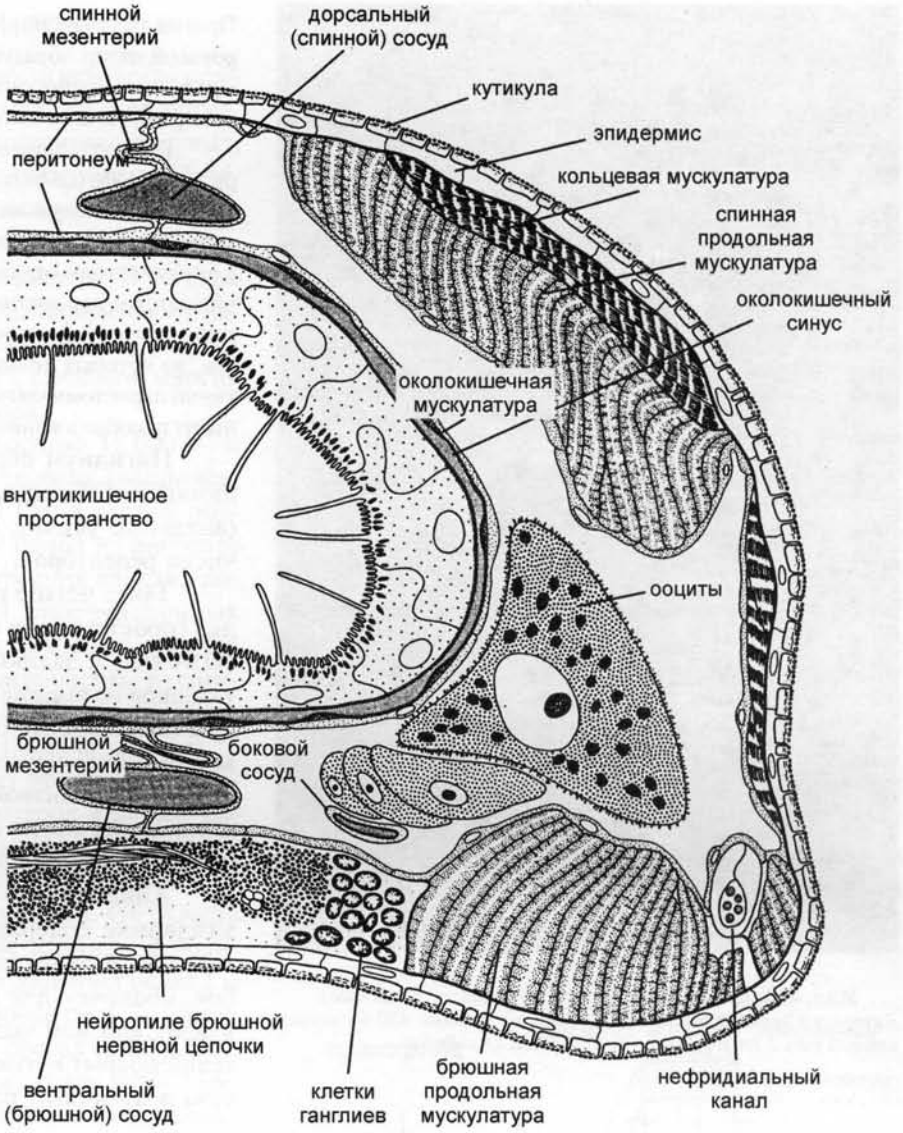
Такое чёткое разделение тела на **головной отдел** (простомиум и перистомиум), тело (одинаковые сегменты) и заднюю часть тела (пигидиум) у ряда таксонов не выражено. У многих полихет в теле присутствуют разные отделы (гетерономия сегментов), которые формируют ярко выраженные тагмы (илл. 509Б, 513). У пиявок (Hirudinea) как простомиум, так и пигидиум слиты с телом, и провести чёткую границу между ними невозможно.

Аннелиды — это мягкотелые животные. Их **эпидермис** содержит многочисленные железы, которые выделяют слизь, секрет для строительства трубок, оболочку для каналов в грунте и для защиты кладок яиц или выделяют светящийся секрет. Эпителий покрыт кутикулой, которая формирует вокруг тела эластичный покров. Только пиявки способны



Илл. 491. Схема строения сегмента аннелид.
Сегменты вырезаны из середины тела, удалены нефридиальные каналы. По нескольким авторам.

http://jurassic.ru/



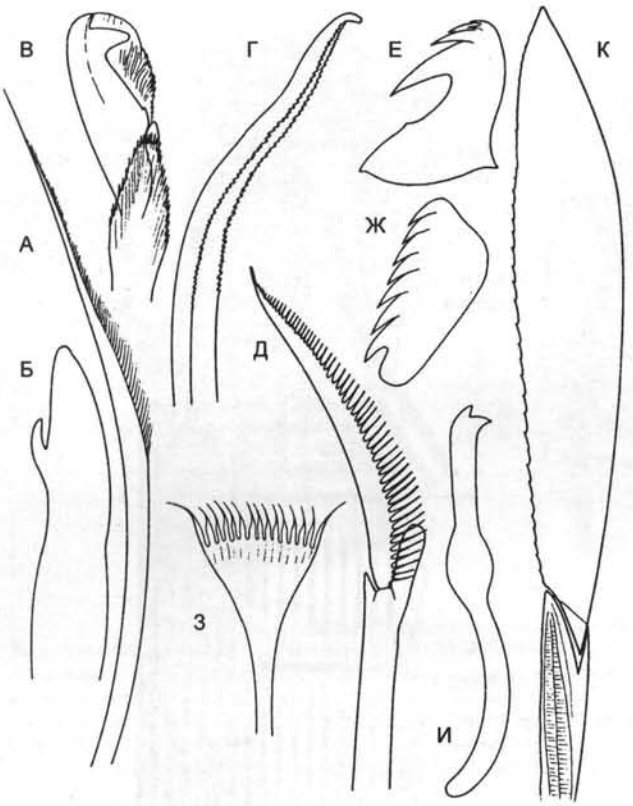
Илл. 492. Внутреннее строение полихет.
Немного схематизированный поперечный срез свободноживущей Phyllodocida. Толстая, чёрная линия — экстрацеллюлярный матрикс. Оригинал W. Westheide, Оснабрюк.

сбрасывать кутикулу (линять). Как правило, кутикула состоит из характерно ориентированных **коллагеновых волокон**, которые сложены в многослойную решётку и образуют фибриллярный матрикс (илл. 203). Микровилли клеток эпидермиса, покрытые по периферии гликокаликсом, чаще всего выступают над эпикутикулой — вероятно, частично они служат для поглощения растворённой органики. Часто на определённых участках тела выступают эпидермальные киноцилии (цирры). Они принимают участие в движении личинок, а также мелких животных; у фильтраторов они служат для сбора пищи или создают ток воды вокруг тела, необходимый для дыхания. В этом случае газ легко диффундирует сквозь кутикулу. Жабры есть только у крупных животных. Они могут быть в виде выступов или пучков, в большинстве случаев расположены над параподиями (илл. 509A, 513A, 525); у некоторых полихет респираторную функцию выполняет щупальцевый аппарат (илл. 512).

Для большинства аннелид характерны **щетинки** (илл. 493). Они всегда располагаются в определенном порядке по сегментам.

Лежат щетинки в глубоких эпидермальных мешочках (щетиночные фолликулы); при помощи мышц-антагонистов основание щетиночных мешочков может двигаться. Каждый раз клетка, формирующая щетинку (**хетобласт**), образует на своей округлой поверхности большое число параллельных микровиллей; вокруг них выделяется и полимеризуется экстраклеточное тонкофибриллярное вещество, состоящие из β-хитина, хинонсодержащих белков и неорганических компонентов. Щетинка сложена из тонких параллельных трубок и выглядит на поперечных срезах как сито (дуршлаг) (илл. 494). Только у немногих видов щетинки состоят из больших, центральных, разделенных поперечными перегородками трубок. Зачастую трубки опоясаны толстым слоем кортекса.

http://jurassic.ru/



Илл. 493. Типы щетинок аннелид.
А — волосовидная щетинка *Synelmis albini* (Hesionidae). Б — крючковидная щетинка 5-го щетинконосного сегмента *Polydora ciliata* (Spionidae). В — сложная щетинка *Eunice* sp. (Eunicidae). Г — пениальная щетинка *Stuhlmannia variabilis* (Lumbricida). Д — сложная щетинка *Pisione galapagoensis* (Pisionidae). Е — торакальная крючковидная щетинка (uncinus) *Lanice conchilega* (Terebellidae). Ж — торакальная крючковидная щетинка (uncinus) *Hydroides norvegica* (Serpulidae). З — гребневидная нотоподиальная щетинка Serpulidae; И — сигмовидная щетинка *Aktedrilus monospermathecus* (Tubificidae); К — эпитокная плавательная щетинка *Ceratonereis monronis* (Nereididae). По разным авторам.

Число и форма щетинок — видоспецифический признак. И поскольку щетинки позволяют находить более или менее чёткие различия между видами, то они являются очень важным таксономическим признаком. Так называемые простые щетинки отличаются от сложных (составных) тем, что у сложных имеется некоторое подобие сустава, соединяющего две части щетинки, дистальную подвижную и базальную, закреплённую в параподии (илл. 493В, 507Б). Крючковидные щетинки (uncini) короткие, загнутые, чаще всего расположенные рядами, как например, у Terebellida, Sabellida и Pogonophora (илл. 493Е,Ж и илл. 533).

Хотя слово «щетинки» (*греч.* chaet- — длинный волосок, щетинка или *греч.* acanth- — шип, колючка, щетинка) использовано при образовании названий таких субтаксонов как Polychaeta, Oligochaeta, Acanthobdellida, сами щетинки встречаются не только среди аннелид. Вероятно, что они представляют собой очень древний признак, так как структуры с идентичным тонким строением и генезисом встречаются у Echiura, Cephalopoda (орган Кёлликера) и Brachiopoda (щетинки мантийного края).

Первоначально, видимо, щетинки мантийного края выполняли защитную функцию, покрывая полностью дорсальную сторону у эпибентических животных (*Wiwaxia corrugata,* илл. 487). При вентролатеральном положении щетинки стали помогать при передвижении. Такое функциональное разделение щетинок можно наблюдать у многих современных полихет с хорошо развитыми двуветвистыми параподиями: нотоподия (спинная ветвь) и невроподия (брюшная ветвь) несут пучки щетинок, торчащих в стороны. Каждая ветвь параподии укреплена мощной щетинкой (ацикулой), она выходит отдельно, не из щетиночного фолликула (илл. 508Б).

Из Clitellata щетинки имеются у Oligochaeta, по одной паре дорсолатеральных и вентролатеральных пучков щетинок расположены по бокам тела. Эти пучки являются остатками ното- и невроподий (илл.



Илл. 494. Строение щетинок.
А — трёхмерная схема строения щетиночного фолликула. Б — ТЭМ-поперечный срез щетинки полихеты (*Pisione remota*). А — изменено по Bouligand (1967) и другим авторам; Б — оригинал W. Westheide, Оснабрюк.

http://jurassic.ru/

500Б). У пиявок (за исключением: *Acanthobdella peledina,* илл. 563) параподии также редуцированы.

Среди полихет также есть виды с полностью редуцированными параподиями с небольшим числом щетинок или вовсе без них (например, *Dinophilus gyrociliatus,* илл. 520; *Histriobdella homari,* илл. 520; *Protodrilus,*илл. 524В); эту редукцию считают конвергентно возникшим сходством, или прогенетическим признаком.

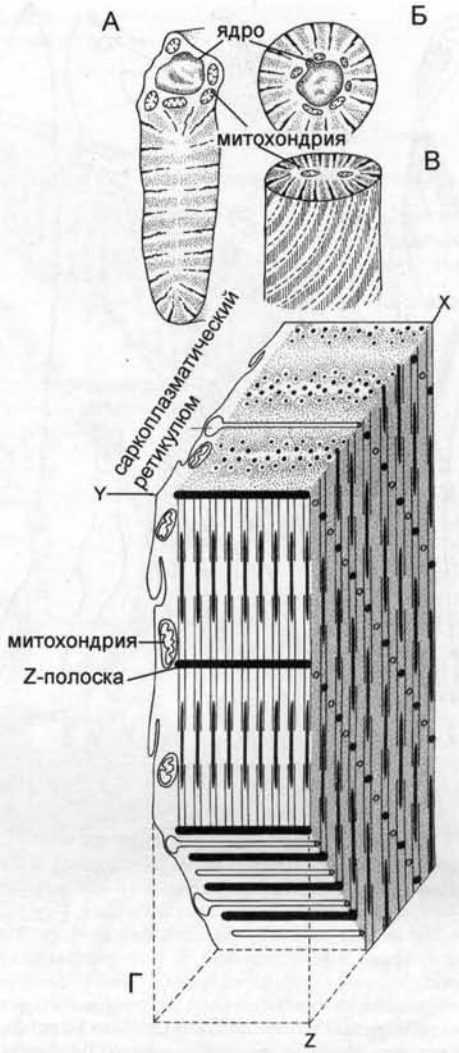
Кожно-мускульный мешок: под эпидермисом лежит мощно развитая внешняя кольцевая и внутренняя продольная мускулатура (илл. 492), между которыми может ещё размещаться слой диагональных мышц (Hirudinea, илл. 557). К этим мышцам подходят параподиальные мышцы, ретракторы щетинок, от середины вентральной стороны к бокам тела тянуться косые мышцы (илл. 508Б) (эти мышцы встречаются только у Polychaeta), мышечные диссепименты и дорсо-вентральные мышцы.

Структура и положение мышечных слоев различны, они определяют — вместе с другими мышцами — анатомическое строение и способности к движению целого таксона. Например, ползающие и плавающие Nereididae имеют тонкий слой кольцевой мускулатуры, тогда как их продольная мускулатура состоит из двух мощных дорсальных и двух вентральных валиков. У живущих в трубках, сильно сокращающихся форм, как, например, Serpulidae и Sabellidae, в строении мышечной системы настолько доминируют четыре продольных валика, что у некоторых видов от полости тела остаётся только узкое пространство для пищеварительной системы, брюшной нервной цепочки и кровеносных сосудов. У активно роющих Arenicolidae продольная мускулатура представлена многочисленными дорсальными и вентральными продольными лентами, так что целум окружён равномерно расположенными мышцами (илл. 509). У Nephtyidae, Polygordiidae и Opheliidae кольцевая мускулатура развита слабо или же вовсе отсутствует (конвергенция с Nematoda!).

Сила, необходимая для антагонистического растяжения продольных и кольцевых мышечных волокон, передается через давление целомической жидкости. Целомическая жидкость служит опорой и вместе с перекрещивающимися коллагеновыми волокнами кутикулы составляет гидростатический скелет.

Одноядерные мышечные клетки относятся, в основном, к мускулатуре косоисчерченного типа. Такая мускулатура характерна для организмов с гидроскелетом (Nemathelminthes). У этих организмов Z-элементы расположены в одну линию, а саркомеры косо смещены относительно продольной оси миофиламентов в одном направлении (илл. 495). Это даёт возможность эффективно производить сокращение продольных участков мышц, а также особенно сильное сокращение (укорочение) клеток, которое необходимо при перистальтическом движении.

Изолированный пучок продольных мышц *Lumbricus terrestris* может сокращаться до 25% от своей исходной



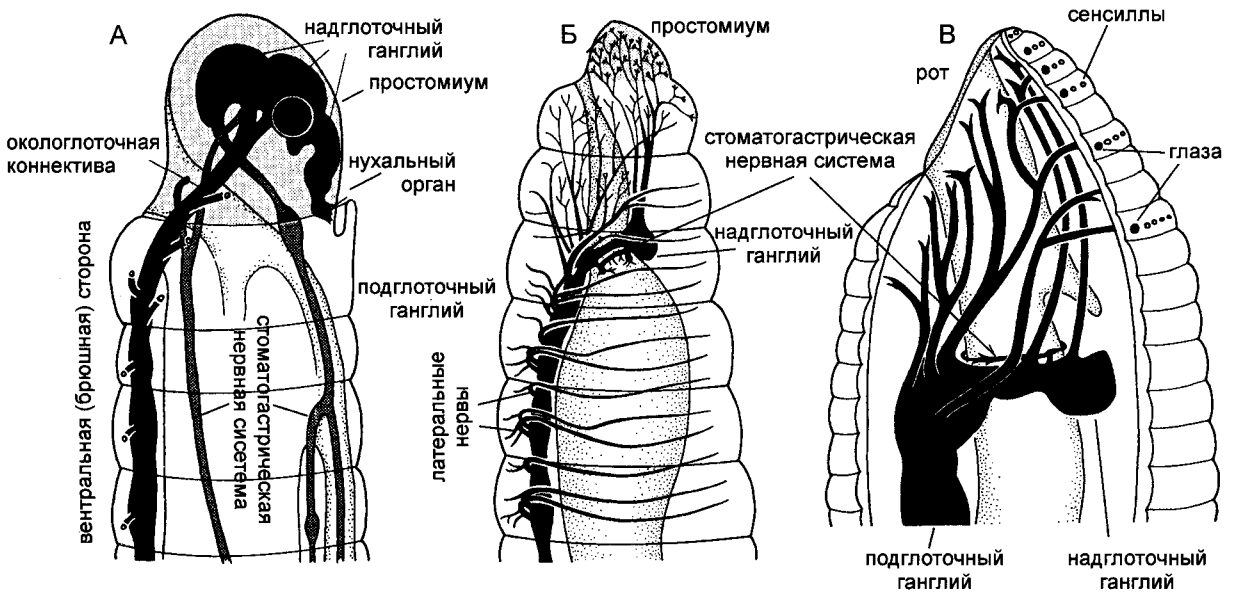
Илл. 495. Косоисчерченная мускулатура аннелид.
А — поперечный срез через типичную, уплощенную, циркомиарную мышечную клетку полихет или олигохет. Б, В — поперечный срез и пространственная модель типичной, округлой мышечной клетки пиявки (Hirudinea). Сократимые филаменты формируют вокруг ядра и митохондрий замкнутую периферическую зону. Г — трёхмерная схема мышечной клетки. В плоскости xy поперечно срезаны толстые и тонкие филаменты. В плоскости yz показаны два лежащих друг над другом саркомера; xz-плоскость проходит перпендикулярно к Z-полоскам и каналам цитоплазматического ретикулума. Угол исчерченности преувеличен. А–В — по Lanzavecchia и Camatini (1979); Г — по Mill и Knapp (1970).

длины. Это соответствует сокращению сегмента тела при перистальтическом продвижении (поперечнополосатые мышечные волокна, напротив, сокращаются только до 70%!).

У аннелид встречаются разные типы косоисчерченных мышц. Особенно длинные циркомиарные клетки, центральная часть саркоплазмы которых свободна от миофиламентов (илл. 495А), являются аутапоморфным признаком Hirudinea.

В основании **нервной системы** аннелид лежит лестничный тип строения (илл. 486, 496): (1) парный надглоточный ганглий (**мозг**), (2) **окологлоточные коннективы**, (3) два вентральных, изначально разделенных, нервных ствола с двумя ганглиями и ко-

http://Jurassic.ru/



Илл. 496. Нервная система переднего конца тела у разных аннелид.
Вид сбоку. Область простомиума тонко пунктирована. А — *Eunice* sp. («Polychaeta», Eunicidae). Надглоточный ганглий в простомиуме. Передний отдел с ассоциативным центром, нервы пальп и стоматогастрические нервы; средний отдел с оптическими нервами, с антеннальными и окологлоточными коннективами, идущими к брюшной нервной цепочке; задний отдел имеет нервы, идущие к нухальным органам. Б — *Lumbricus* sp. (Clitellata, Lumbricidae). Надглоточный ганглий во втором щетинконосном сегменте. В — *Haemopis sanguisuga* (Clitellata, Hirudinea). Надглоточный ганглий лежит ещё дальше в теле. Подглоточный ганглий состоит из ганглиев четырёх первых сегментов. Брюшная нервная цепочка лежит в целомической лакуне. А — по Heider (1925); Б — по Hess (1925); В — по Mann (1955).

миссурой в каждом сегмента, (4) в каждом сегменте часто три или четыре пары латеральных нервов, тянущихся к периферии тела (илл. 508Б). Последние из упомянутых нервов содержат сенсорные и моторные аксоны. Стоматогастрическая система обслуживает пищеварительный тракт.

Исходно мозг лежит в простомиуме (Polychaeta); уменьшение или полная редукция простомиума у Clitellata приводит к его перемещению в последующие сегменты тела (илл. 496Б,В). Некоторые полихеты демонстрируют высокую сложность строения нервной системы. Их мозг состоит из трёх частей и имеет оптические ганглии и corpora pedunculata (высокоразвитый чувствительный центр).

Окологлоточные коннективы отходят от двух корешков, которые имеют дорсальные и вентральные комиссуры и проходят сквозь мозг (илл. 508А). Так иннервируются простомиальные придатки у прототипа полихет, что даёт возможность проводить гомологические сравнения между различными антеннами и пальпами.

В строении вентральных нервных стволов нередко бывают отклонения: очень часто стволы сливаются в один. Ганглии или отчётливо видны за счёт отходящих коннектив, или тела нервных клеток распределяются по всей длине ствола, так что на нём образуются такие ганглии, выпуклость которых едва заметна (например, у многих олигохет и некоторых полихет). Типичное строение в виде цепочки не всегда выражено (илл. 270). Ганглии первых метамеров часто сливаются с обширным подглоточным ганглием (некоторые полихеты, все клителляты) (илл. 496). У Hirudinea сливаются также каудальные ганглии в области задней присоски (илл. 556Б). Полное слияние всей брюшной нервной цепочки в одну общую массу, можно видеть на примере Myzostomida (илл. 528).

Некоторые полихеты (Amphinomidae, Nereididae) имеют в основании параподий периферические ганглии (подиальные ганглии), которые соединяются с брюшной цепочкой при помощи поперечных, частично и при помощи продольных нервов, так что создаётся картина **тетрадной нервной системы** (илл. 271).

У многих видов в брюшную цепочку входят нейроны, чьи аксоны имеют особенно большой диаметр и образуют одно- или многоклеточные **гигантские волокна**. Такие нейроны, благодаря высокой скорости проведения, делают возможным эффективную реакцию бегства. Нейрогормоны для аннелид играют важную роль, например, при размножении и регенерации.

Наряду с многочисленными первичными эпидермальными чувствительными клетками имеется большое разнообразие сенсорных органов. Как и мозг, они сложно устроены (только среди Polychaeta): статоцисты (эпидермальные углубления чувствительного эпителия), глаза и нухальные органы.

Органы зрения могут быть как в виде крошечных двуклеточных оцеллей (глазко́в), так и в виде сложных глаз с линзами, тысячами чувствительных и опорных клеток на сетчатке (у пелагических видов). Глаза чаще всего расположены на простомиуме, однако могут располагаться на сегментах тела, пигидиуме или на кроне жабр, как например, у сидячих форм. Фоторецепторы могут быть рабдомерного или цилиарного типа.

https://jurassic.ru/

Нухальные органы встречаются среди аннелид только у полихет (илл. 497). Это парные структуры с большим количеством ресничек, находящиеся ближе к заднему краю простомиума, и содержащие преимущественно хеморецепторы.

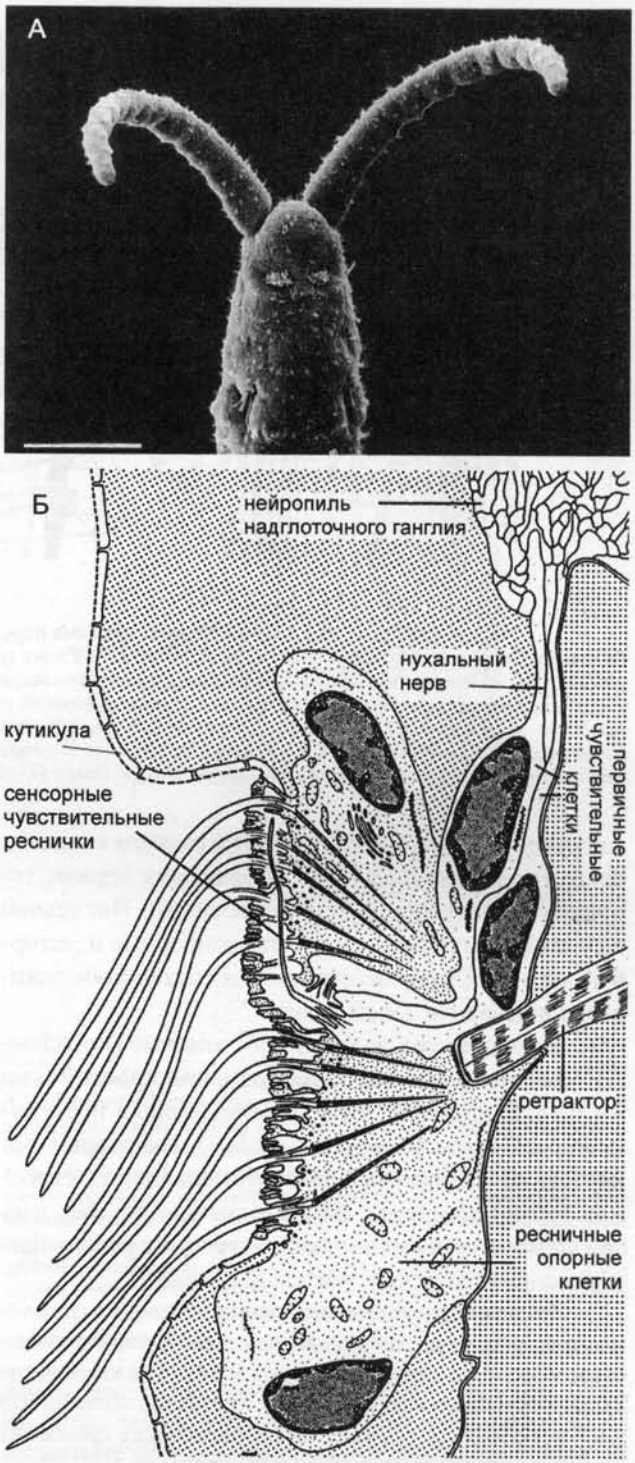
Нухальные органы сипункулид Sipuncula вероятнее всего не являются гомологами.

Среди Articulata только у аннелид в план строения тела взрослых особей входят **целомические мешки** по одной паре на сегмент. Эти компартменты, заполненные жидкостью, ограничены мезодермальным эпителием (**мезотелий**, **целотелий**). Эпителий, выстилающий целóм, образован или эпителиально-мышечными клетками (**миоэпителий**), или сформирован плоскими эпителиальными клетками (под которыми лежат мышечные клетки), называемый **перитонеумом**.

Целотелий внутренних органов (**висцеральный листок**, или **спланхноплевра**) покрывает кишечник и формирует дорсальный и вентральный мезентерий («подвеску»). Целотелий стенки тела (**соматоплевра**) подстилает кожно-мускульный мешок, точнее продольную мускулатуру. Стенки целомического эпителия из двух соседних сегментов соприкасаются друг с другом и образуют **диссепименты** (септы), которые разделяют тело с внутренней стороны по всей длине на сегменты (илл. 491). Это состояние считается исходным. Однако такое прототипическое деление тела на компартменты среди аннелид может иметь многочисленные отклонения, вплоть до полной редукции септ (илл. 500).

Диссепименты и мезентерии часто редуцируются до тонких лент или полностью исчезают; благодаря этому могут возникать более обширные целомические отделы тела, например, как в тораксе и абдомене *Arenicola* (илл. 509). Особенно часто это бывает у мелких полихет, у которых функциональная роль целóма в качестве гидроскелета утрачена, а перитонеальные клетки сильно увеличены (их называют целенхимными). Клетки целенхимы вытесняют полностью целóм, и животные теряют полость тела, вторично возвращаясь к ацеломатной организации. У Euhirudinea исходные сегментарные целомические полости во время постэмбрионального развития преобразуются в сеть поперечных и продольных каналов, имеющих многочисленные капиллярные разветвления во всем теле (илл. 500Г,Д).

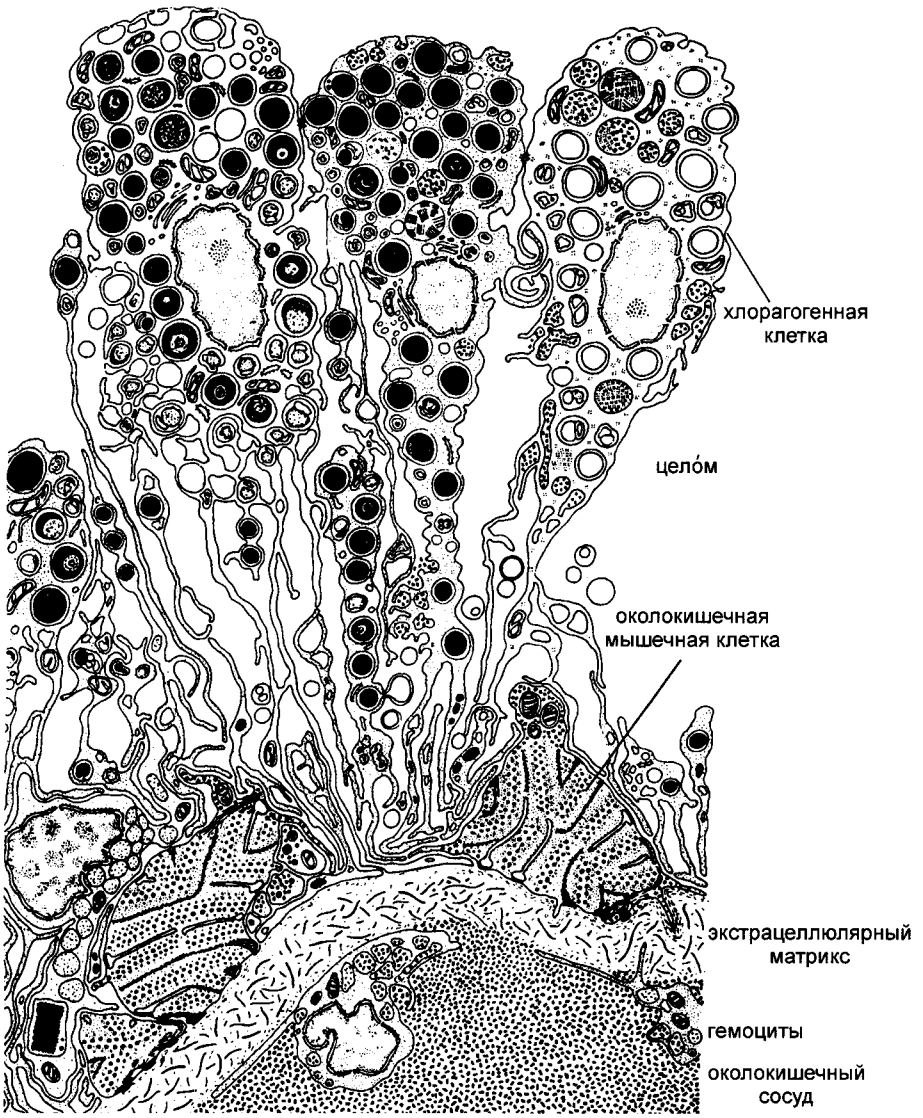
Из части перитонеального эпителия образуется метаболически активная хлорагогенная ткань. Она выполняет запасающую и экскреторную функции (гликоген, жиры, азотистые соединения). Эту ткань можно рассматривать как подобие «печени». У *Arenicola* и *Lumbricus* она окружена плотным, жёлто-коричневым или зеленоватым покровом, образованным булавовидными клетками и сосудов (илл. 498). У Hirudinea эта ткань названа ботриоидной и располагается в узких канальцах целомической системы.



Илл. 497. Нухальные органы, Polychaeta.
А — дорсальное положение нухальных органов на простомиуме *Saccocirrus* sp. (Protodrilida). Масштаб 100 мкм. Б — схема строения небольшого нухального органа *Protodrilus adhaerens*. Оригинал G. Purschke, Оснабрюк.

Сходная ткань с возможной функцией кроветворения, так называемое **сердечное тело**, имеется у многих видов, особенно в спинном кровеносном сосуде. Также перитонеальное происхождение имеют многие свободно плавающие клетки в целомической жидкости (целомоциты). Они имеют различные функции: фагоцитоз микроорганиз-

http://jurassic.ru/



Илл. 498. Мышцы кишечника с базальным матриксом и гемоцитами; имеются мышечные клетки и хлорагогенные клетки (хлорагоциты) дифференцированного целотелия, *Lumbricus* sp. (Clitellata).
По Lindner (1965).

мов, «заклеивание ранок» в кишечнике, иммунные реакции, обволакивание инородных включений, синтез желтка при оогенезе, транспорт гемоглобина (у Capitellidae, лишённых сосудистой системы).

Замкнутая кровеносная система аннелид — совокупность щелевидных пространств, во внеклеточном матриксе между слоями целомического эпителия (илл. 274В). Внутренний просвет является первичной полостью тела, здесь нет эндотелия (илл. 274, 499). Самые важные элементы кровеносной системы:

(1) **Брюшной сосуд**, идущий внутри вентрального мезентерия вдоль всего тела; в нём кровь движется из передней части тела назад.

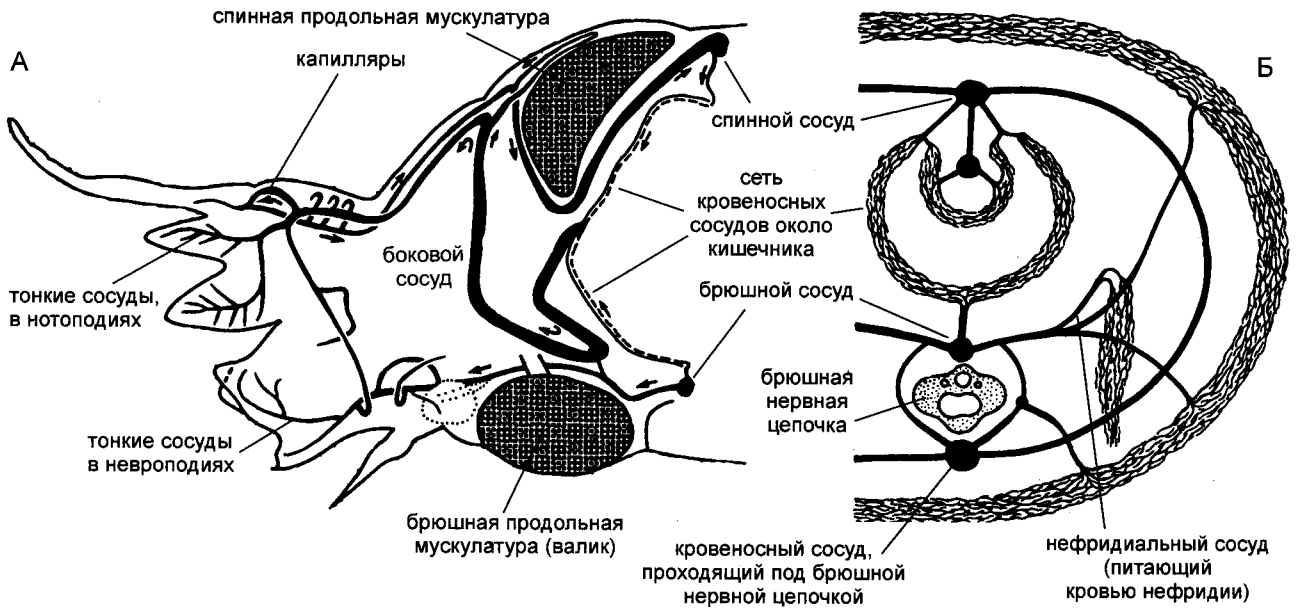
(2) **Спинной сосуд**, проходящий в дорсальном мезентерии над кишкой. Это самый большой кровеносный сосуд; он начинается с околокишечного кровеносного синуса и заканчивается в задней части тела. В некоторых случаях спинной сосуд полностью или местами удвоен. В большинстве случаев он сокращается, толкая кровь из задней части тела вперёд. Спинной сосуд в передней части разветвляется на две части, которые огибают пищевод и на вентральной стороне сливаются с брюшным сосудом.

(3) У большинства видов продольные сосуды соединены между собой дополнительными дорсовентральными **боковыми сосудами**, проходящими в диссепиментах. Боковые сосуды имеются в каждом сегменте. В местах, где имеются жабры, латеральные сосуды заходят в них.

(4) **Околокишечный плексус**, образующийся при удвоении внеклеточного матрикса, расположенного между эпителием кишки и мышцами кишки или висцеральным целотелием, в виде системы разветвлённых канальцев. Околокишечный плексус у различных таксонов может трансформироваться в **околокишечный синус**.

У некоторых видов встречаются разные специализированные сосуды, например, субинтестинальный сосуд, проходящий под кишкой, или субневральный сосуд (илл.

http://jurassic.ru/



Илл. 499. Кровеносная система.
А — *Platynereis dumerilii* (Polychaeta, Nereididae), правая половина поперечного среза сегмента. Стрелки указывают на направление тока крови. По спинной стороне кровь течёт вперёд, по брюшной — назад. Сосуды параподий в основном оканчиваются слепо и ритмично пульсируют. Б — схема строения кровеносной системы дождевого червя (Clitellata, Lumbricidae) (поперечный срез). Пульсирующий спинной сосуд гонит кровь в латеральные сосуды. Интегумент пронизан капиллярами (кожное дыхание!); отсюда идёт прямое обеспечение брюшной нервной цепочки кровью, богатой O_2. А — по Hauenschild и Fischer (1969); Б — по Meglitsch (1972).

499Б). Разнообразные капиллярные системы располагаются в кожно-мускульном мешке, параподиях, жабрах и нефридиях (илл. 499А). Для полихет характерно большое число слепо заканчивающихся сосудов. Кровеносная система может также полностью отсутствовать, как, например, в семействах полихет Glyceridae, Capitellidae и у некоторых мелких видов. Различные отделы кровеносной системы могут пульсировать, чаще всего это спинной сосуд или некоторые латеральные сосуды, например у *Lumbricus* имеется пять пар «боковых сердец», или обе части двухкамерного сердца *Arenicola,* расположенного между околокишечным плексусом и брюшным кровеносным сосудом. Кровоток часто поддерживается ещё и за счёт перистальтических движений тела.

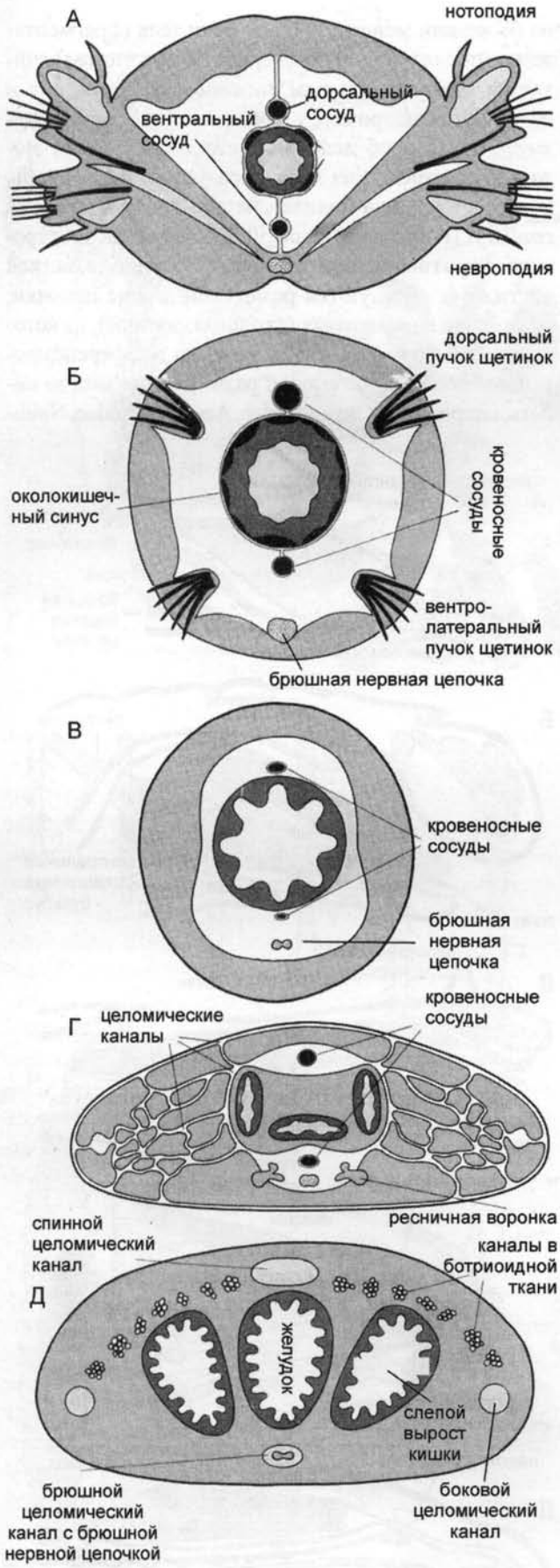
Дыхательным пигментами могут быть гемоглобин, хлорокруорин (зелёная кровь!, например, у Sabellidae, Serpurlidae) и гемэретрин; эти пигменты связаны с кровяными тельцами (гемоцитами в сосудах, эритроцитами в целóме) и клетками тканей, или растворены в плазме крови или в целомической жидкости. Наличие дыхательных пигментов не является систематическим признаком.

Кишечный тракт аннелид изначально прямой, в виде трубки из однослойного эпителия, разделён на три отдела. Начинается кишечник ротовым отверстием на вентральной стороне перистомиума, а заканчивается в анальном отверстии, которое находится на пигидиуме. Передний и задний отделы кишки имеют эктодермальное происхождение. Энтодермальная средняя кишка подвешена на мезентериях и диссепиментах тела и окружена мышцами. Изначально, возможно, передняя кишка была полостью, выстланной ресничным эпителием, которая в некоторых таксонах претерпела весьма разнообразные изменения (илл. 501). Это объясняет многообразие жизненных форм и способов питания (Polychaeta, Oligochaeta, Hirudinea). Прежде всего, происходило многократно независимое образование мускулистого отдела, — глотки (фаринкс) (илл. 501Б,В,Д, 506).

Экскреторную и осморегуляторную функции выполняют посегментно расположенные нефридии. В исходном состоянии такие органы располагаются по одной паре на сегмент (илл. 491). Большинство аннелид имеют **метанефридии** (илл. 280Г), которые у полихет, как правило, проще устроены, чем у поясковых червей. Среди полихет также распространены протонефридии (илл. 502). Наличие того или другого типа этих гомологичных структур, обусловлено функционально.

Протонефридии встречаются, как правило, у мелких видов без кровеносной системы или же у видов, на кровеносных сосудах которых отсутствуют подоциты, создающие фильтрационные структуры. У трохофор выделительными органами также всегда служат протонефридии. Ресничная воронка (**нефростом**) метанефридиев и терминальные клетки (**соленоциты**, ресничное пламя) протонефридиев всегда распложены в целомической полости предыдущего сегмента, а нефропор находится в следующем сегменте; между ними лежит более или менее изогнутый канал, иногда содержащий мочевой пузырь.

http://jurassic.ru/



Чем крупнее животное, тем больше в один протонефридий входит терминальных цилиндрических клеток, от одной до 100. Каждая терминальная клетка включает в себя один жгутик («моноцилиарная», соленоцит) (илл. 502Г) или несколько («мультицилиарная»), которые образуют мерцательное пламя.

У крупных червей (например, Megascolecidae), которые живут в сухой и жаркой почве, нефридиальные каналы соединены также с кишечным трактом и таким образом предотвращают потерю жидкости организмом; каждый сегмент может иметь большое число ресничных воронок, которые ведут в один общий канал. — У полихет, обитающих в трубках (Terebellidae, Sabellidae), в передней части тела имеется небольшое число, но особо крупных метанефридиев. — Для пиявок характерно наличие нефростома с округлой капсулой, без прямого соединения с выделительным канальцем.

До сих пор представление о том, что первично каждый сегмент кроме пары эктодермальных нефридиев должен содержать и пару мезодермальных **гонодуктов**, считается самым распространённым. Эта теория была предложена Гудричем (Goodrich). Однако такое устройство можно увидеть среди полихет только у Capitellidae. Внутри поясковых червей такое строение характерно для олигохет, у которых, как правило, каналы нефридиев разделены от яйцевода и семяпровода, и половые клетки яичников или семенников выводятся через половые сегменты (илл. 548, 553). Среди других полихет, у которых имеется особая ресничная воронка для выведения гамет, нефридии должны быть снабжены по этому представлению урогенитальными канальцами (миксонефридии), что происходит благодаря слиянию нефридиев с более или менее редуцированными гонодуктами.

Новые ультраструктурные исследования на примере двух видов доказывают, что воронки половых каналов ко времени полового созревания могут образовываться из стенок нефридиальных каналов без участия целотелия (илл. 502Б). В таких случаях гонодукты используются только для того, чтобы выводить гаметы из преобразованных нефридиев.

Размножение и развитие

Восстановительная **регенерация** хорошо развита среди аннелид. После удаления нескольких сег-

Илл. 500. Целóм и его преобразования среди аннелид. А — Polychaeta (Phyllodocida) и Б — Oligochaeta (Tubificidae), вторичная полость тела и хорошо сформированная первичная система кровеносных сосудов. В — Hirudinea (Acanthobdellida), начало сужения вторичного целóма из-за мускулатуры и соединительной ткани; первичная система кровеносных сосудов ещё имеется. Г — Hirudinea (Rhynchobdelliformes), преобразование парных сегментарных целомических мешочков в единую систему продольных и поперечных канальцев. Д — Hirudinea (Gnathobdelliformes). Целомическая система канальцев из больших, частично сокращающихся лакун и ботриоидных канальцев, превращается во вторичную кровеносную систему.

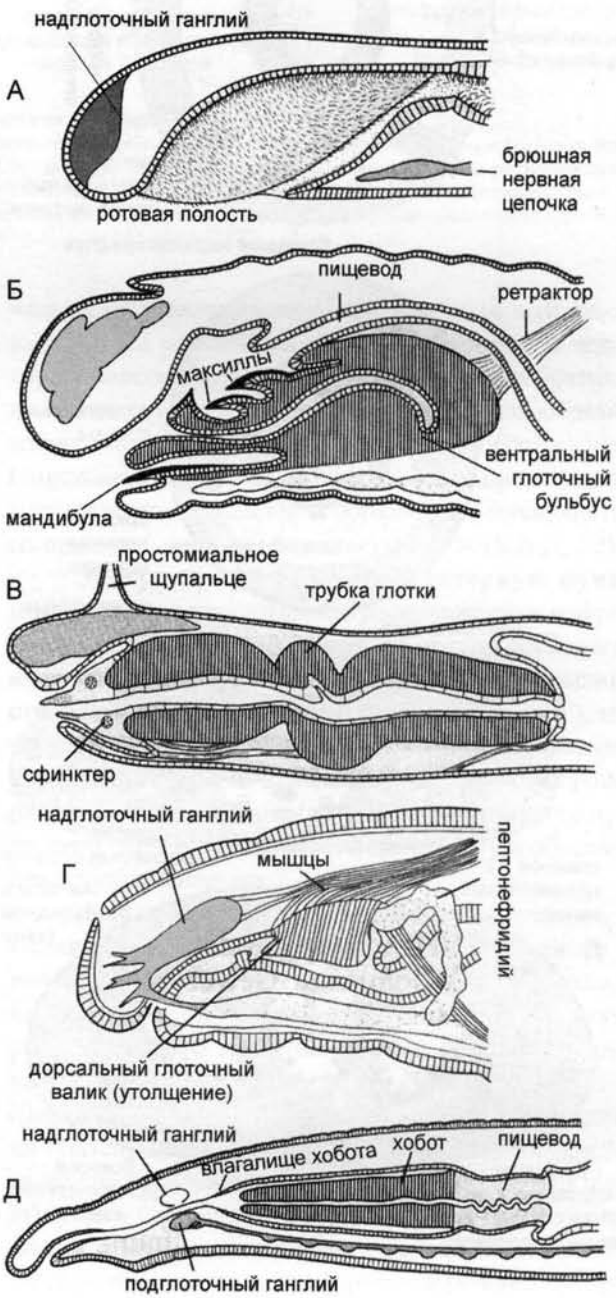
http://jurassic.ru/

ментов у многих видов сразу же образуется зона роста, в которой формируются новые сегменты (иногда столько же, сколько было утеряно).

Тело полихеты *Clymenella torquata,* у которой постоянное число сегментов равно 22, может полностью восстанавливаться из 13 сегментов. Во время опыта были вырезаны участки из различных отделов тела. Утраченные сегменты из передней и задней частей тела были восстановлены во всех случаях в соответствии со своей исходной длиной. У *Chaetopterus variopedatus* (Polychaeta) одиединственный сегмент может наращивать недостающие участки тела как спереди, так и сзади, так что животное восстанавливается полностью. Напротив, *Sabella* (Polychaeta) никогда не восстанавливает более трёх сегментов; если же утеряно более трёх передних сегментов, то сегменты из задней части модифицируются в сегменты передней торакальной части. Особенно быстрой регенерацией обладает крона щупалец, которая крайне необходима при сборе пищи. Именно эта часть тела зачастую становится добычей рыб.

У дождевых червей регенерацию, вероятно, контролирует нейросекреция передних ганглиев. Таким образом, передний конец тела может быть восстановлен, только в том случае, если один из этих ганглиев сохранился. Задняя часть тела восстанавливается полностью, однако чаще всего число новых сегментов не совпадает с первоначальным. Восстанавливающиеся животные становятся неподвижными; кроты пользуются таким поведением: они откусывают передние сегменты и складывают на хранение неподвижных дождевых червей в свои хранилища, расположенные в норах.

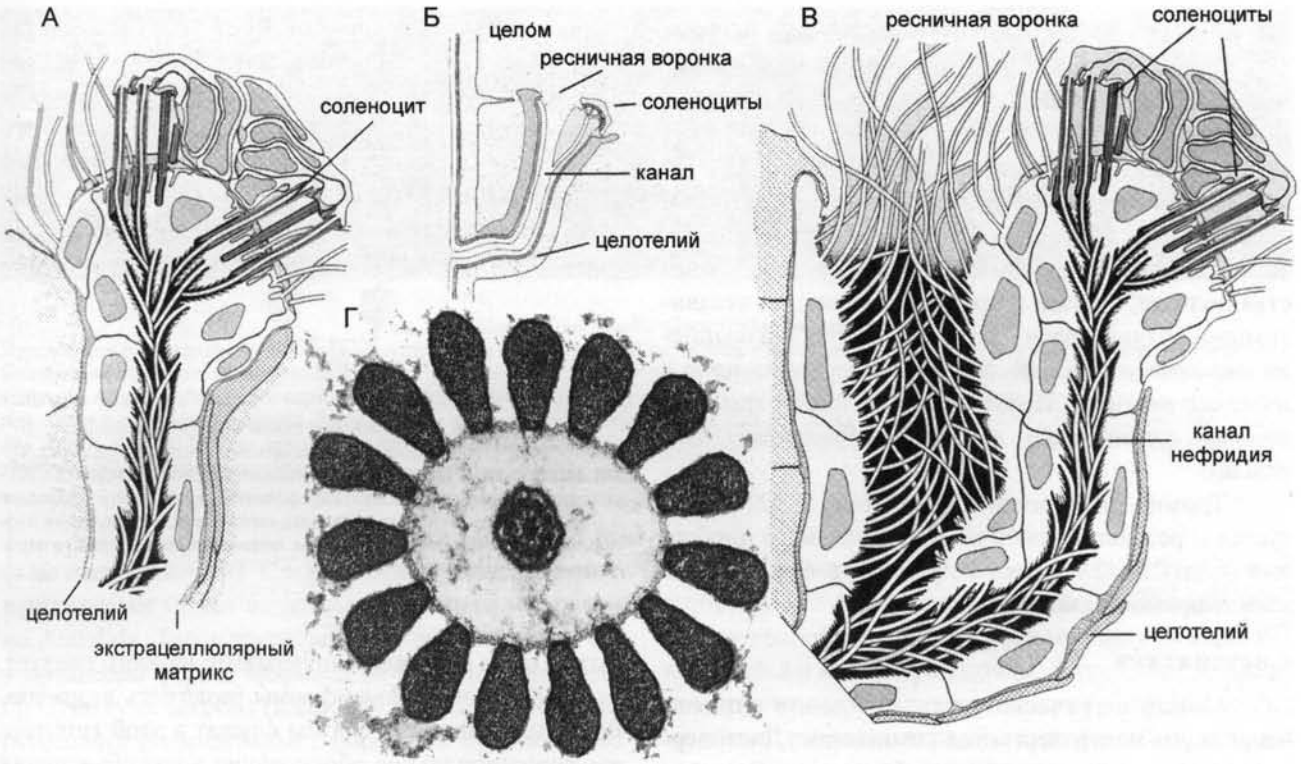
Высокая способность тела аннелид к репаративной регенерации используется во многих случаях при **бесполом размножении**. Каудальная автотомия и последующая регенерация являются одним из этапов жизненного цикла дождевых червей. Деление на более или менее крупные части тела (фрагментация) с последующей регенерацией (архитомия) считается исключительным способом размножения и встречается, например, у олигохеты *Enchytraeus fragmentosus*. Способ деления, когда один сегмент может отделяться и из него образуется новая особь, встречается среди полихет, например у *Dodecaceria caulleryi* (Polychaeta) (илл. 503Б). Также распространена **паратомия**: при этом, как правило, в задней части тела образуются различной длины цепочки, состоящие из животных (**столоны**, зооиды), из которых далее формируются полностью дифференцированные особи. Этот способ размножения можно видеть, например, у Ctenodrilidae, Aeolosomatidae, Naidi-



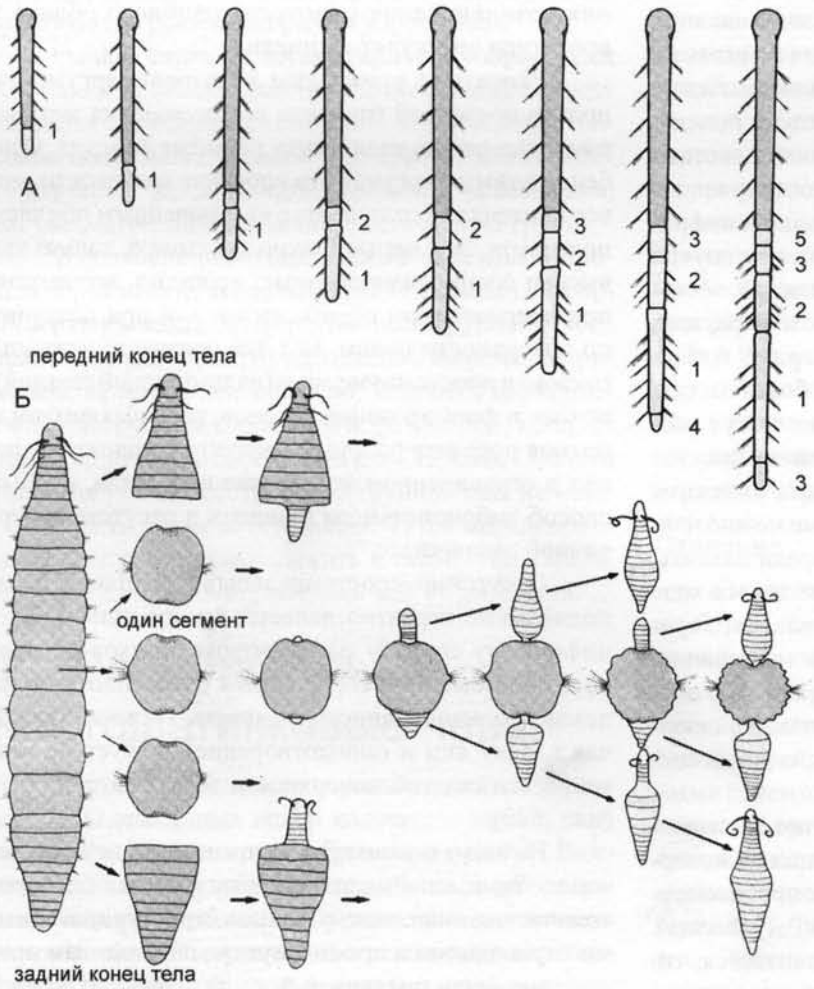
Илл. 501. Примеры типичного строения передней части пищеварительной системы аннелид. Схематические рисунки сагиттальных срезов.

А — покрытые ресничками ротовые лопасти без дополнительного укрепления мышцами: сбор мелких частичек происходит при помощи ресничек, например некоторые Protodrilida, Aeolosomatida. Б — выворачивающийся, вентральный глоточный бульбус с кутикуляризированным челюстным аппаратом (одна пара, так называемых, мандибул и многочисленные, так называемые, сложные максиллы), например у Eunicidae («Polychaeta»): преимущественно хищные, частично могут быть детритофагами (красные водоросли и т.д.). В — Аксиальная глотка, с радиально расположенными мышечными клетками вокруг просвета глотки; может быть частично выдвинута в ротовое отверстие; например Hesionidae («Polychaeta»): они высасывают одноклеточные организмы или маленьких беспозвоночных животных. (Аксиальная глотка с челюстями, илл. 506). Г — дорсальная «глотка» с высоким эпителием и многочисленными железами, которая выворачиваются из ротового отверстия и как подушка покрывает частички пищи и далее вместе с ними втягивается; например Enchytraeidae («Oligochaeta»): преимущественно неселективный сбор отмерших органических материалов, грибов и бактерий. Д — глубоко вворачивающаяся аксиальная глотка («хобот»), располагающаяся во влагалище, например Rhynchobdelliformes (Hirudinea): эктопаразиты или хищники, глотка стилетообразная, она прорывает покровы жертвы и служит для высасывания тканей и жидкости тела. Оригинал W. Westheide, Оснабрюк, по Heider, Purschke и др. авторам.

http://jurassic.ru/



Илл. 502. Протонефридии и гонодукты полихет *Anaitides mucosa* (Phyllodocidae). А — протонефридий с большим числом моноцилиарных терминальных клеток (соленоциты). Б — схема преобразованных протонефридиев (= протонефромиксий) у половозрелой особи с образовавшейся ресничной воронкой и яйцеводом для выведения половых продуктов. В — терминальный отдел такого протонефромиксия. Г — поперечный срез через вершину соленоцита. ТЭМ-фото. А–В — оригиналы T. Bartolomaeus, Гёттинген; Г — оригинал K. Hausmann, Берлин.



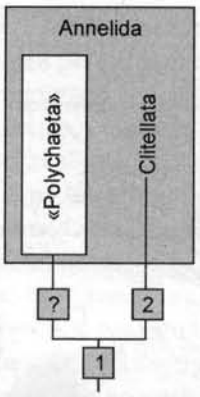
Илл. 503. Различные способы бесполого размножения аннелид.
А — *Aeolosoma hemprichi* (Aeolosomatida). Типичное образование цепочки животных, из которых в дальнейшем формируются полноценные дифференцированные особи (паратомия). Числа указывают на последовательность образования новых особей. Б — *Dodecaceria caulleryi* (Cirratulidae). Схема разделения на части и последующая регенерация. Животные, имеющие более 40 сегментов, разделяются, и из заднего отдела тела образуются (отшнуровываются) друг за другом 14–18 отдельных сегментов. Передний конец и задний конец восстанавливаются до полноценных особей. Когда с каждой стороны образуются около семи новых сегментов, от червя отделяется регенерат (новая особь) и продолжает достраивать себе сегменты на передней или задней части. Первоначальный сегмент образует ещё две новые особи тем же способом. Регенераты светлые; все части исходного животного серые. Этот вид размножается также и половым путём. А — по Herlant-Meewis (1945); Б — по Dehorne (1933) и Gibson и Clark (1976).

http://jurassic.ru/

dae (илл. 503А, 554). Такого рода образовавшиеся животные становятся носителями половых клеток, например, Syllidae (Polychaeta); и поэтому особи, размножающиеся бесполым и половым путями у этих видов, обязательно связаны между собой.

Исходным типом **полового размножения** является выбрасывание гамет в воду и оплодотворение вне тела животного, как, например, у большинства полихет. Однако в процессе эволюции, независимыми путями среди Polychaeta и Clitellata возникли механизмы прямого переноса сперматозоидов в полового партнера. Некоторые виды имеют внешние половые органы, такие как пенис у Pisionidae (Polychaeta).

Трохофорная личинка (илл. 268А,Б, 521) образуется в результате типичного спирального дробления (илл. 286, 288); ряд Polychaeta и все Clitellata имеют прямое развитие.



Илл. 504. Родственные связи внутри Annelida.
Апоморфии: [1] Простомиум с придатками (антенны, пальпы); нухальные органы. [?] Аутапоморфия полихет неизвестна, вероятно, беспоясковые аннелиды образуют парафилетическую группу. [2] Поясок и формирование кокона, особенности онтогенеза, перемещение мозга из простомиума, гермафродитизм, положение гонад только в определённых сегментах тела и т.д.

Систематика

Монофилетическое происхождение аннелид чаще всего не подвергается сомнениям. Достоверной синапоморфии для обоих субтаксонов «**Polychaeta**» и **Clitellata** однако же неизвестно (илл. 504). Многие их общие характерные признаки являются предковыми, первичными структурами (симплезиоморфия). Они должны быть уже представлены или у прототипа всех Articulata (например, такие признаки как, метамерное деление тела, нервная система лестничного типа, специфическая косоисчерченная мускулатура, парные целомические мешки и нефридии в каждом сегменте), или возникнуть уже внутри Articulata (например, кутикулярные щетинки, состоящие из тонких трубочек илл. 494, трохофора, илл. 521). Если исходить из того, что метамерия у Articulata возникла в связи с образованием боковых сегментарных придатков, то параподии не могут рассматриваться как аутапоморфный признак аннелид.

Аутапоморфиями таксона аннелид являются только дискуссионные признаки, которые можно найти всего у некоторых групп. Можно предположить, что эти признаки были у прототипа аннелид и в ходе эволюции в других группах редуцировались; вероятно, именно этим можно подтвердить монофилию таксона Annelida. Это доказательство связано с дискуссией о направлении эволюции признаков и связано непосредственно с представлением о филогенетическом ряде субтаксонов аннелид.

1. Традиционная систематика считает производными группами пресноводных и живущих на поверхности почвы поясковых (Clitellata) и противопоставляет их всем другим аннелидам (= «Polychaeta»).

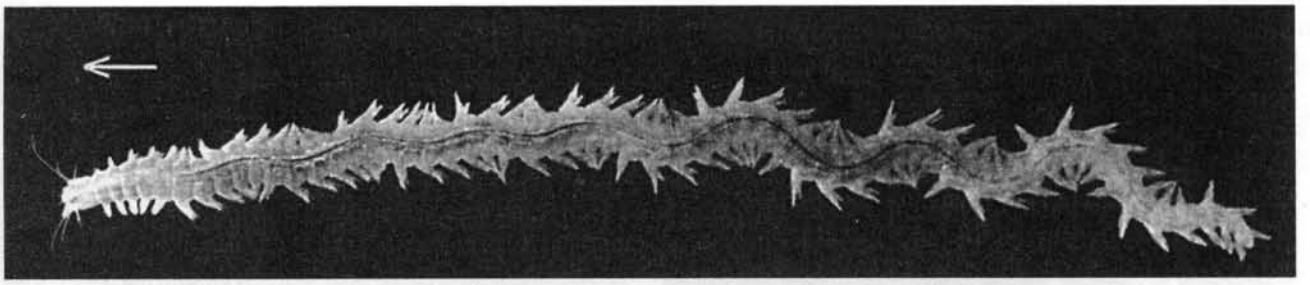
2. По противоположной гипотезе считается, что первичные аннелиды вели роющий образ жизни и были схожи с дождевыми червями; из этого следует, что полихетоподобные формы развились вторично. Роющие жизненные формы служат в этой гипотезе как функциональное обоснование и для объяснения образования метамерии у артикулят, и для объяснения возникновения олигохетоподобного облика у прототипа артикулят и аннелид.

Ранее уже приведены некоторые аргументы против последней гипотезы возникновения метамерии и выведения из неё пути развития аннелид. Особенно важным аргументом «против» является то, что все клителляты отличаются чрезвычайным обилием признаков. Эти черты можно трактовать только как высоко специализированные, вероятно, возникшие при пресноводном образе жизни или при ползании по поверхности почвы. Вот эти признаки: лежащий глубоко в простомиуме мозг (надглоточный ганглий), поясок и формирование коконов, гермафродитизм и прямая передача половых продуктов, положение гонад в ограниченном количестве сегментов, особый способ эмбрионального развития и отсутствие первичной личинки.

Отсутствие простомиальных придатков и параподий также, вероятно, является предпосылкой к специфичному способу размножения поясковых: процесс образования и сбрасывания с тела плотно прилежащего, наполненного жидкостью кокона, (включая кладку яиц и оплодотворение) требует по возможности гладкой поверхности тела, без придатков (илл. 549).

Из этого можно предположить, что не олигохетоподобные, а полихетоподобные формы с большим количеством щетинок, с хорошо структурированными параподиями и простомиумом, снабжённым придатками, были предковой формой кольчатых червей

http://jurassic.ru/



Илл. 505. *Nereis diversicolor* (Nereididae) в движении.
Переход между медленными и быстрыми извиваниями тела. В задней части тела сокращаются продольные мышечные валики поочерёдно с левой и правой сторон, так что тело образует горизонтальную волну. Эти волны пробегают по телу в направлении движения, сзади вперёд. На выпуклой стороне изгиба тела параподии опираются о субстрат, и при дальнейшем движении волны они перемещаются назад, так что тело переносится параподиями вперёд. В следующем вогнутом изгибе волны продольные мышцы максимально сжаты; соответствующие параподии сильно укорочены, они отрываются от субстрата и снова переносятся вперёд. Тёмная полоса на спине животного — спинной сосуд. Оригинал W. Westheide, Оснабрюк.

(а не всех Articulata). Следовательно, **простомиум с придатками** может являться аутапоморфией таксона Annelida. Такое представление предполагает, что у предковой формы артропод не было придатков на простомиуме (акрон) (илл. 568). По меньшей мере, рецентные (современные) формы не противоречат такой теории. Также нухальные органы (илл. 498) вероятно являются аутапоморфией аннелид; они отсутствуют, вероятно, вторично у клителлят.

Однако снова остаётся открытым вопрос: если Arthropoda не сестринская группа всех Annelida, тогда являются ли членистоногие лишь подчинённым таксоном более низкого ранга. Это требует дальнейшего изучения. Здесь аннелид, несмотря на сомнения, мы рассматриваем как монофилетическую группу.

Высокоспециализированные поясковые прошли через многие синапоморфии (см. выше) и сформировались как монофилетическая группа, у всех полихет не могут найти подходящих, вторичных признаков: «Polychaeta», вероятно, являются парафилетической группой, собранием всех аннелид, которых нельзя однозначно определить как Clitellata; Clitellata тогда могут быть сестринской группой ещё не известной части таких «Polychaeta». Такое определение позволяет также присоединить к полихетам таксон, традиционно рассматриваемый как Pogonophora.

1. «Polychaeta», Многощетинковые черви

К многощетинковым червям относятся порядка 10 000 описанных видов кольчатых червей, имеющих чрезвычайно разнообразное строение. Важным отличием полихет является обязательное отсутствие пояска (clitellum). В море они занимают все возможные ниши. В морях полихеты доминируют в бентосных сообществах и формируют кормовую базу многих организмов, прежде всего рыб. Некоторые виды живут в солоноватой (опреснённой) воде, имеются виды, обитающие в пресной воде или воде, находящейся в капиллярах почвы. В тропиках во влажном грунте живут дышащие воздухом Nereididae. Ряд многощетинковых червей являются облигатными комменсалами, экто- и эндопаразитами.

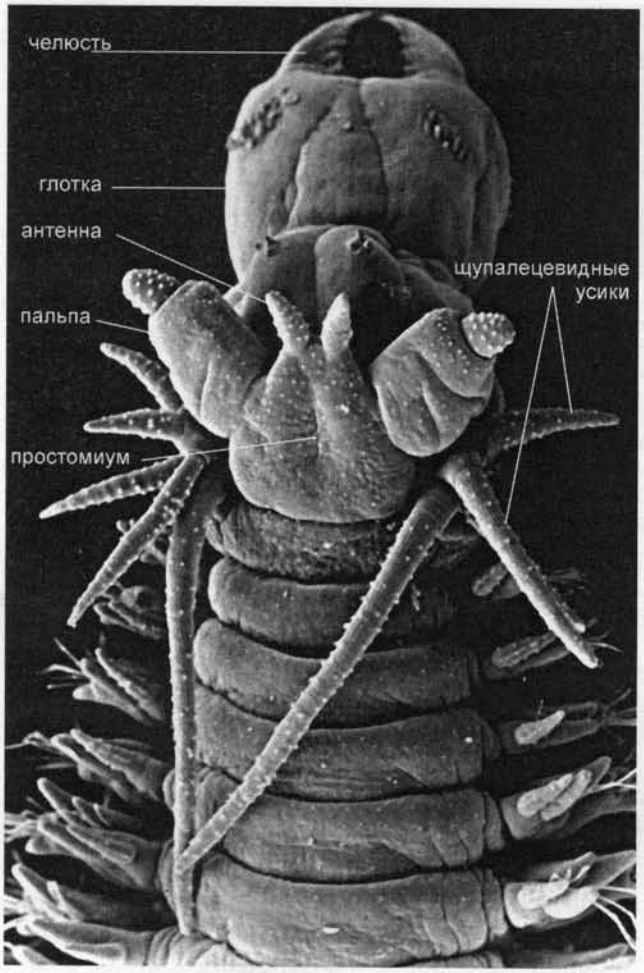
При сохранении основного плана строения полихеты дали адаптивную радиацию, выразившуюся в конструкциях простомиума и перистомиума, параподий и пищедобывательного аппарата. Так возникло многообразие морфотипов питания и движения, настолько различных, что его изначальное состояние теперь можно представить только по некоторым представителям семейств «традиционных» многощетинковых червей. Несколько разделов главы посвящены Aeolosomatida, Potammodrilida, Myzostomida, Pogonophora и Lobatocerebrida. Организация Myzostomida и Pogonophora сильно отличается, однако в них хорошо различимы признаки аннелид. Принадлежность к аннелидам Lobatocerebrida, тело которых не сегментировано, удалось определить только благодаря их ультраструктуре.

Строение

Вероятно, первичные полихеты были длинным, по большей части хищными формами с многочисленными, одинаковой формы (гомономными) сегментами тела. **Nereididae** (илл. 505) несут хорошо развитый простомиум с мозгом, одной парой **антенн** и одной парой двучлениковых пальп с многочисленными рецепторами (илл. 506), четыре **глаза** и два **нухальных органа**. Следующий за ним перистомиум сливается с первым щетинконосным сегментом и несёт четыре пары длинных, направленных вперёд щупалец — перистомиальных усиков.

Часть передней кишки преобразована в аксиальную мускулистую трубку (**глотку**), вооружённую

http://jurassic.ru/



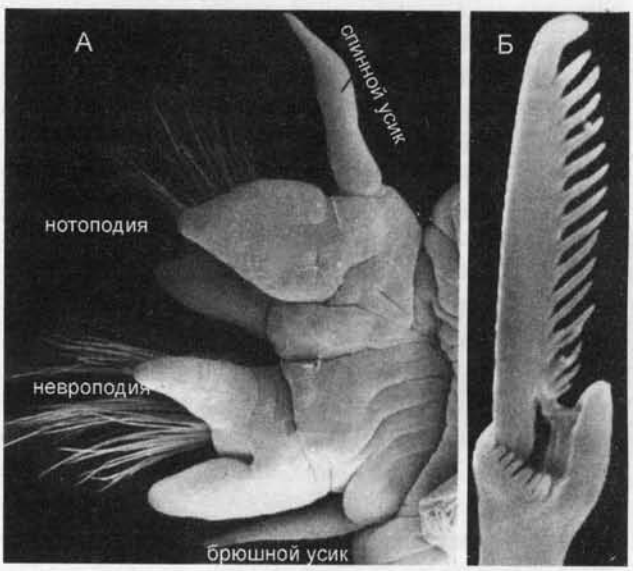
Илл. 506. *Nereis diversicolor* (Nereididae).
Передний конец тела с вывернутой глоткой и челюстями; глаза неразличимы; многочисленные рецепторы особенно на пальпах и антеннах. СЭМ. Оригинал G. Purschke, Оснабрюк.

двумя кутикулярными, но не хитиновыми челюстями (илл. 506А). При помощи мышц-протракторов и давления кожно-мускульного мешка на целомическую жидкость (гидростатический скелет) передний конец тела выворачивается и становится похожим на хобот. Многие виды этого семейства всеядны.

Nereis diversicolor, например, живёт на литорали в ходах, выстланных слизью, которая выделяется из параподиальных желёз (илл. 508Б). В поисках пищи животные «пасутся» на поверхности грунта (субстрата) или захватывают мелких беспозвоночных. Также они могут откусывать кусочки водорослей при помощи челюстей. Дополнительно они фильтруют мелкие частички: для этого черви выделяют слизистую воронку во входной части норки, прогоняют сквозь неё поток воды, активно изгибая тело при попеременных сокращениях продольных вентральных и дорсальных мышц, и через некоторое время поедают слизистый фильтр с прилипшими к нему частицами.

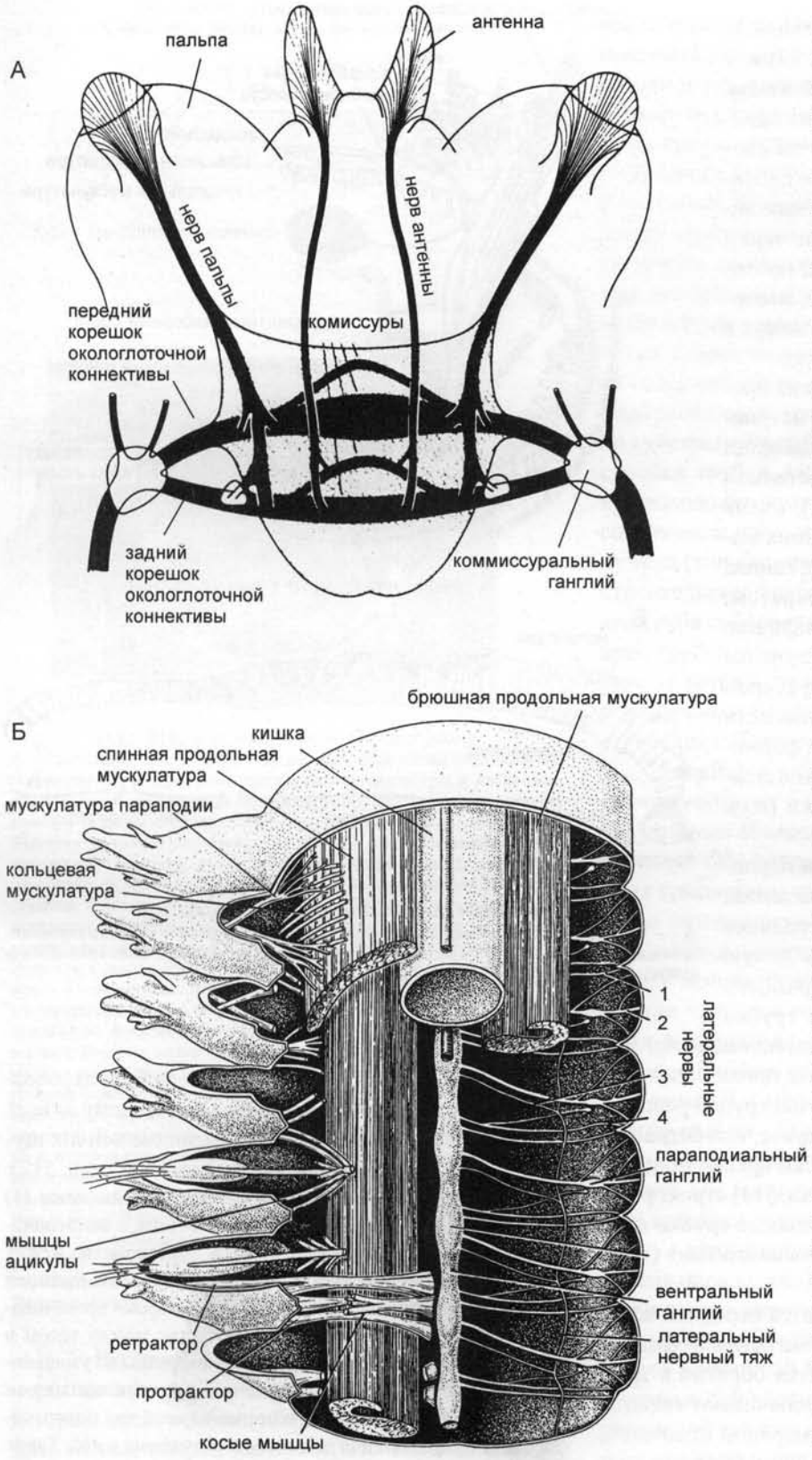
У Nereididae на боковых сторонах кольцевые мышцы тела расходятся в местах параподий. Параподии нереид утроены сложно, имеют много придатков: у *Nereis diversicolor* двуветвистые параподии, это означает, что в ното- и невроподиях проходят опорные щетинки (ацикулы); кроме того имеются многочисленные сложные щетинки, а также, вентральный и дорсальный усики (илл. 507, 508Б). В каждом сегменте содержится сегментарная мускулатура, состоящая из многих элементов: косые мышцы протянутые от брюшной нервной цепочки к основанию передней и задней параподий; диагональные мышцы перед параподиями; различные мышцы параподиального комплекса, проходящие внутри параподий, про- и ретракторы ацикул и щетинковых мешочков (илл. 508Б). При движении вперёд эти мышцы прижимают параподии с выставленными щетиками к субстрату, потом оттягивают их медленно с втянутыми щетинками, поднимают над субстратом и снова поворачивают вперёд. Эти скоординированные, медленные «шаги» рычажных параподий в совокупности образуют метахрональные волны, которые проходят от заднего конца к голове по латеральным сторонам тела. При быстром ползании тело дополнительно совершает ундулирующие движения посредством сокращения мощных продольных правых и левых валиков (илл. 505). Перистальтические движения едва ли при этом играют какую-либо роль — кольцевая мускулатура слабо развита. При плавании тело также быстро извивается в горизонтальной плоскости. Продолжительное плавание в период размножения становится возможным благодаря значительным цитологическим и анатомическим изменениям мускулатуры.

По большей части полихеты являются микрофагами. Например, *Arenicola marina* (Arenicolidae) (илл. 509, 510) заглатывает грунт из верхнего слоя осадков. Такой грунт богат бактериями, микрофауной и диатомеями. Пескожил имеет очень маленький простомиум, на котором отсутствуют антенны и пальпы. Мозг крошечных размеров; имеются глаза, нухальные органы, два статоциста — последние



Илл. 507. *Nereis diversicolor* (Nereididae).
СЭМ. А — параподия. Б — сложная, гетерогомфная щетинка. Оригинал G. Purschke, Оснабрюк.

http://jurassic.ru/



Илл. 508. Нервная система Nereididae.
А — мозг с четырьмя, характерными для полихет, коммиссурами и нервами, идущими к пальпам и антеннам. Сильно схематизировано, подробности опущены. Б — несколько сегментов сверху удалены. Мускулатура тела и параподий, брюшная нервная цепочка и сегментарные нервы. А — изменено по Orrhage (1966); Б — по Smith (1957).

представлены в виде мешочка, открывания в эпидермисе рядом с окологлоточной коннективой. Маленькие песчинки выполняют роль статолитов. Тело цилиндрическое, сегментированное, («дриломорфное») состоит из различных (**гетерономных**) дифференцированных сегментов, которые образуют три отдела (**тагмы**): шесть передних щетинконосных сегментов без жабр (торакс), 13 сегментов с парными разветвлёнными кустиковидными жабрами (абдомен) и ярко выраженный удлинённый задний отдел тела, не имеющий параподий и щетинок (хвостовой отдел). Нотоподии в виде бугорков без ацикул, из которых выходят два ряда волосовидных щетинок, невроподии в виде небольшого гребня с короткими крючковидными щетинками, расположенными в один ряд; их мускулатура сильно упрощена (илл. 509А).

Малоподвижные животные сидят в выстланной слизью U-образном ходе (трубке), на глубине 20–40 см (илл. 510). Передняя кишка (глотка) выворачивается в виде шарообразного, усаженного папиллами органа, и далее с прилипшими песчинками и частичками пищи вворачивается обратно. Глотка принимает активное участие в рытье норки, разрыхляя субстрат перед головой. Продвижение обеспечивают антагонистические сокращения кольцевых и продольных мышц. Поскольку, начиная с третьего сегмента тела, диссепименты отсутствуют и, как следствие, отсутствует гидроскелет, почти всё тело может работать как единый, эластичный цилиндр, способный поочерёдно удлиняться и укорачиваться. Благодаря перистальтическим волнам, проходящим вдоль всего тела, в ход также закачивается вода. Иногда *Arenicola* покидает свой домик и плывёт, неуклюже извиваясь всем телом.

http://jurassic.ru/

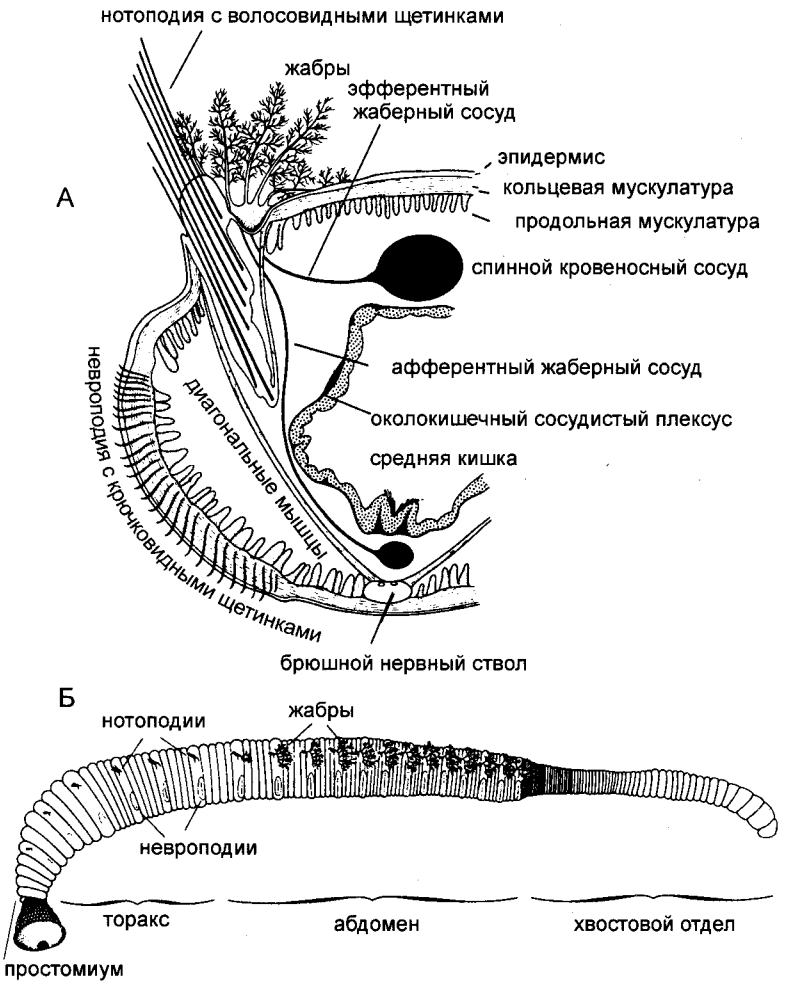
У многих полихет щупальцевидные придатки переднего конца тела служат для сбора детрита и мелких организмов. Они отбирают частички пищи из осадка, фильтруют воду или создают ток свежей воды. Такого рода щупальца несовместимы с быстрым ползанием или активным плаванием. Однако эти черви нуждаются в усиленной защите, поэтому по большей части животные, имеющие щупальцевидные придатки, живут в выстроенных ими самими трубках.

Все твёрдые **трубки** содержат протеиновые фибриллы, частично в матриксе из фосфорилированных углеводов; некоторые трубки укреплены известняком (преимущественно, арагонитом); очень часто трубки строят из посторонних материалов: песка, частичек грунта, глины, склеенных цементирующим секретом; для каждого вида трубка специфична. Железистый комплекс брюшной стороны передних сегментов тела образует секрет. Различные придатки и ротовые лопасти переднего конца тела отвечают за формирование стенки трубки; щупальца поставляют к ним инородные частички (илл. 513Б).

Трубки могут меняться или периодически обновляться из-за повреждений; только сравнительно немногие сидячие животные не могут построить новую (вторую) трубку (например, Serpulidae). Некоторые виды перетаскивают трубки вместе с собой (например, *Hyalinoecia tubicola*; *Pectinaria koreni,* илл. 511); некоторые привязаны к месту, как, Terebellidae и Sabellidae, чьи трубки расположены вертикально и глубоко в грунте, или Serpulidae и Spirorbidae, которые свои трубки крепко приклеивают к субстрату. Sabellariidae (илл. 513) строят рифы в виде глыб из тысяч особей, песчаные трубки которых соединяются специальными «замазками» («песчаные кораллы») (илл. 514).

Для сбора пищи высовывается передний конец тела с придатками, но при получении сигнала об опасности он молниеносно втягивается обратно в трубку. Этот рефлекс втягивания обеспечивают гигантские нервные волокна брюшной нервной цепочки.

У *Myxicola infundibulum* (Sabellidae) благодаря аксону такого типа (его диаметр около 1 мм) осуществляется проведение возбуждения со скоростью 21м/сек, и с помощью прямой иннервации происходит практически синхронное, очень быстрое сокращение всей сильно развитой продольной мускулатуры.

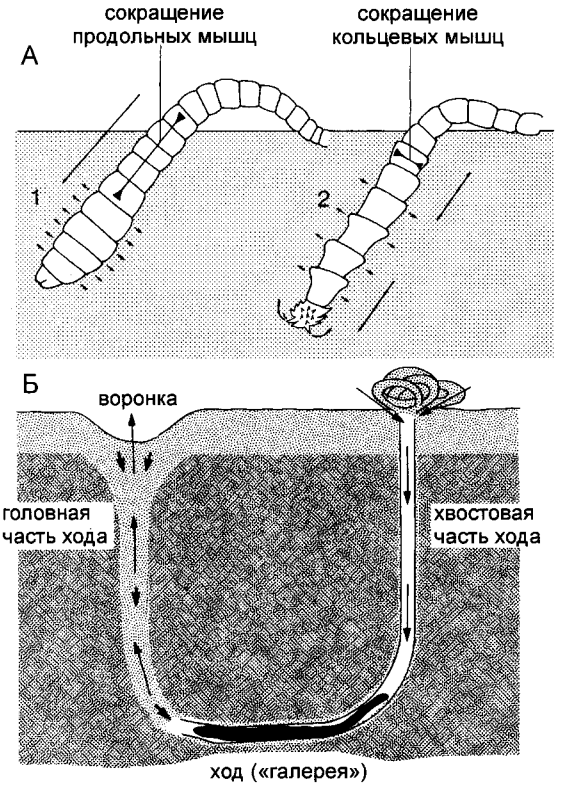


Илл. 509. *Arenicola marina* (Arenicolidae).
А — поперечный срез через абдоминальный отдел. Немного схематизировано. Б — внешний вид с вывернутой глоткой (глотка аксиальная немышечная). По Ashworth (1904).

Щупальца, расположенные венчиком на головном конце, могут собирать и передавать пищу со всех направлений. Многие формы, имеющие венчик щупалец, обладают радиальной симметрией (илл. 512).

Ветви ното- и невроподий сильно видоизменены. (1) Нотоподии имеют вид небольших бугорков с волосовидными щетинками, которые очищают пространство между телом и стенкой трубки (илл. 513А). Также эти щетинки помогают закрепляться телу в трубке, во время прокачивания воды при аэрировании пространства между телом и стенкой трубки. (2) Невроподии редуцированы до утолщённого валика с подвижными **крючковидными щетиками** (**uncini**) (илл. 4933, 513А), которые служат для поворачивания в трубке или для поднятия и опускания в ней. Такие движения осуществляются чаще всего параподиями передней части тела, поэтому обычно они больше чем параподии задних сегментов тела. Щупальца, жабры, и выделительные органы также концентрируются на передней части тела. Поэтому, животные, обитающие в трубках, как правило, имеют гетерономное строение (илл. 511, 513, 525).

http://jurassic.ru/



Илл. 510. *Arenicola marina* (Arenicolidae).
А — зарывание в грунт: (1) сжатый передний конец тела набухает (расширяется) (сокращение продольной мускулатуры и нагнетание целомической жидкости из середины тела), он служит для заякоривания, в то время как задняя часть проталкивается через субстрат. (2) Вывернутая глотка разрыхляет песок перед головным концом; далее вытянутый передний конец закрепляется при помощи кольцевых «фланцев» на передних сегментах. После этого глотка вворачивается обратно, благодаря чему песок выталкивается назад, а в образовавшийся таким образом проход проникает вода. Благодаря растяжению всего тела (сокращение кольцевой мускулатуры) животное проталкивается в разрыхлённую часть осадка. Б — срез норки. Животное лежит в горизонтальном отделе (галерее) L-образного хода, чьи стенки укреплены слизью. Волны, проходящие через всё тело, создают поток воды, который входит через заднее отверстие норки (около 190 мл/час). Вода из норки также выходит через вертикальную, заполненную песком часть «шахты» (тонкие стрелки!), расположенную над головой червя. В основании этой «шахты» животное постоянно поедает грунт, из-за чего грунт просачивается сверху вниз (толстые стрелки!). В результате на поверхности субстрата образуется воронка, в которую собирается особенно много органического материала, после чего попадает к червю. Одновременно с этим взвешенный материал отфильтровывается животным с током воды из песка и поступает в пищу. В течение около 40 мин животное поднимается на поверхность и выделяет непереваренный песок в виде фекалий. Кислород поступает через древовидные жабры, которые располагаются над дорсальными пучками щетинок в середине тела (илл. 509). А — по Trueman (1966); Б — по различным авторам.

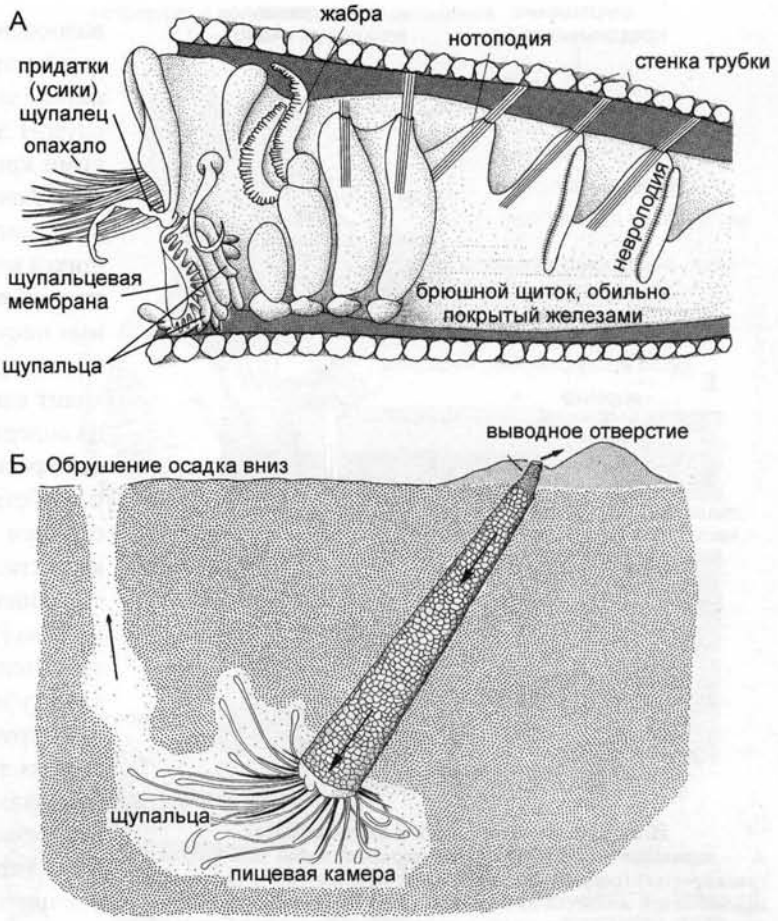
У **Pectinariidae** (илл. 511) простомиум слит с перистомиумом. Торакс включает в себя сегмент, который несёт особенно большие гребневидные, направленные вперёд щетинки, это так называемые опахала (для рытья субстрата и закрытия входа трубки). Также в состав торакса входят бесщетинковые сегменты, несущие жабры, и щетинковые сегменты, лишённые брюшных крючковидных щетинок. Абдомен состоит из сегментов, нотоподии которых несут волосовидные щетинки, а невроподии — крючковидные щетинки. Хвостовой отдел преобразован в лопатовидную, лишённую параподий скафу, которая служит для закрепления в песчаной трубке несколькими крючковидными щетинками*.

Lanice conchilega (Terebellidae, илл. 527) живёт в песчаных трубках длиной 30–40 см, располагающихся вертикально в грунте, наверху, в верхней части трубка переходит в ветвистый кустик из склеенных песчинок. Перистомиум слит с простомиумом и несёт корону длинных щупалец, внутри которых проходит единое целомическое пространство. Щупальца содержат много желёз и хеморецепторов, с помощью ресничного эпителия щупальца могут «ползать» по субстрату. Частички пищи или материалы для постройки трубки передаются по ресничному желобку, расположенному вдоль посередине щупальца, или сокращение щупалец подносит их к переднему концу тела (тип питания — посредством щупалец). При строительстве трубки особая капюшоновидная верхняя губа собирает песчинки и кладёт их на верхний край трубки. После этого животное немного выползает из трубки, проводит вдоль стенки железистым вентральным органом и склеивает (зашпаклёвывает) песчинки быстрозастывающим свежим секретом.

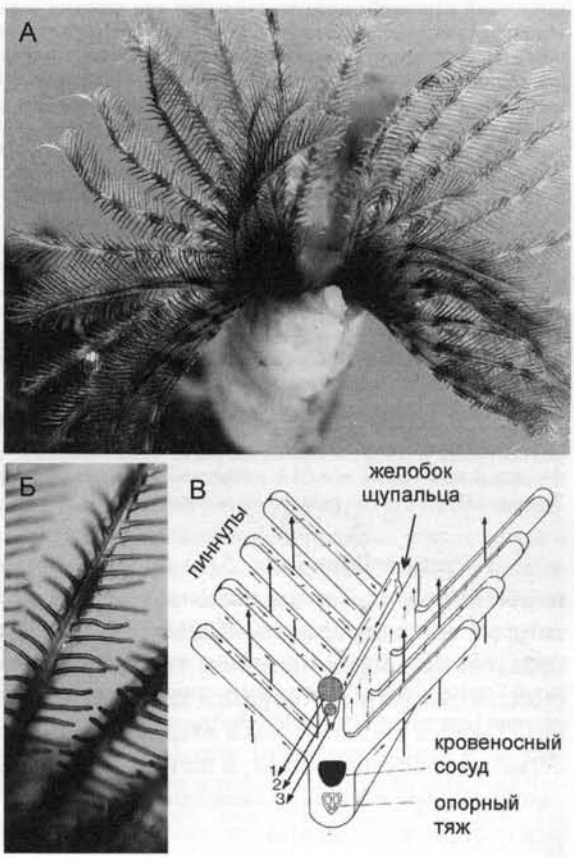
Sabellidae и **Serpulidae** (илл. 382, 512) имеют венчик щупалец и (жабр) разделённых на две группы, которые обычно выставлены над трубкой в виде воронки. Оба основания, несущих щупальца, являются гомологами пальп. Каждое щупальце, по строению напоминающее перо, имеет два ряда ресничных пиннул, которые создают постоянный ток воды сквозь венчик щупалец. Из тока воды отбираются мелкие частички пищи и сложным образом передаются в основание щупалец (илл. 512В) (например, фильтрационная способность *Pomatoceros triqueter* составляет 1,4 мл/ч·мг веса). У Serpulidae одно или два щупальца обычно преобразованы в крышечку (оперкулюм) на ножке, часто кальцинированную, служащую для закрытия входа трубки. В тораксе длинные щетинки находятся в нотоподиях, а в невроподиях — крючковидные, в абдомене — наоборот («инверсия параподий»); по всей видимости, такой порядок щетинок упрощает поворачивание в трубке. Другим приспособлением к сидячему образу жизни является ресничный желобок, который проходит в абдоминальной части на вентральной стороне, а в торакальной тянется вдоль дорсальной стороны и служит для выведения фекалий из трубки.

* Согласно другой трактовке сегментов тела скафа соответствует абдомену, а сегменты с нотоподиями — тораксу, «крючковидные» щетинки скафы являются видоизменёнными нотохетами (*прим. ред.*).

http://jurassic.ru/

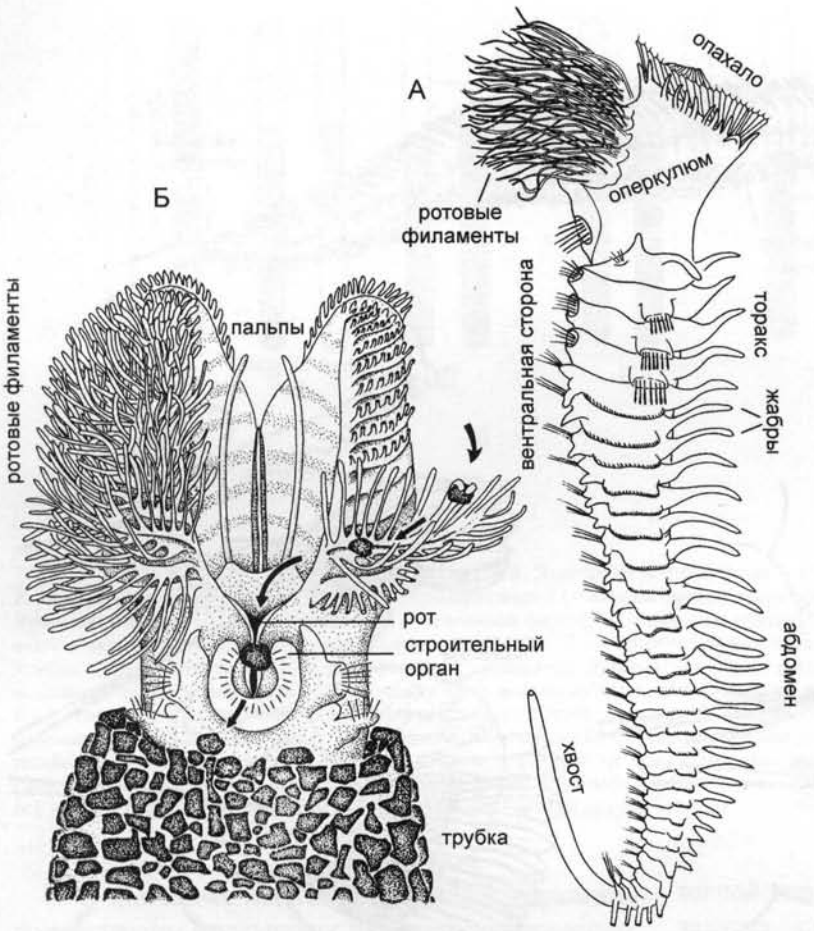


Илл. 511. *Pectinaria koreni* (Pectinariidae). А — передний конец. Б — прижизненное положение животного. Животное двигается в субстрате головой вниз. Трубка состоит из одного слоя упорядоченно склеенных песчинок, подостланного несколькими тонкими слоями муцина (слизи). На заднем конце трубки расположен короткий цилиндрик из детрита, который выступает над поверхностью грунта. Заострённые, золотистого цвета щетинки образуют перед головой два больших опахала, которые закрывают вход в трубку, разрыхляют песок и помогают в движении. В разрыхлённый субстрат проникают щупальца, которые доставляют ко рту детрит и мелкие органические частички. Время от времени образующийся ток воды выносит из трубки песок и другие ненужные частички. Удалённые частицы откладываются по краю заднего цилиндра. Таким образом, перед передним концом образуется подобие кормовой камеры. Эта камера постоянно увеличивается благодаря работе щупалец, что продолжается до тех пор, пока не обваливается проход, благодаря чему поступает новая пища к щупальцам. Перистальтические движения создают ток воды, необходимый для дыхания, который начинается у узкого отверстия трубки (длинные стрелки!) и проходит через весь канал. А — по Fretter и Graham (1966); Б — по Wilcke (1952).



Илл. 512. Сидячие фильтрующие полихеты. А, Б — *Hydroides norvegica* (Serpulidae). А — венчик щупалец, состоящий из двух частей, каждая из которых включает в себя большое число упорядоченно расположенных щупалец (лучей); известковая трубка. Б — лучи с двумя рядами ресничных придатков (пиннул). В — *Sabella penicillus* (Sabellidae), часть луча. Схема тока воды и транспорта частичек. Большие стрелки — течение воды через пиннулы; маленькие стрелки — направление транспортировки частичек по ресничкам пиннул и по желобку луча. Разные диаметры желобка на поперечном срезе дают возможность сортировать частицы на 3 фракции: Крупные частицы (1) устраняются с потоком воды из воронки щупалец; частицы среднего размера (2) остаются в кармашке в переднем конце тела и далее используются как строительный материал; и только тонкий фильрат (3) доставляется ко рту. Венчик щупалец служит также для газообмена. А, Б — оригиналы W. Westheide, Оснабрюк; В — по Nicol (1979).

http://jurassic.ru/



Илл. 513. *Sabellaria* sp. (Sabellariidae).
А — общий вид сбоку (длина 2–5 см), тело разделено на три отдела: (1) торакс: два сегмента (с оперкулюмом) и три параторакальных сегмента с веслообразными щетинками для движения в трубке. Оба мускулистых оперкулярных выступа несут на конце по полукругу густо расположенных, мощных щетинок опахала, закупоривающих вход в трубку как пробкой от врагов и от возможного высыхания. Опахала гомологичны нотоподиям двух первых сегментов. Эти два сегмента распознаются благодаря наличию на них невроподиальных волосовидных щетинок. Простомиум не выделен. (2) Абдомен: около 30 сегментов, из которых 15–20 несут жабры. (3) Хвостовой отдел: имеет форму трубки загнут наверх, анальное отверстие на конце. Зона роста расположена между абдоменом и хвостовым отделом.
Б — передний конец (вентрально) животного во время строительства трубки. Околоротовые придатки частично удалены. Частицы выбираются из воды ротовыми придатками, по ресничным желобкам транспортируются к ротовому отверстию и здесь сортируются на: (1) частицы, идущие в питание, далее поступающие в пищеварительный тракт, (2) непригодные частицы, которые выбрасываются, и (3) частицы, используемые для строительства (песчинки и раковины моллюсков — обломки определённого размера); они собираются к строительному органу, который достраивает трубку. Орган губообразный, каждая частичка грунта обмазывается цементом и закрепляется на строящийся край трубки.
По различным авторам.

Размножение и развитие

Размножение у Polychaeta может проходить различными способами. Как правило, полихеты разнополые. Гермафродитизм сформировался независимо, как минимум, в 18 семействах.

У *Ophryotrocha puerilis* (Dorvilleidae) **последовательный гермафродитизм**. Сначала особь проходит мужскую фазу, и далее с увеличением длины тела и ростом числа сегментов особь становится женской и продуцирует только ооциты. При недостаточном количестве пищи или утере (ампутации) задних сегментов особь начинает снова продуцировать спермии. Женские особи держатся парами, так что одна из них превращается в функциональную мужскую особь («эффект «парных» особей»). — **Синхронный гермафродитизм** встречается у всех видов *Microphthalmus* (Hesionidae) — мужской копулятивный орган и спермии всегда находятся в передней половине тела, женские гаметы — в задней половине тела.

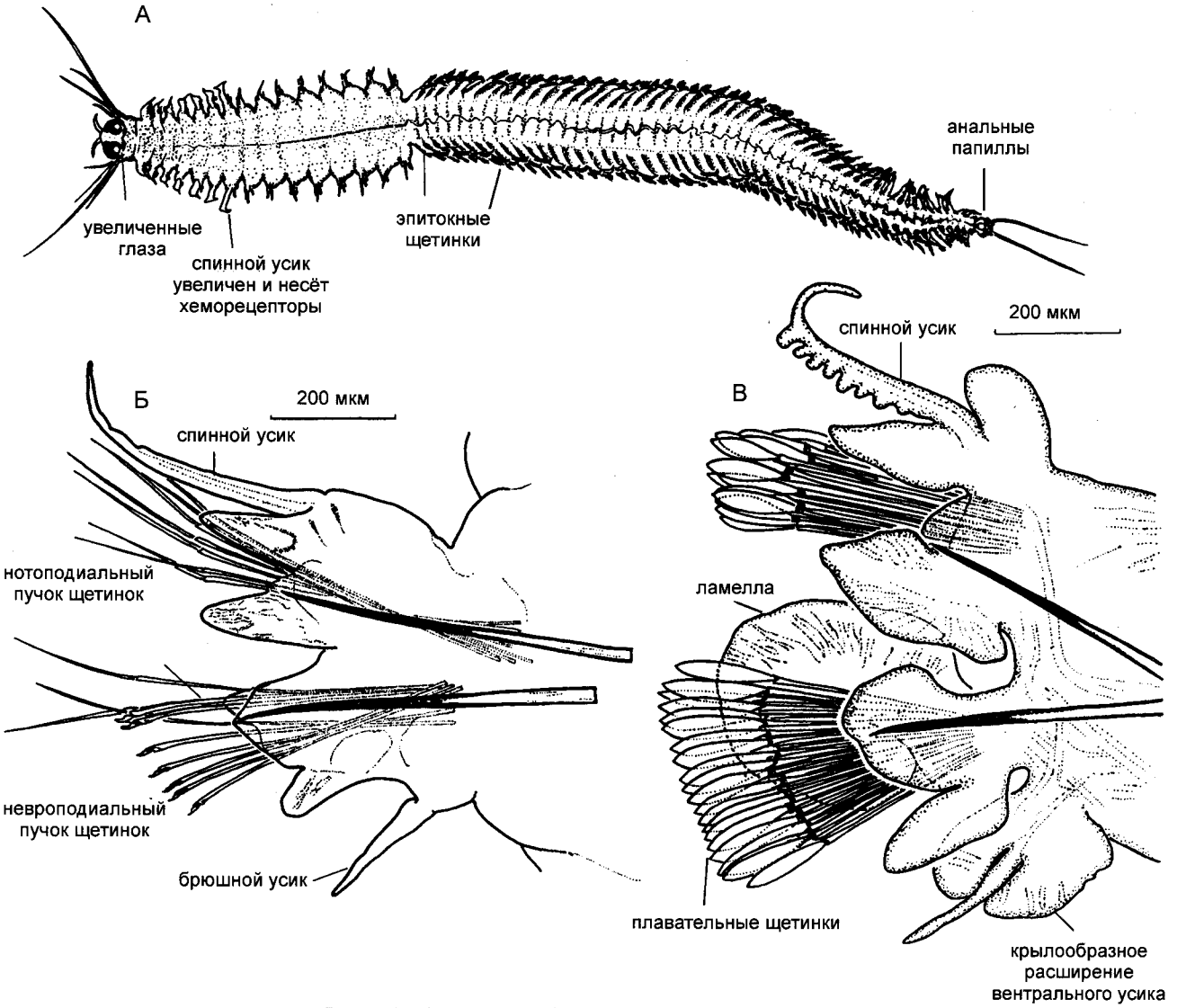


Илл. 514. «Песчаные кораллы» — рифы, построенные полихетами *Phragmatopoma caudata* (Sabellariidae).
В приливной зоне восточного берега Флориды. Оригинал W. Westheide, Оснабрюк.

По типу размножения полихет можно разделить на виды, которые (1) в течение жизненного цикла только однажды в определённое время достигают половой зрелости (например, Nereididae), (2) много раз в определённый отрезок времени формируют половые клетки и (3) продуцируют гаметы длительное время (например, мелкие полихеты, мейофауна).

В примитивном состоянии дифференцировка половых клеток проходила почти во всех метамерах. Среди полихет встречаются как виды, у которых **гонады** совершенно ничем не ограничены, так и те, у которых имеются компактные яичники и семенники, выстланные целотелием. Сам гаметогенез также сильно разнится: дифференцировка сперматозоидов проходит в целóме, часто на периферии больших безъядерных шарообразных скоплений цитоплазмы (**ци-**

http://jurassic.ru/



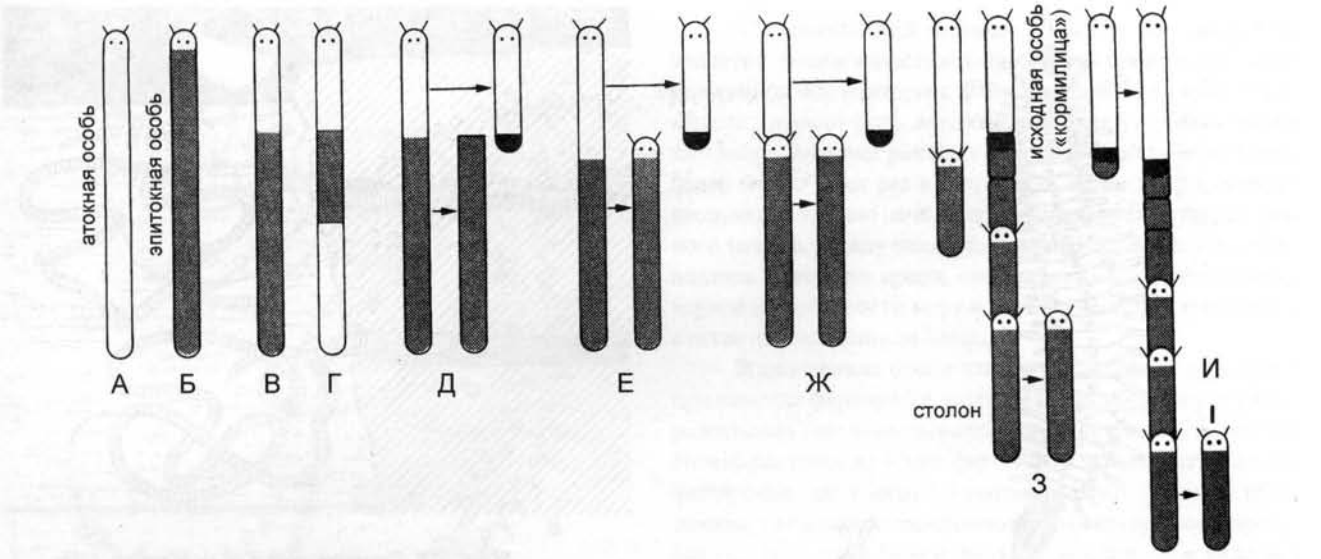
Илл. 515. Эпитокия у *Platynereis dumerillii* (Nereididae).
А — половозрелая эпитокная мужская особь с увеличенными глазами, увеличенными дорсальными усиками на передних сегментах, которые несут хеморецепторы, эпитокные плавательные щетинки на заднем участке тела и анальные папиллы для выведения спермы. Б — параподия 30-го сегмента атокного животного. В — параподия 30-го сегмента тела эпитокной мужской особи с дополнительным пластинками (ламеллами), изменёнными дорсальными и вентральными усиками и с плавательными щетинками. Оригинал A. Fischer, Майнц.

тофоров) (илл. 65); у других таксонов сперматозоиды созревают, плавая в целомической жидкости по одному, иногда в группах по четыре, очень редко внутри цисты. Все стадии гаметогенеза зависят от гормонов и внешних факторов

У Nereididae выделение гормона мозга (**нереидин**) запускает мейоз гоноцитов. У Syllidae провентрикулюс (см. илл. 523) обладает эндокринной функцией, которая влияет на половое созревание. У *Harmothoe imbricata* (Polynoidae) в течение жизненного цикла гонадотропные гормоны мозга индуцируются под влиянием изменения длины светового дня: ооциты начинают дифференцировку только в том случае, если особь в течение 42–55 суток получает менее 13 часов дневного света; в противном случае половые клетки редуцируются. Высокая температура также, частично синэргически с другими факторами, может позитивно влиять на процесс образования желтка, или же эти факторы могут быть запускающими (см. также контроль выведения гамет).

Гаметы выводятся через нормальные или преобразованные **нефридии** (илл. 502Б). Иногда они выходят наружу через специальные **гонодукты**, через заднюю кишку и анус, иногда посредством отрывания сегментов или прорыва стенки тела. Часто **оплодотворение наружное**, в «открытой» воде. Бентосные виды во время размножения собираются у поверхности воды парами или образуют скопления. Для этого необходим переход к другим движениям (быстрому и длительному плаванию) и другому поведению (положительному фототаксису, реакции на феромоны, прекращению питания), что преобразует половозрелых особей (**эпитокия**).

http://jurassic.ru/



Илл. 516. Эпигамия и шизогамия у полихет.
А — половозрелые животные без внешних преобразований (= атокная форма), например *Nereis diversicolor.* Б–Г — эпигамия. Половозрелые животные с внешними преобразованиями (= эпитокная форма). Б — внешние изменения охватывают всё тело. В — преобразование прежде всего в задней части тела, например *Platynereis dumerilii.* Г — преобразования прежде всего в средней части тела, например *Perinereis marioni.* Д–И — шизогамия. Непрямое развитие, проходящее путём отделения от организма участка тела, несущего половые клетки. Д — отделяется только задняя часть тела, передняя часть восстанавливает новую заднюю часть, например *Eunice viridis* (тихоокеанские палоло). Е — задняя часть после отделения формирует головной конец, например *Syllis gracilis.* Ж — голова формируется непосредственно перед отделением, например *Syllis amica.* З — образование новой особи с головным концом, дополнительное почкование новых половых особей без головы на задней части материнской особи, например *Autolytus* sp. И — почкование зооидов (столонов) на задней части материнской особи. Самая старая половая особь на конце цепочки, например *Myrianida fasciata.* Зачернены преобразованные (эпитокные) особи или отделившиеся участки тела с половыми клетками. По Schiedges (1979) и другим авторам.

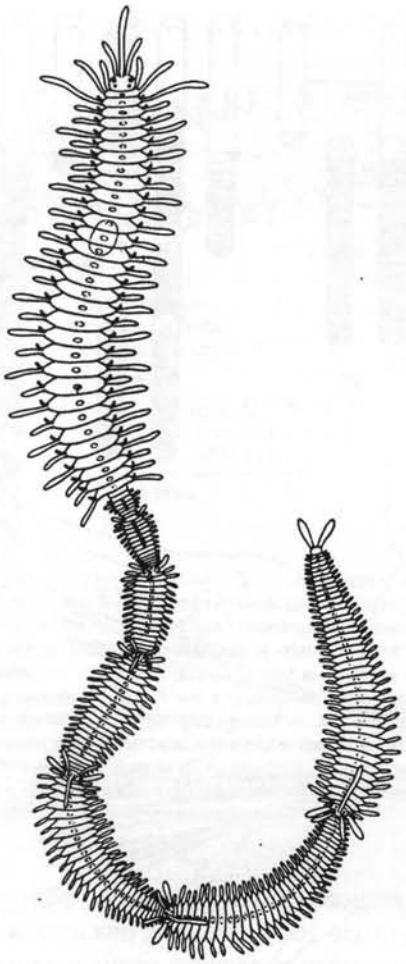
У эпитокных Nereididae, например, параподии превращаются в плавники с бóльшей поверхностью; прежние щетинки отпадают и заменяются на более широкие (илл. 493K), которые располагаются веерообразно, образуя дополнительную гребную поверхность (илл. 515B); некоторые параподиальные усики увеличиваются, и на них появляются специфические хеморецепторы; глаза гипертрофируются за счёт увеличения их клеток; кишка частично редуцируется; мускулатура сильно изменяется, благодаря гистолизу, прежде всего, в продольных пучках, тогда как косые мышцы в области параподий усиливаются, а тонкая структура мышечных клеток изменяется (становится больше митохондрий); сеть кровеносных сосудов особенно разрастается в параподиях; у мужских особей на пигидиуме иногда образуются дополнительные папиллы для выведения наружу сперматозоидов. Половые особи настолько сильно видоизменяются, что ранее из-за незнания полного жизненного цикла их относили к другому роду — *Heteronereis.*

Такого рода преобразования могут охватывать всё тело или только его часть (илл. 516). Когда полностью ставшее эпитокным животное принимает участие в размножении, говорят об **эпигамии**. (У многих видов, как правило, после вымета половых продуктов эпитокные формы гибнут, например у Nereididae. Однако эпитокные преобразования могут быть также обратимыми.) У некоторых Eunicidae эпитокной становится только задняя часть тела, включающая около 100 сегментов; она отделяется от бесполого атокного переднего конца и самостоятельно плавает (извивается) в открытой воде (**шизогамия**). Передний отдел животного остаётся на грунте, не принимает участия в размножении и регенерирует, образуя к следующему сезону нереста новый эпитокный задний конец (например, палоло *Eunice viridis,* илл. 518).

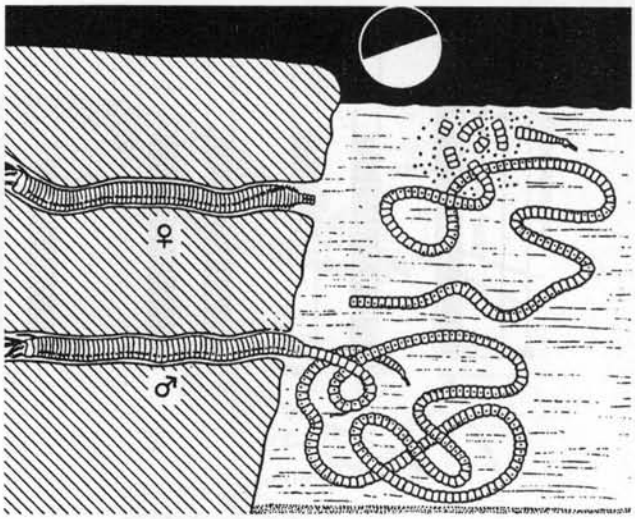
Размножение по типу шизогамии особенно характерно для многих Syllidae (илл. 516, 517). В результате **деления** — архитомии или паратомии — возникает большое число особей (**столоны**, **зооиды**) на материнской особи («**кормилица**»), которые отделяются, уплывают и принимают участие в откладке половых продуктов. Однако настоящая смена поколений — метагенез — происходит не во всех случаях, поскольку женские половые клетки образуются во множестве ещё в материнской особи, перед отделением столона.

При наружном оплодотворении животные одновременно выбрасывают в воду огромное множество сперматозоидов и яиц — крупные виды выбрасывают более 100 000 яйцеклеток и гораздо большее число сперматозоидов. Созревание гамет регулируется гормонально (смотри ниже). Одновременная дифференцировка гамет у одной особи необходима для успешного оплодотворения вида, чьи половые продукты вымеётываются в воду. Но этого недостаточно: эпитокия, созревание гамет и собирание осо-

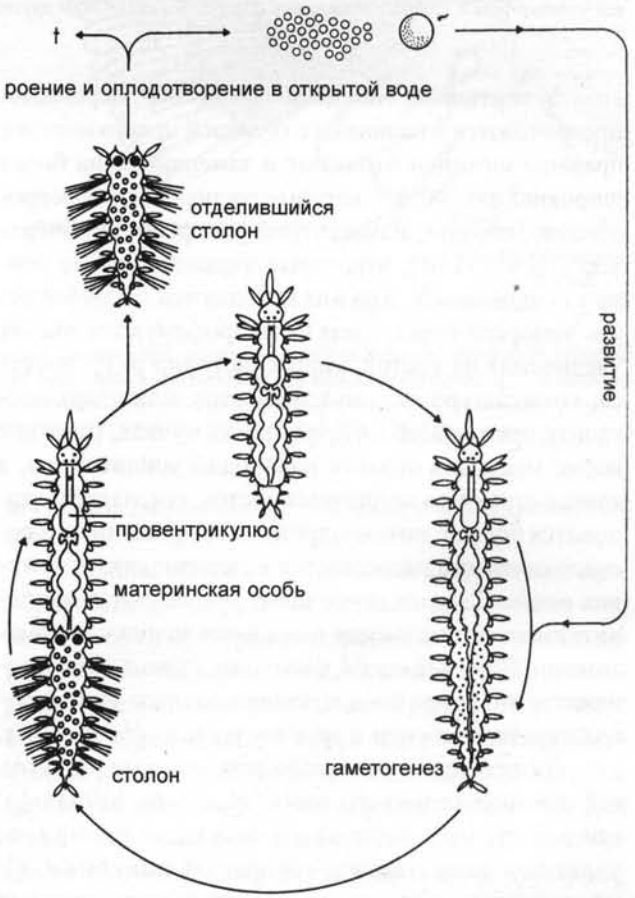
http://jurassic.ru/



Илл. 517. Шизогамия. Образование столонов (зооидов) у *Autolytus purpureomaculatus* (Syllidae).
Из Grassé (1959) по Okada (1933).



Илл. 518. Размножение *Eunice viridis* (тихоокеанский палоло).
Эпитокный задний конец, наполненный половыми мужскими или женскими клетками, отрывается от передней части тела и уплывает к поверхности моря, где сразу после роения вымётывает яйца или сперматозоиды. Передний конец остаётся в коралловом рифе и восстанавливает заднюю часть тела для дальнейшего размножения. Этот процесс осуществляется одновременно у всех половозрелых животных в одной популяции и проходит один раз в год (см. текст). Из Hauenschild (1975).

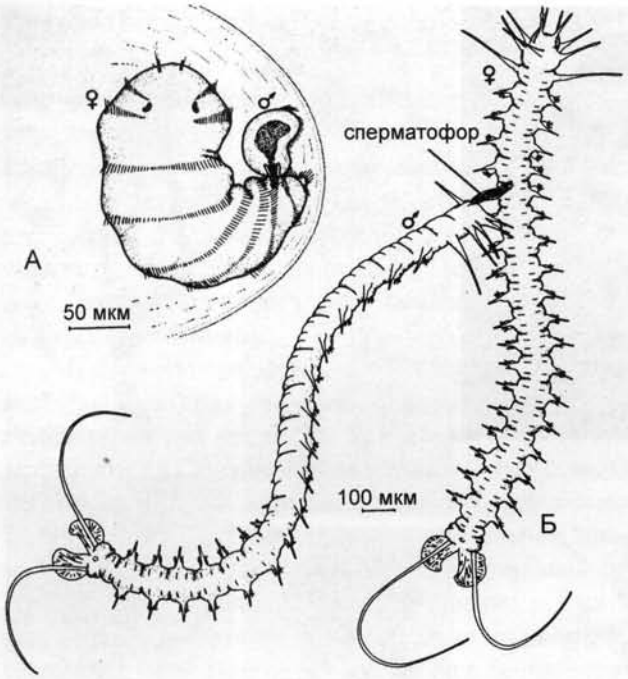


Илл. 519. Цикл развития с шизогамией у полихет *(Typosyllis prolifera,* Syllidae), см. текст.
Оригинал H.-D. Franke, Гельголанд.

бей в группы должны проходить синхронно во всей популяции, так чтобы мужские и женские особи могли одновременно выметать половые продукты, и чтобы создать все условия для достижения наибольшего процента оплодотворения. Это происходит благодаря связи между эндокринной системой и внутренними часами (эндогенный ритм), синхронизация которых достигается внешними факторами («датчик времени», например, освещение или температура воды). У *Platynereis dumerilii* (илл. 515) при уменьшении интенсивности освещения после полнолуния начинается созревание яйцеклеток и эпитокия, так что сразу при образовании новой луны — 16–20 дней спустя — многочисленные половозрелые гетеронереидные особи, формируют одну популяцию, роятся и выметывают половые продукты.

Такого же рода размножение, которое зависит от **лунного календаря**, известно и для *Typosyllis prolifera* (илл. 519): Формирование столонов контролируется двумя гормонами, которые находятся в антагонистических отношениях друг к другу. (1) Первый гормон из простомиума, он

http://jurassic.ru/



Илл. 520. Внутреннее оплодотворение у полихет.
А — *Dinophilus gyrociliatus* (Dinophilidae). Подкожное введение спермы карликовым самцом ювенильной самке, которая ещё внутри кокона. Дальнейшая копуляция может проходить вне кокона. Б — *Hesionides arenaria* (Hesionidae). Передача спермы при помощи удвоенного сперматофора, который вытягивается у самцов из парных половых отверстий на простомиуме и приклеивается к поверхности тела самки в любой части её тела. Оттуда спермии пробираются через кожу в целóм. Из Westheide (1984).

поддерживает образование столонов. (2) Второй гормон из провентрикулюса, он задерживает этот процесс. Длительное освещение и высокие температуры летом стимулируют эндокринную активность простомиума. Ритмичность репродукции в течение периода размножения обуславливается эндогенным циркалунарным осциллятором, который через цикл лунного света синхронизирует датчик времени и лунный месяц: готовые к отделению половозрелые столоны возникают приблизительно за несколько дней до полнолуния. Непосредственно отделение и последующее роение половых особей активизируется в утренних лучах восходящего солнца.

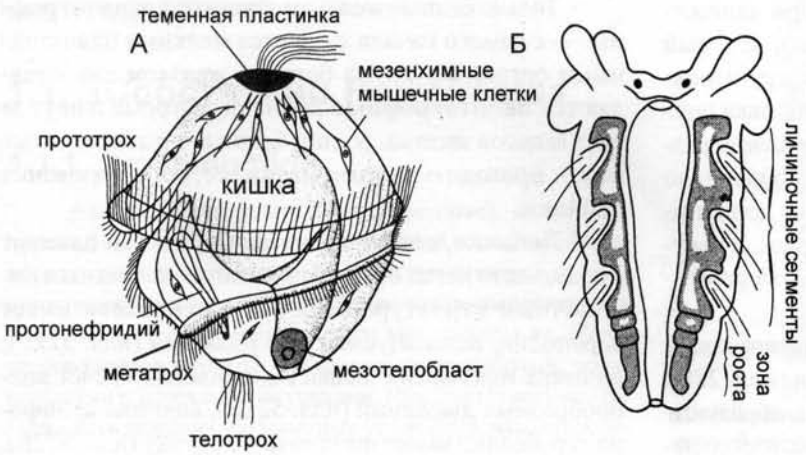
«Тихоокеанский палоло» *Eunice viridis* (илл. 518) является самым известным примером: происходит синхронизация размножения с фактором лунного света; помимо этого играют роль, вероятно, годовая и дневная периодичность. Этот вид роится у островов тропической Пацифики только один раз в год, всегда менее часа в первую, вторую или третью ночь в период последней четверти лунного месяца, между октябрём и ноябрём. Жители острова издавна знают это время, они вылавливают задние части червей с поверхности моря и едят сырыми или тушёными, считая их изысканным блюдом.

В скоплениях особи одного вида находят друг друга при помощи **феромонов**, которые могут выделяться непосредственно при вымётывания половых клеток. У многих Nereididae один из таких феромонов может быть идентифицирован как 5-метил–3-гептанон. Этот феромон обеспечивает половую специфичность. Мужские особи продуцируют его в виде S(+) изомера, а женские — в виде S(-) изомера: самцы или самки реагируют только на изомер другого пола. Видовая специфичность поддерживается благодаря огромному разнообразию феромонов, продуцируемых отдельными видами.

Полихеты, не покидающие грунта, а среди них многие, которые живут в интерстициали (пространствах между песчинками) — Pisionidae, Hesionidae, Dinophilidae и др. — обладают, как правило, копулятивными органами для **прямой передачи спермы**: такое **внутреннее оплодотворение** позволяет животным обходиться небольшим числом женских гамет (илл. 520), что стало решающим для возникновения организмов микроскопических размеров. Также многие крупные виды откладывают яйца не просто так, а покрывают их слизистой оболочкой (кокон) или опекают свою кладку, нося её на себе (илл. 526В); в этом случае количество образующихся женских половых клеток также невелико.

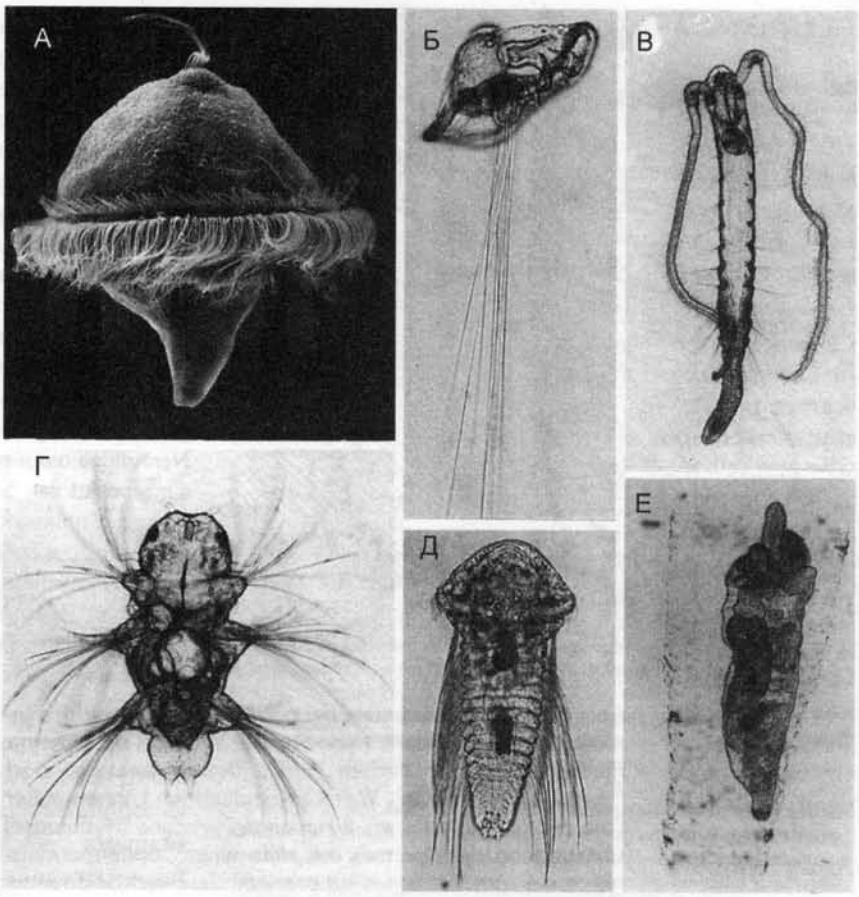
Бесполое размножение встречается часто и связано со способностью полихет к репаративной регенерации (илл. 503Б).

Первично **эмбриональное развитие** непрямое и проходит через стадию свободноплавающей личин-



Илл. 521. Развитие («Polychaeta»).
А — трохофора *Polygordius* sp. (Polygordiidae). Б — схема личинки с тремя первыми, одновременно сформировавшимися сегментами, и телобластическое образование последующих сегментов в преанальной зоне роста. А — по Siewing (1969); Б — по Anderson (1973).

http://jurassic.ru/



Илл. 522. Типы личинок полихет.
А — *Serpula vermicularis* (Serpulidae), трёхдневная трохофора, СЭМ. Б — *Owenia fusiformis* (Oweniidae), митрария, трохофора с очень длинными щетинками для парения в толще воды. В — *Magelona mirabilis* (Magelonidae), взрослая личинка с длинными капиллярными личиночными щетинками на переднем конце тела (так называемая нектосома), плавает благодаря ундулирующим движениям. Г — *Nereis pelagica* (Nereididae), нектохета с тремя сегментами. Д — метатрохофора поздней стадии неизвестного вида, из планктона близ Гельголанда. Е — *Lanice conchilega* (Terebellidae), аулофора, в конической личиночной трубке, которая служит для плавания. Часто встречается в планктоне Северного моря. А — оригинал C. Nielsen, Копенгаген; Б–Е — оригиналы W. Westheide, Оснабрюк.

ки — **трохофоры**, которая потом превращается во взрослую особь. **Дробление спиральное**. После шестого деления образуется **бластула**, состоящая из 64 бластомеров. У неё уже можно различить области зародышевых листков и органов, положение которых друг относительно друга у разных видов очень сходно. — Гаструляция частично происходит путём **инвагинации** (илл. 268А), однако чаще, при наличии большого желточного тела, путём **эпиболии**. Из передней части бластопора образуется рот, из задней части — анальное отверстие или же оно заново образуется на этом месте.

Как правило, округлая **протрохофора** двигается за счёт ресничного пояска (прототрох); который разделяет тело личинки на верхнюю эписферу и нижнюю гипосферу. Дальнейшая дифференцировка приводит у разных видов к трохофорам совершенно разного облика; они, как правило, имеют апикальную ресничную теменную пластинку, глаза и дополнительные ресничные образования, к которым, в частности, относится метатрох, служащий для сбора мелких частиц пищи (илл. 521А, 522А).

Всё развитие сильно детерминировано; среди бластомеров можно проводить гомологии (илл. 288). Из бластомера 4d из четвёртого квартета образуются оба мезодермальных телобласта, из которых далее формируются мезодермальные полоски по обеим сторонам кишки. В них схизоцельным путём образуется целомические полости. Гипосфера вытягивается, на ней появляются личиночные щетинки и придатки головного конца; дифференцируются окологлоточные коннективы и брюшная нервная цепочка. В итоге совершается **метаморфоз**, который распознаётся благодаря работе преанальной **зоны роста**. Это область, в которой находится каудальный конец мезобласта. Также между ртом и порошицей личинки, пигидиумом, образуется метамерно расчленённое тело: формируется **метатрохофора** (илл. 522Д).

Только бедные желтком личинки **планктотрофны** — с самого начала питаются мелкими планктонными организмами. Из богатых желтком яиц появляются **лецитотрофные** личинки, которые живут за счёт запасов желтка. У яиц, богатых желтком, также может проходить **прямое развитие**, без образования личинки.

Личинки, особенно те, которые долго плавают в воде, часто легко отличимы по дополнительным личиночным структурам: личинка-**нектохета** имеет параподии, используемые для плавания (илл. 522Г); личинка-**нектосома** плавает в основном за счёт волнообразных движений (илл. 522Б), личинка-**аулофора** теребеллид имеет личиночную трубку (илл. 522Е).

http://jurassic.ru/

Систематика

Полихеты — очень древняя группа. Ископаемые характерного для полихет внешнего вида известны ещё с кембрия. Так называемые склекодонты известны прежде всего из ордовика и силура, причём они существовали в большом количестве и в разнообразных формах. Это ископаемые элементы челюстного аппарата отряда эуницид, которые можно гомологизировать с соответствующими структурами современных животных.

В пределах традиционных полихет («собственно Polychaeta») различаются около 80 современных семейств, из них представители около 45 семейств встречаются в Северном и Балтийском морях, а виды 66 семейств — в Средиземном море. Традиционно полихет делят на «Errantia» (преимущественно, плавающие и ползающие, гомономно сегментированные животные), «Sedentaria» (преимущественно, роющие или сидячие животные, тело разделено на тагмы) и «Archiannelida» (мелкие формы, часто с личиночными чертами: Polygordiidae, Saccocirridae (илл. 498A), Protodrilidae, Nerillidae (илл. 526B), Dinophilidae (илл. 520A), Diurodrilidae). Такое разделение искусственно и будет пересмотрено.

Вероятно, не все приведённые ниже субтаксоны монофилетичны. Эволюционный ряд основан на предположении, что прототип аннелид был гомономно сегментирован, имел хорошо развитые параподии со щетинками, а также нёс простомиальные придатки. Поэтому формы с двуветвистыми параподиями, многочисленными крупными щетинками, различными простомиальными придатками и одинаковыми сегментами будут первичны по отношению к таксонам с гетерономной сегментацией, редукцией параподий, малым числом щетинок (или вовсе без них) и сильно модифицированными простомиальными придатками. Филогенетические отношения между таксонами до сих пор не вполне ясны или совершенно туманны. Наличие серьёзных структурных различий говорит о независимом филогенетическом развитии многих этих таксонов.

1.1. «Собственно Polychaeta»

1.1.1. Amphinomida

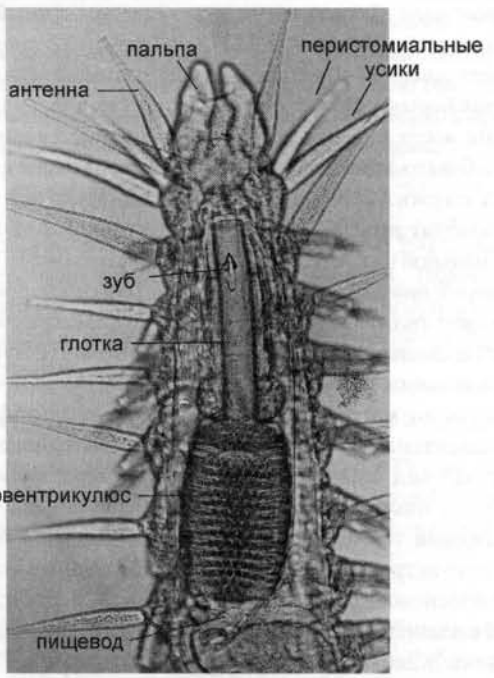
Eutrythoe complanata (Amphinomidae), «огненные черви», 140 мм. Могут являться причиной воспалений кожного покрова из-за наличия многочисленных гарпуно- или стрелоподобных щетинок. Щетинки могут выпускаться в животных и одновременно с этим выпускается яд. Параподии хорошо развиты, двуветвистые, с жабрами, вентральными и дорсальными усиками. Нухальные органы (карункулы) в виде хорошо заметных утолщений, находятся позади простомиума. Бесполое размножение происходит часто. Преимущественно обитают в неглубокой воде в тёплых морях. — *Hermodice carunculata* (Amphinomidae), 300 мм.

1.1.2. Spintherida

**Spinther arcticus* (Spintheridae), 8 мм. Дорсальная сторона тела закрыта нотоподиями. Живёт в губках.

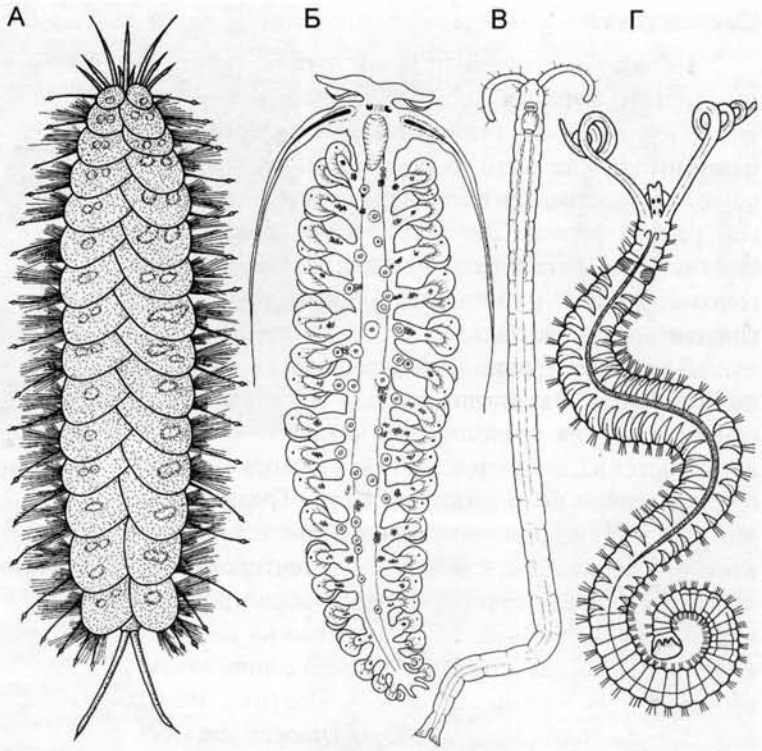
1.1.3. Phyllodocida

**Aphrodita aculeata* (Aphroditidae), морская мышь, 200 мм в длину, до 60 мм в ширину; дорсальные усики параподий преобразованы в чешуйки (элитры), часть щетинок образует войлокоподобное покрытие спины; другие щетинки переливаются всеми цветами. Головной конец зарывается в илистый грунт; дыхание происходит через поднятие и опускание элитр. Хищник (илл. 480). — **Lepidonotus squamatus* (Polynoidae), чешуйчатый червь, 50 мм. Также имеет элитры. — **Harmothoe impar* (Polynoidae), 25 мм; иногда живёт в ходах и трубках других полихет. Хищник (илл. 524A). — **Pisione remota* (Pisionidae), 25 мм. Типичный вид, живущий на грубых песках и ракушечнике. Мужские особи со сложными сегментарными копулятивными органами, женские особи с рецептакулами (семяприёмниками), перенос спермы прямой. — **Anaitides mucosa* (Phyllodocidae), 150 мм, 200 сегментов. Ползающий, сильно вытягивающийся червь. С листовидными дорсальными усиками и далеко выпячивающейся глоткой без челюстей. Хищник. — *Vanadis formosa* (Alciopidae); 180 мм, 200 сегментов. Голопелагический хищник в удалённых от побережья водах тёплых морей, активно охотится за своей жертвой; с хорошо развитыми линзоподобными глазами (илл. 520B). — **Hesionides arenaria* (Hesionidae), 2 мм. Ши-



Илл. 523. *Brania subterranea* (Syllidae).
Выпячиваемая из сосущей глотки аксиальная передняя кишка и мускульный провентрикулюс. Оригинал W. Westheide, Оснабрюк.

http://jurassic.ru/



Илл. 524. Различные габитуальные формы полихет.
А — *Harmothoe* sp. (Polynoidae), эпибентический чешуйчатый червь, у которого дорсальные усики параподий преобразовались в пластинчатые структуры (элитры). Длина около 40 мм. Б — *Tomopteris* sp. (Tomopteridae), голопелагическая полностью прозрачная форма из планктона, с плавникообразными параподиальными ветвями, щетинки только в щупальцевидных усиках. Длина около 80 мм. В — *Protodrilus adhaerens* (Protodrilidae), представитель мейофауны; параподий и щетинок нет. Длина около 3 мм. Г — *Polydora* sp. (Spionidae), полусидячая форма. При помощи крючковидных щетинок 5-го щетинконосного сегмента может просверливать твёрдый субстрат. Длина около 25 мм. По разным авторам.

роко распространенный представитель мейофауны. Передача спермы прямая. (илл. 520Б). — **Microphthalmus listensis* (Hesionidae), 2,1 мм. Синхронный гермафродит с прямой передачей спермы. — **Ophiodromus flexuosus* (Hesionidae), 70 мм. Часто находится на брюшной стороне морских звёзд. — **Exogone naidina* (Syllidae), 4 мм. Характерна забота о потомстве. — Далее многочисленные силлиды с различными способами размножения *Brania subterranea,* 2,5 мм, широко распространённый представитель мейофауны (илл. 523). — *Odontosyllis enopla,* 20 мм, имеет дневной и лунный ритмы размножения: роится в водах Бермудских островов 55 минут после захода солнца, чаще всего вечером после полной луны; специфический голубовато-зелеёный интенсивный свет половозрелых особей служит для нахождения полового партнера. — **Autolytus prolifer,* 20 мм. С характерной для семейства аксиальной глоткой, имеющей несколько отделов (илл. 523), которой они прокалывают и высасывают гидроидов. Шизогамия (илл. 517); женский столон (Sacconereis) с большой выводковой камерой и мужской столон (Polybostrichus) с большими разветвлёнными пальпами, отличающиеся внешне от материнских особей; характерные формы мероплактона. — **Nereis diversicolor* (Nereididae), 150 мм. Частый вид на литорали Северного моря; также часто в загрязнённых и сильно солёных областях (илл. 505–507). Всеядный, также микрофаг. Это многочисленный, крупный и часто встречающийся вид. Среди Nereididae бывают также пресноводные и наземные формы: **N. virens,* до 80 см, 200 сегментов; самый большой кольчатый червь фауны Германии. Живёт на песчаном грунте литорали. — **N. fucata,* 200 мм. Живёт в раковинах моллюсков, которые заняты раками-отшельниками *Eupagurus bernhardus,* чью добычу и поедает. — **Platynereis dumerillii,* 50 мм. Ярко выраженная эпитокия (илл. 515). Роение связано с фазами луны. Разводят как лабораторное животное. — **Nephtys hombergii* (Nephtyidae), 200 мм. Быстро роет субстрат при помощи выворачивающейся глотки. Хищник и хороший пловец. — **Tomopteris helgolandica* (Tomopteridae) (илл. 524Б), 15 мм. Голопелагическое животное, может длительно плавать. Тело прозрачное, параподии с плавниковоподобными придатками, щетинки имеются только в длинных щупальцевидных усиках; глаза с линзами. Хищник с выворачивающейся трубковидной глоткой. — **Glycera capitata* (Glyceridae), 150 мм. Имеет особенно длинную цилиндрическую выворачивающуюся глотку.

1.1.4. Eunicida

Eunice viridis (Eunicidae), тихоокеанский палоло, 50 см; атокный передний конец, состоящий приблизительно из 500 сегментов, эпитокный задний конец — приблизительно из 700 сегментов. Роение происходит точно по годовому, лунному и дневному календарю в Полинезии; шизогамия (илл. 518). Сложный мышечный аппарат передней кишки с кутикулярными, сильно кальцинированными челюстными элементами («максиллы» и «мандибулы») (илл. 501В); питание в основном водорослями. — Далее многочисленные крупные эуниципы, в основном из теплых морей. — **Hyalinoecia tubicola* (Onuphidae), 10 мм. Тело в прозрачной трубке с крышечками на обоих концах, препятствующими проникновению врагов. — **Ophryotrocha puerilis* (Dorvilleidae), 10 мм. Последовательный гермафродитизм с фенотипически определяемым полом (илл. 526В). — **Histriobdella homari* (Histriobdellidae) (илл. 526А), 1,5 мм. Без щетинок. Паразитирует на жабрах омаров. — **Dinophilus gyrociliatus* (Dinophilidae); ярко выраженный половой диморфизм: Женские особи — 1,2 мм,

http://jurassic.ru/

мужские — 60 мкм, самые маленькие аннелиды (общее число клеток около 300). В передней части кишки, на вентральной стороне у самок расположен мышечный бульбус, которым, как языком, соскабливаются обрастания, а реснички ротовой полости направляют их в кишку. Без параподий и щетинок; двигаются, скользя за счёт ресничек, покрывающих брюшную сторону (илл. 520А).

1.1.5. Diurodrilida

**Diurodrilus minimus* (Diurodrilidae), 250–450 мкм. Живёт в промежутках между песчинками пляжа; от Балтийского до Средиземного моря. Тело без придатков и щетинок, только 5 сегментов.

1.1.6. Nerillida (илл. 526В)

**Troglochaetus beranecki* (Nerillidae), 0,7 мм. Простомиум с двумя ложковидными пальпами. Тело состоит из буккального отдела и семи сегментов с маленькими параподиями; в параподиях длинные волосовидные щетинки. Пресноводный вид, живёт в капиллярных системах грунтовых континентальных вод. — **Nerilla antennata* (Nerillidae), 1,5 мм, девять сегментов. Широко распространенный вид, живущий в капиллярных системах морских осадков, между водорослями; часто встречается в морских аквариумах.

1.1.7. Spionida

**Polydora ciliata* (Spionidae) (илл. 524Г), 30 мм. С двумя длинными ресничными пальпами на переднем конце тела для сбора пищи. Проделывает углубления в раковинах моллюсков и других твёрдых субстратах — вероятно, при помощи крючковидных щетинок пятого щетинконосного сегмента — и строит в них U-образные трубки из песчинок и мукопротеинов. — **Pygospio elegans* (Spionidae), 25 мм, трубки облеплены детритом; на литорали встречается до 100 000 особей/м^2. — **Marenzelleria viridis* (Spionidae), 40 мм. Североамериканский вид, обитающий в солоноватых водах, распространившийся в течение последних 10 лет по побережью Северного моря и Балтийского моря до Финляндии. Селится на мелкопесчаных субстратах до 130 000 особей/м^2; составляет до 20% содержимого желудка камбаловых рыб. — **Chaetopterus variopedatus* (Chaetopteridae), 250 мм. Строение параподий на протяжении тела очень различно; живёт в U-образных трубках, построенных из секрета. Имеет особый механизм фильтрации, при котором постоянно надстраивается слизевая сумка. Такая слизевая сумка, с отфильтрованным в неё планктоном, время от времени проглатывается. Интенсивная биолюминесценция: светится слизевая оболочка в различных частях тела. — *Magelona mirabilis* (Magelonidae), 60 мм. Местами доминирующий вид на мелком песке в Северном море (7 000 особей/м^2) (илл. 522В).

1.1.8. Protodrilida

**Protodrilus* spp. (Protodrilidae). Обитают повсеместно в капиллярных промежутках между песчинками; в длину составляют всего несколько милиметров. Параподии и щетинки отсутствуют; передний конец несёт пару длинных пальп (илл. 524С).

1.1.9. Cirratulida

**Tharyx marioni* (Cirratulidae), 35 мм. Тело длинное, состоящие из многочисленных сегментов. Отчётливый простомиум без придатков; одна пара длинных щупалец на одном из первых сегментах тела и многочисленные длинные нитевидные жабры на последующих сегментах. — **Dodecaceria caulleryi* (Cirratulidae), 60 мм. Особое бесполое размножение (илл. 503Б), смена генераций. — **Ctenodrilus serratus* (Ctenodrilidae), 8 мм, гермафродит; бесполое размножение путём паратомиии. — **Parergodrilus heideri* (Parergodrilidae), 1 мм. Живут в лесной подстилке.

1.1.10. Cossurida

**Cossura longocirrata* (Cossuridae), 15 мм; Северная Атлантика, на севере Северного моря. Имеет многочисленные гомономные сегменты и непарный длинный усик на одном из сегментов.

1.1.11. Polygordiida

**Polygordius appendiculatus* (Polygordiidae), 50 мм. Нитевидное тело, без параподий и щетинок, с двумя короткими простомиальными щупальцами. Двигаются, извивая тело при помощи продольной мускулатуры, толстая кутикула. Интерстициальные жители сублиторали, в осадках средней и грубой зернистости.

1.1.12. Flabelligerida

**Flabelligera affinis* (Flabelligeridae), 60 мм. Тело в прозрачной тунике. Часто встречаются на верхней поверхности морских ежей.

1.1.13. Poeobiida

Единственный вид: *Poeobius meseres* (Poeobiidae), 15 мм. Пелагические, Северная Пацифика, от Аляски до Калифорнии. Длинное овальное тело; без внешней сегментации, щетинки отсутствуют, но имеются 11 пар ганглиев. Втяжная голова с одной парой щупалец, нухальных органов и жабр. Систематическое положение спорное.

1.1.14. Orbiniida

**Scoloplos armiger* (Orbiniidae), 120 мм, 200 сегментов. Заострённый простомиум без придатков. Типичный детритофаг (ест грунт), обитает на литорали и сублиторали. Красноватые слизистые коконы, содержащие до 5 000 яиц, встречаются на поверхности грунта.

1.1.15. Questida

Novaquesta trifurcata (Questidae), 9 мм, 33 сегмента. Атлантическое побережье США. По габитусу и типу размножения (сперматека, клителлум, кокон) напоминают олигохет.

1.1.16. Opheliida

**Ophelia rathkei* (Opheliidae), 8 мм, 22–25 сегментов. Веретенообразное тело; простомиум маленький, без придатков. Двуветвистые, сильно редуцированные параподии с волосовидными щетинками. Обитают на песчаных грунтах побережий.

http://Jurassic.ru/

1.1.17. Capitellida

**Capitella capitata* (Capitellidae), 120 мм. Комплекс из многочисленных очень сходных видов. Внешне напоминают дождевых червей, простомиум маленький, не несущий придатков, параподии сильно редуцированы. Копулятивный орган на 8-м и 9-м сегментах, имеются генитальные щетинки. Роющие формы, грунтоеды, обитают в осадках с высоким содержанием питательных веществ. — **Heteromastus filiformis* (Capitellidae), 180 мм. Типичные жители литорали. — **Arenicola marina* (Arenicolidae), пескожил, (илл. 509, 510), 200 мм. Типичные обитатели песчаной литорали, строят U-образные норки. Грунтоеды. Часто используют в качестве наживки при ловле рыбы. — **Maldane sarsi* (Maldanidae), 110 мм. Цилиндрическое тело, состоящие из небольшого числа (19) одинаковых, расширяющихся к концу, узловатых сегментов («бамбуковые черви»), параподии сильно редуцированы. Головных придатков нет. Трубки обклеены песком и глиной.

1.1.18. Psammodrilida

**Psammodrilus balanoglossoides* (Psammodrilidae), 6 мм; обитают на песчаной литорали. Имеют 3 отдела тела; крючковидные щетинки.

1.1.19. Sternaspida

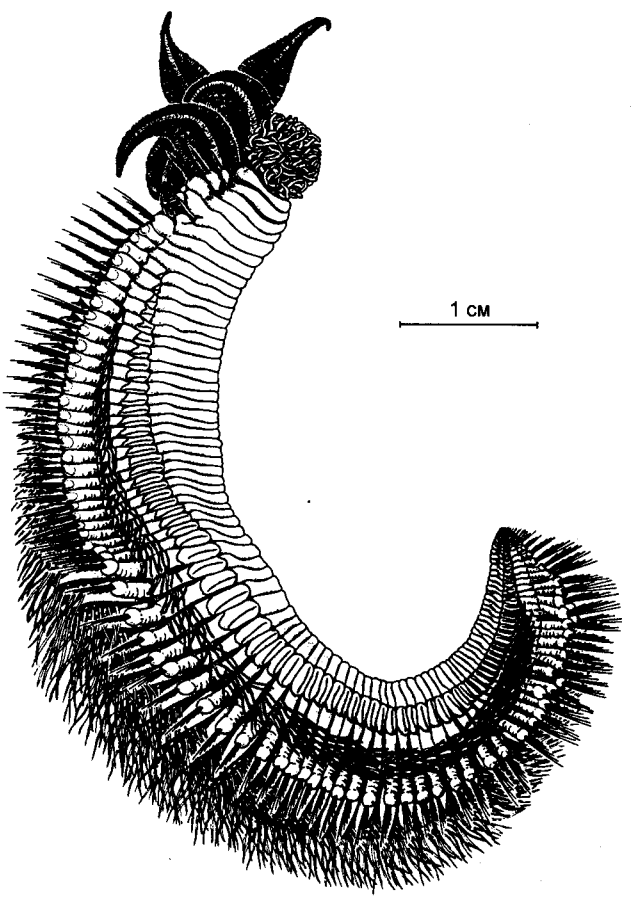
**Sternaspis scutata* (Sternaspidae), 30 мм. Передний конец тела несёт кольцеобразные сегменты и упорядоченно расположенные рядами щетинки; на заднем конце тела имеется пластинчатая структура и нитевидные жабры.

1.1.20. Oweniida

**Owenia fusiformis* (Oweniidae), 100 мм. Цилиндрическое тело, число сегментов достигает 30, однако между ними нет чётких границ. Червь живёт в мембранной трубке, состоящей из слоёв песка и других частиц, уложенных как кирпичики. При смене места обитания эта трубка переносится тоже. Простомиум имеет дихотомически ветвящиеся, покрытые ресничками выросты для отбора мелких частиц. Особенная метатрохофора (митрария) с очень длинными щетинками и моноцилиарными эпителиальными клетками (илл. 522Б). Все эпителии взрослых особей также моноцилиарные (илл. 130) — этот первичный признак среди Spiralia, он встречается только у Gnathostomulida мелких размеров; для макроскопических форм такое состояние описано только однажды. Эта особенность побудила некоторых авторов рассматривать овениид как таксон, стоящий особенно близко к предкам аннелид. В российской литературе овениид уже давно на основании гистологических и микроанатомических исследований нервной системы рассматривают как предковых аннелид.

1.1.21. Terebellida

Pectinaria koreni* (Pectinariidae) (илл. 511), 50 мм. Тело состоит их трёх отделов: торакс, абдомен и скафа*. Крупные щетинки на переднем конце тела, приспособленные для рытья. Песчаная трубка правильной конической формы. — *Alvinella pompejana* (Alvinellidae), 100 мм, порядка 200 сегментов, два отдела. С многочисленными околоротовыми щупальцами и четырьмя парами больших перообразных жабр. Живёт в пергаментообразных трубках построенных из протеинов. Обитает непосредственно около гидротермальных источников (см. илл. 525), абиссаль, Тихий океан. Масса коккоидных и нитевидных бактерий, чьё значение обсуждают, покрывает поверхность тела. — **Lanice conchilega* (Terebellidae), трубка древовидная, 300 мм. Передний конец пучок щупалец (см. илл. 527). Черви живут на литорали и сублиторали в вертикально ориентированных трубках, достигающих 40 см в длину. Трубка вверху заканчивается кустистым отростками, устойчива на течении. Личинка (аулофора) имеет временную коническую трубку, которая служит для движения (принцип реактивного движения) (илл. 522Е). — **Sabellaria spinulosa* (Sabellariidae), песчаные кораллы, 30 мм; трубочки, построенные из песка, соединены между собой в цепочки. Встречаются на ваттах в Северном море. — *S. alveolata,*



Илл. 525. *Avinella pompejana* (Alvinnelidae).
Вид сбоку, с вытянутыми околоротовыми щупальцами и четырьмя парами перистых жабр на первом сегменте. Типичный вид окрестностей гидротермальных источников восточной части Тихого океана, глубина 2 500 м (илл. 531). Из Desbruyeres и Laubier (1980).

* Существует и другая трактовка отделов Pectinariidae, описанная в примечании к характеристике класса (*прим. ред.*).

** Sabellariidae чаще относят к следующему отряду — Sabellida (*прим. ред.*).

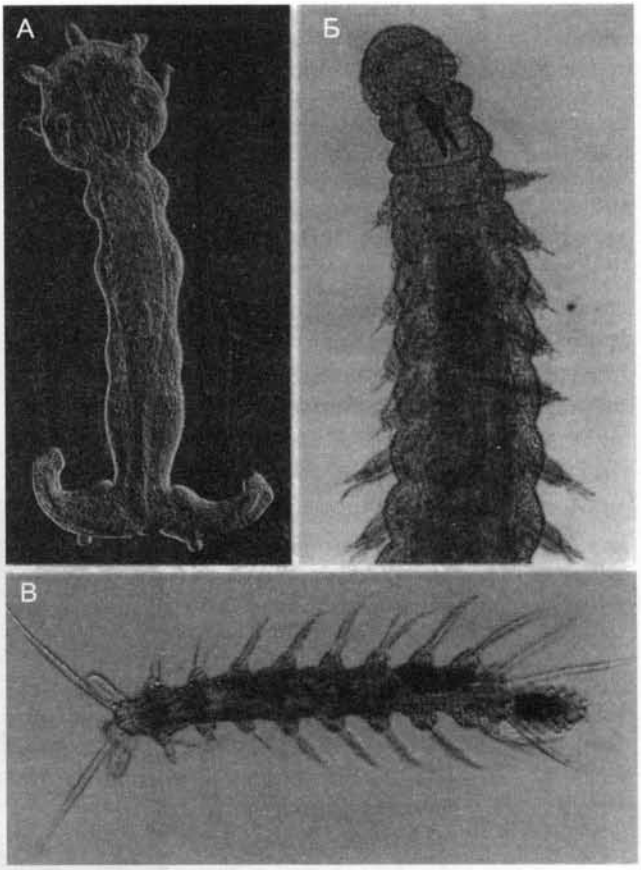
http://jurassic.ru/

фр. «hermelle» (илл. 513). Строят рифы на северо-восточном побережье Франции, площадью до 4 км². Живут 4–5 лет. Три отдела тела, из них хвостовой лишён щетинок. На дорсальной стороне обоих первых сегментов имеются многочисленные крепкие цвета латуни щетинки (опахала), они служат для закрывания входа в трубку. На брюшной стороне переднего конца тела расположены многочисленные щупальца, которые служат для сбора пищи (ротовые филаменты верхней губы). — *Phragmatopoma caudata* (Sabellariidae) 40 мм — вдоль восточного побережья Флориды образуют мощные рифы высотой до 1 м и длиной до 300 км.

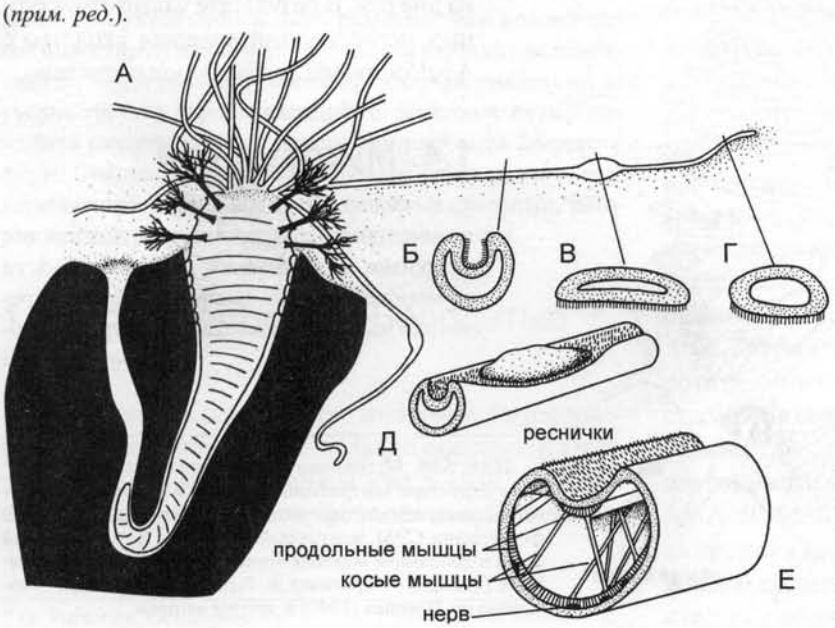
1.1.22. Sabellida

* *Sabella penicillus* (Sabellidae), 250 мм, 600 сегментов. Строит неизвестковую, мембранную трубку, которую никогда не покидает. Большая раздвоенная крона щупалец служит и фильтрационным, и жаберным аппаратом. Основания щупалец гомологичны пальпам. Нефридии имеют общую дорсальную по́ру. — *Spirographis spallanzani* (Sabellidae), 300 мм. Одно из оснований щупалец (платформа) длинное и спирально завитое. — **Fabricia sabella**, 4 мм. Ползает задним концом вперёд; перистомиум и пигидиум несут по паре глаз. Трубка облеплена детритом. — **Pomatoceros triqueter,* трёхгранный червь (Serpulidae), 30 мм. Трёхгранная, слепо замкнутая, в виде пакетика трубка, которая чаще всего располагается на твёрдом субстрате по всей длине — также на живых моллюсках. Трубка жёстко прикреплена к субстрату, червь никогда её не оставляет. Слизистый секрет и кальциевые выделения, необходимые для построения трубки, формируют два комплекса желёз расположенных на воротничковой складке простомиума (трубка строится со скоростью до 11,4 мм в месяц). Имеется большая великолепная, цветная, разделённая надвое крона щупалец; одно щупальце превращено в оперкулюм с обызвествлённой верхней поверхностью. — *Ficopomatus*

* Сейчас считают младшим синонимом *Fabricia stellaris* (*прим. ред.*).



Илл. 526. Внешний вид полихет мейофауны.
А — *Histriobdella homari* (Histriobdellidae). Паразит на жабрах омаров, имеет челюстной аппарат, щетинки отсутствуют, на заднем конце расположены сильно модифицированные параподии, несущие железы для закрепления на хозяине. Длина 1,5 мм. Б — *Ophryotrocha gracilis* (Dorvilleidae), передний конец. Живёт в интерстициали (пространстве между песчинками), имеет челюстной аппарат. Общая длина тела около 4 мм. В — *Mesonerilla intermedia* (Nerillidae), женская особь, живёт в интерстициали. Присутствует забота о потомстве: яйца и эмбрионы прикреплены на заднем конце тела под кожной складкой. Длина: 1,2 мм. Оригиналы W. Westheide, Оснабрюк.



Илл. 527. Поиск пищи и строение щупальца, *Terebella lapidaria* (Terebellidae).
А — животное в нормальном положении находится под камнем. Простомиальные щупальца двигаются по субстрату при помощи ресничек на нижней поверхности. Б–Г — поперечный срез щупальца через различные отделы. Д — транспорт частички пищи по ресничному желобку. Е — внутреннее строение щупальца. По Dales (1963).

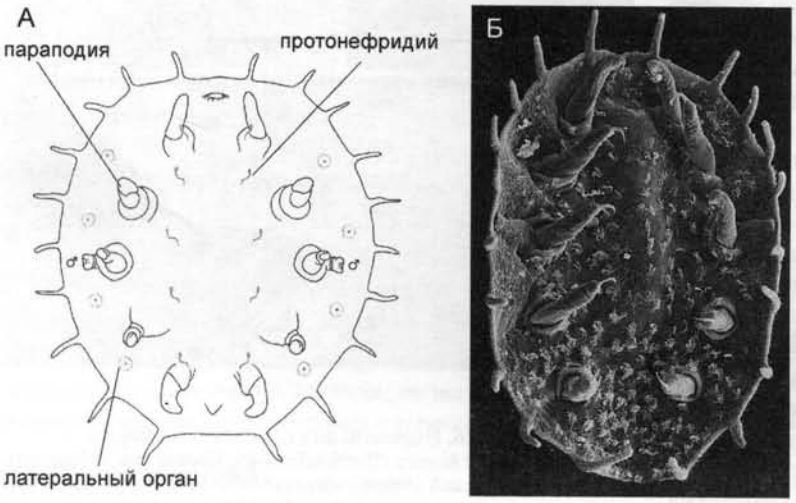
http://jurassic.ru/

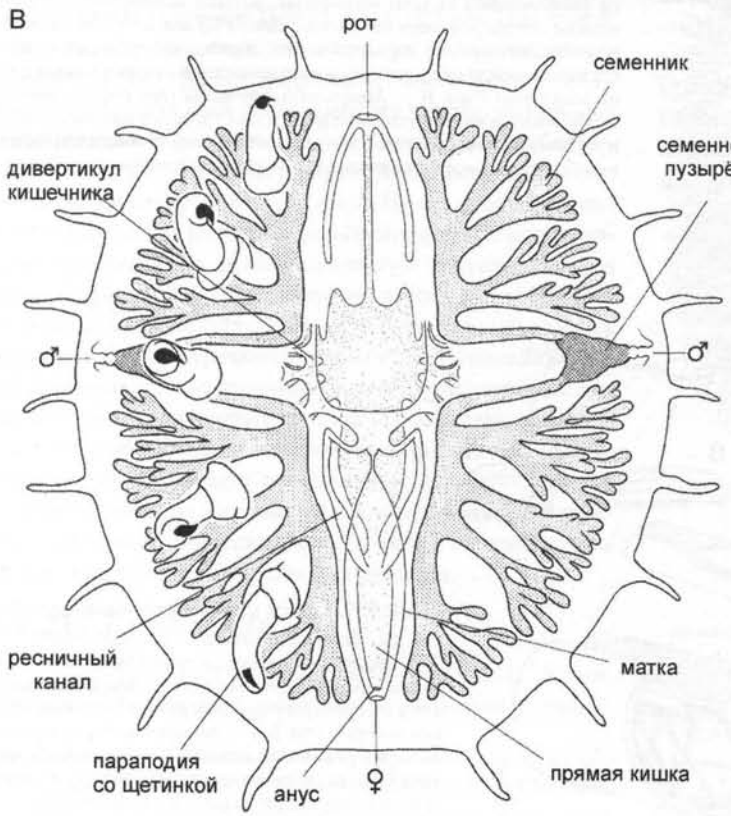
enigmaticus (Serpulidae), 25 мм, часто формирует колонии в солоноватых водах тёплых морей, занесён в Европу. — **Hydroides norvegica* (Serpulidae) (илл. 512), 30 мм. — Различные серпулиды являются важными обрастателями портовых построек и днищ кораблей. — **Spirorbis spirorbis* (Spirorbidae), 6,5 мм. Кальциевая, левозакрученная трубка, часто на крупных водорослях. Имеется венчик щупалец и оперкулюм. Забота о потомстве: тяж яиц остаётся в трубке, в ней также находится 20–40 эмбрионов; вымётывание личинок происходит через 3–14 дней, в зависимости от лунного календаря.

1.2. Aeolosomatida

Маленькие пресноводные (на дне и на растительности водоёмов) или наземные (влажная листовая подстилка в лесах) аннелиды; среди них есть один морской вид. Без параподий, но с простыми щетинками. Эпидермис содержит удивительно яркие включения. Простомиум с вентральной стороны покрыт ресничками, служит для движения. Практически все виды размножаются только бесполым способом — паратомией: образованием цепочек особей (илл. 503). Гермафродитные половые органы наблюдали только у некоторых видов. Гонады могут формироваться почти в любых сегментах. Метанефридии служат гонодуктами. «Клителлярные» эпидермальные железы и парные семяприёмники — не гомологи аналогичных органов олигохет, к которым раньше этот таксон относили.

**Aeolosoma hemprichi* (Aeolosomatidae), цепочка до шести зооидов, 2 мм; красные кожные железы. Распространены по всему миру. — **Rheomorpha neizvestnovae* (Aeolosomatidae), 1,2 мм, щетинок нет. Живёт в песчаных грунтах рек и озёр.





Илл. 528. *Myzostoma cirriferum* (Myzostomida). А — структура вентральной стороны и положение протонефридиев; ещё одна пара находится на переднем конце. Б — фотография СЭМ, вентральная сторона. В — кишечный тракт и положение половых органов. А — по Pietsch и Westheide (1987); Б — оригинал A. Pietsch, Оснабрюк; В — изменено по Jägersten (1940) и другим авторам.

1.3. Potamodrilida

Единственный вид: **Potamodrilus fluviatilis* (Potamodrilidae) длиной 1,3 мм, имеет шесть щетинконосных сегментов, на каждом из которых находится по две пары пучков волосовидных щетинок. Короткий хвостовой конец служит для закрепления. Обитает в системе капиллярных пространств между песчинками на дне рек. В результате ультраструктурных исследований внешнее сходство с Aeolosomatida не было подтверждено.

1.4. Myzostomida

Около 140 видов. Ведут исключительно комменсальный или паразитический образ жизни на иглокожих, по большей части на морских лилиях, некоторые виды встречаются на морских звёздах и офиурах, живу-

http://jurassic.ru/

щих на глубине более 200 м. Паразитические мизостомиды либо деформируют скелет хозяина, формируя галлообразные структуры, либо индуцируют образование небольших скелетных пластинок, которые вырастают в цистообразные структуры. Соответствующие следы изменений иглокожих отмечены ещё в девонских отложениях. Мизостомиды приспособились к этому образу жизни посредством дисковидной формы тела, сильно развитой дорсо-вентральной мускулатуры и крючковидных щетинок, которые служат для прочного прикрепления.

Сегменты тела можно распознать только по параподиям и упорядоченно расположенным нефридиям. Тело с простомиумом окружено кольцевой кожной складкой. Простомиум не обособлен от тела и выдвигается вместе с мускульной глоткой (илл. 1100Б). Пигидиум слит с последним сегментом. Целóм не расчленён. Надглоточный ганглий маленький. Брюшная цепочка образует единую обширную массу в центре тела. Кишка имеет слепые выросты. Одновременный гермафродитизм. Спиральное дробление; шарообразная трохофора с прототрохом, из которой далее формируется нектохета с каудальным придатком, личиночными щетинками, брюшной нервной цепочкой и массивными мезодермальными полосками.

Myzostoma cirriferum (Myzostomidae), 2,4 мм (илл. 412). Самый обычный вид в европейских морях. Перемещается по рукам морских лилий рода *Antedon* (Crinoida, илл. 1100) при помощи пяти пар латеро-вентрально расположенных параподий. Потребляет пищу, передаваемую лилией по амбулакральным каналам (илл. 1100Б). В каждой параподии имеется по одной крючковидной щетинке и одной ацикуле. Десять пар свисающих вниз усиков и четыре пары латеральных органов — ямок, покрытых ресничками (механорецепторы или органы прикрепления), располагающиеся между параподиями. Имеется шесть пар протонефридиев. Образование и положение женских половых продуктов происходит в разветвленной целомической полости. Мужские половые органы парные: два семенника по бокам тела, два семенных пузырька, два пениса на уровне третьей пары параподий. В семенных пузырьках из пяти различных типов клеток формируются сперматофоры. Сперматофоры после передачи прорастают в тело партнёра как корневидно разветвлённые синцитии, которые транспортируют сперматозоиды к ооцитам.

1.5. Pogonophora, «Бородатые черви»*

Исключительно морские животные. Pogonophora являются относительно недавно описанной группой. Хотя они были открыты уже в 1914 г., интенсивное исследование началось только в 1950 г. с работы А.В. Иванова. Ныне известно около 150 видов. Нитевидные животные по большей части не более 1 мм (0,1–3 мм) диаметром, достигают в длину 5–75 см (!). *Riftia pachyptila* достигает чрезвычайных размеров: 1,5 м в длину, 4 см в диаметре. Все погонофоры живут в трубках (илл. 530). Погонофоры найдены на глубинах от 25 м до 10 000 м, но большинство видов обитают на больших глубинах. Сравнительно большие Obturata («tube worms») были обнаружены только лишь в конце 1970-х гг., они являются типичными представителями удивительных сообществ, обитающих на глубоководных гидротермальных источниках («hydrothermal vents») (илл. 531). Гидротермы возникают на местах разломов океанических плит. Эти экосистемы существуют независимо от пищевых цепей, основанных на первичной продукции в поверхностном слое океана. Взрослые погонофоры не обладают ни ртом, ни анальным отверстием, а канал кишечника располагается только в одном отделе тела и преобразован в трофосому. Вероятнее всего, все виды живут в симбиозе с хемолитоавтотрофными или метилотрофными бактериями.

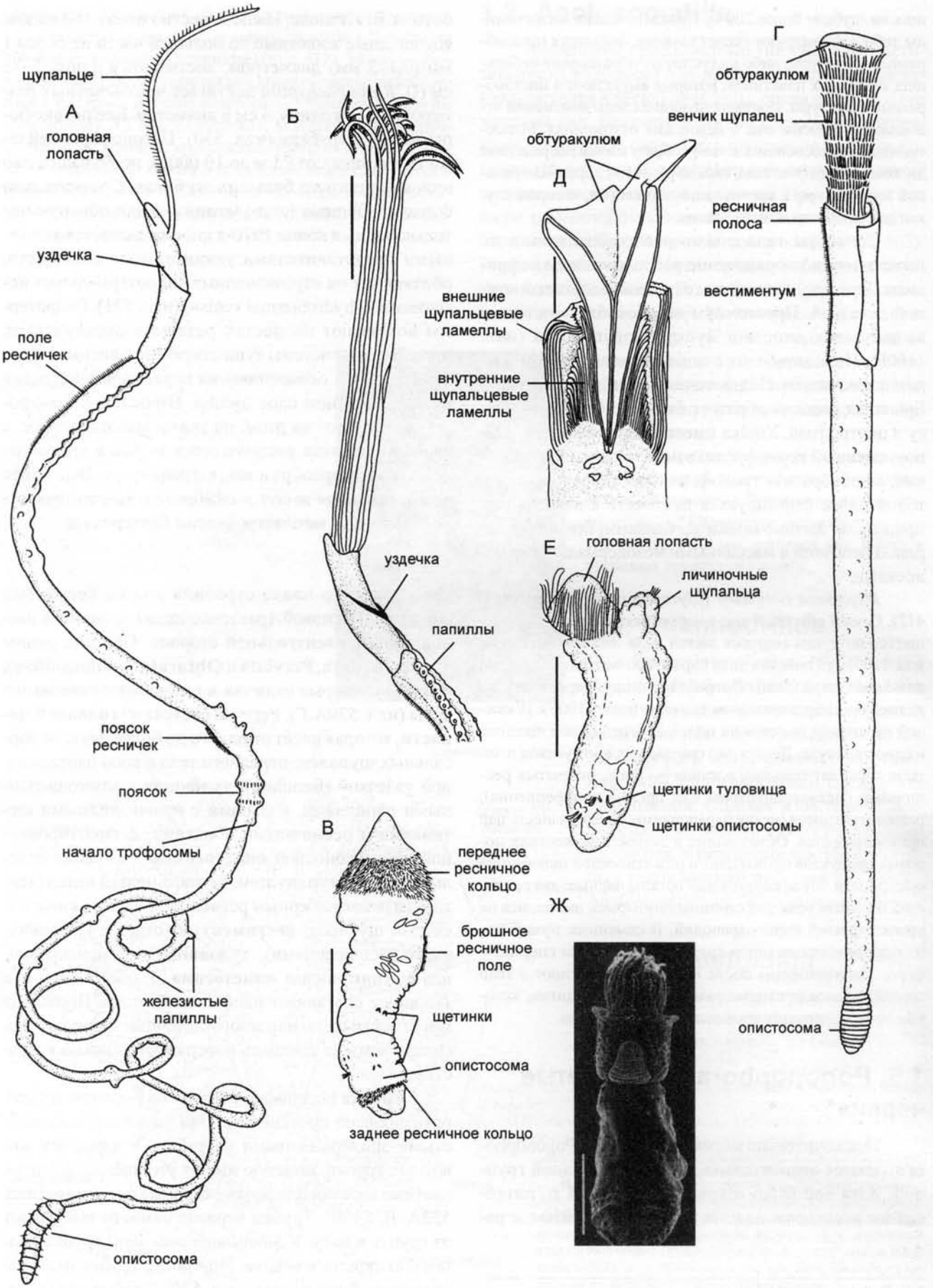
Строение

Вопрос о плане строения долгое время был спорным. По новой трактовке нервная система расположена на вентральной стороне. Обе подгруппы высокого ранга, **Perviata** и **Obturata** (Vestimentifera), имеют некоторые отличия в разделении тела на отделы (илл. 529А,Г). Perviata состоят из **головной лопасти**, которая несёт от одного до более двухсот дорсальных щупалец; переднего тела с косо направленной уздечкой (frenulum); **туловища** с многочисленными папиллами, кольцами с крючковидными щетинками и ресничными ободками; сегментированной, щетинконосной **опистосомы**. У Obturata отделы другие: **обтуракулюм, щупальцевый отдел** (также называют жаберным регионом) с несколькими тысячами щупалец; **вестиментум** (отдел с крыловидными расширениями); **туловище** и сегментированная щетинконосная **опистосома**. У обоих таксонов туловище составляет наибольший отдел. Щупальца могут нести одно- или многоклеточные пиннулы, благодаря чему их площадь поверхности сильно возрастает.

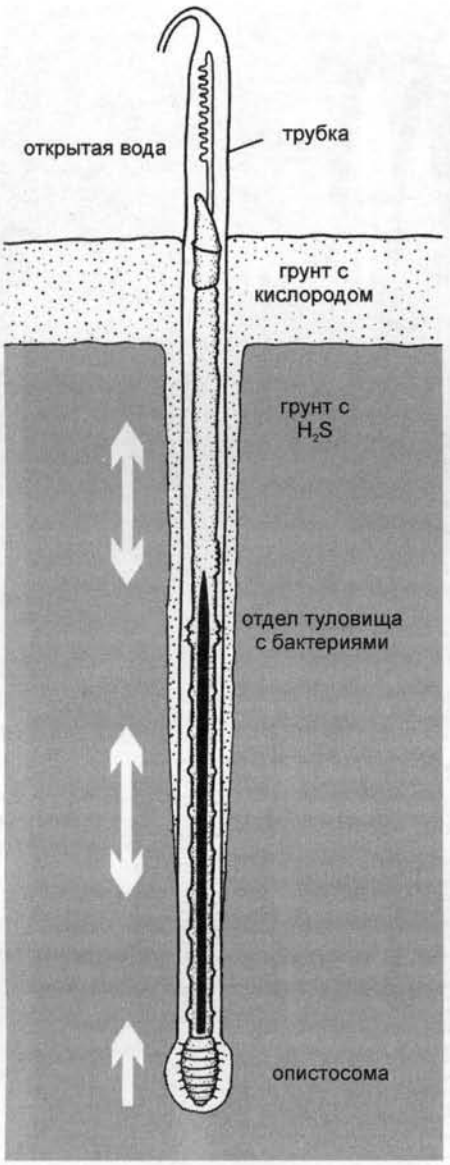
Трубка погонофор состоит из β-хитина и склеротизирована протеинами. Она выделяется железистыми эпидермальными клетками. У взрослых животных трубки зачастую имеют утолщения, фланцы, цветные колечки или другие сходные структуры (илл. 532А–В, 545Б). Трубки первиат немного выступают из грунта в воду. У *Siboglinum poseidoni* трубка полностью скрыта в осадке. При росте трубка надстраивается с обоих концов (илл. 530). Трубки пропуска-

* G. Purschke, Оснабрюк

http://jurassic.ru/



http://jurassic.ru/



Илл. 530. Схематическое изображение погонофоры (Perviata) в грунте.
Стрелки обозначают зоны роста животного. По Southward и др. (1986).

ют многие вещества, растворённые в воде, такие как, газы, соли, амино- и дикарбоновые кислоты.

Трубки Obturata, напротив, укреплены твёрдыми частицами. По всей видимости, эти трубки представляют собой барьер для растворённых в воде веществ, так что обмен веществами должен происходить в отделе мягкого тела, который выдвигается из трубки.

Эпидермис полностью покрыт **кутикулой**, которая, впрочем, устроена совершенно так же, как и у аннелид (илл. 203). Она состоит их слоёв коллагеновых волокон, которые ориентированы параллельно и формируют матрикс. Матрикс пронизан микровиллями и покрыт эпикутикулярными выростами.

Толщина кутикулы варьирует. Тоньше всего кутикула в районе щупалец (или пиннул) и постаннулярном отделе туловища, т.е. в местах, где предположительно происходит абсорбция веществ. Эпидермис состоит преимущественно из кубических или столбчатых клеток. В некоторых эпидермальных клетках имеются многочисленные пиноцитозные везикулы, указывающие на абсорбцию. Ресничные клетки организованы в вентральную полоску в передней части туловища, на вестиментуме или на щупальцах (илл. 529А,Б,Г, 534А). В вентиляции трубки реснички играют незначительную роль. Также имеются многочисленные железистые клетки. Позади уздечки, в папиллах и вестиментуме они формируют многоклеточные грушевидные комплексы, выделяющие хитин для трубки (илл. 534А).

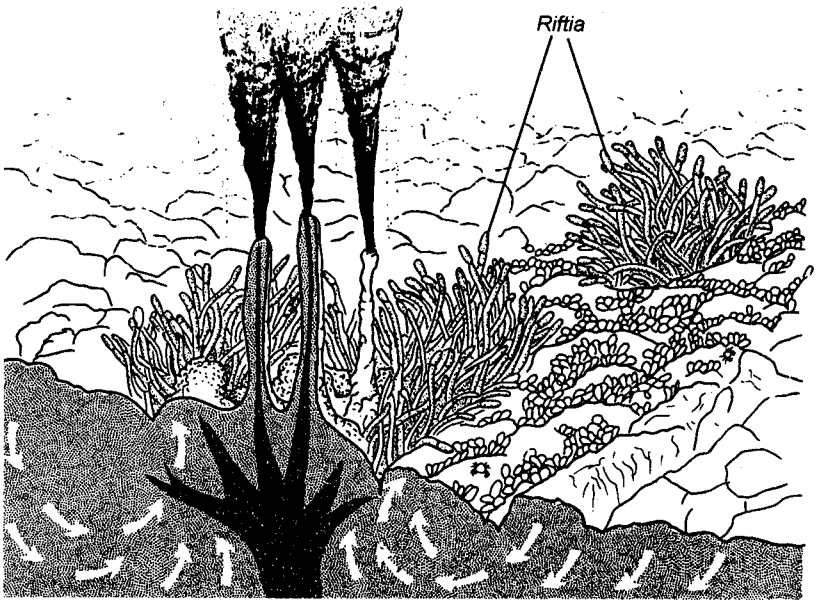
Щетинки состоят из хитина и по своему тонкому строению, вплоть до деталей, повторяют аналогичные структуры у аннелид, эхиурид и брахиопод (илл. 494). Эти щетинки крючковидные, на концах имеют различное число зубчиков (илл. 533А–Г). Аналогичные крючковидные щетинки седентарных полихет служат для заякоривания животных в трубке (илл. 493). Исключение составляют только палочковидные щетинки опистосомы у первиат.

Obturata выставляют крону щупалец в воду. Однако они могут её стремительно втягивать в трубку и закрывать обтуракулюмом. Такой способ движения требует хорошего закрепления в трубке, которое обеспечено в данном случае крючковидными щетинками опистосомы.

Нервная система расположена базиэпителиально. Это означает, что внеклеточный матрикс, лежащий под клетками эпидермиса, покрывает также и нервную систему (илл. 534А,Б). Нервная система состоит из мозга у основания щупалец и на большем протяжении непарного вентрального нервного тяжа. В области папилл у первиат и вестиментума у обтурат нервная цепочка становится парной. Помимо мозга, отдельные ганглии имеются только у первиат в опистосоме. От мозга тянутся дальше нервные тяжи в щупальца и обтуракулюм. Тело окружено хорошо развитым нервным плексусом. Но собственно органы чувств описаны не были. Однако в головной лопасти у *Siboglinum fiordicum* и *Oligobrachia gracilis* были найдены фаосомы, одноклеточные, фоторецепторные структуры. На опистосоме имеются различные эпидермальные рецепторы; предполагают об их

Илл. 529. Pogonophora.
А–В — Perviata. А — отделы тела *Siboglinum fiordicum,* сильно укорочено, схематизировано. Б — *Lamellisabella johanssoni,* передний конец и головная лопасть с щупальцами женской особи. Масштаб 2 мм. В — первая бентическая стадия *Siboglinum fiordicum.* Масштаб 0,2 мм. Г–Ж — Obturata. Г — отделы тела *Riftia pachyptila,* сильно укорочено, схематизировано. Д — *Lamellibrachia columna,* продольный срез через передний конец тела. Масштаб 5 мм. Е — первая бентическая стадия *Ridgeia* sp. Масштаб 0,05 мм. Ж — поздняя стадия *Ridgeia* sp. с многочисленными личиночными щупальцами, вестиментумом и вентральным ресничным полем. Масштаб 0,05 мм. А — скомбинировано по Southward (1980) и Southward и Southward (1987); Б — по Иванову (1963); В — по Bakke (1974); Г — по Southward (1982); Д — по Southward (1991); Е — по Southward (1988); Ж — оригинал M.L. Jones и S.L. Gardiner, Фрайди Харбор и Брин Маур.

http://jurassic.ru/

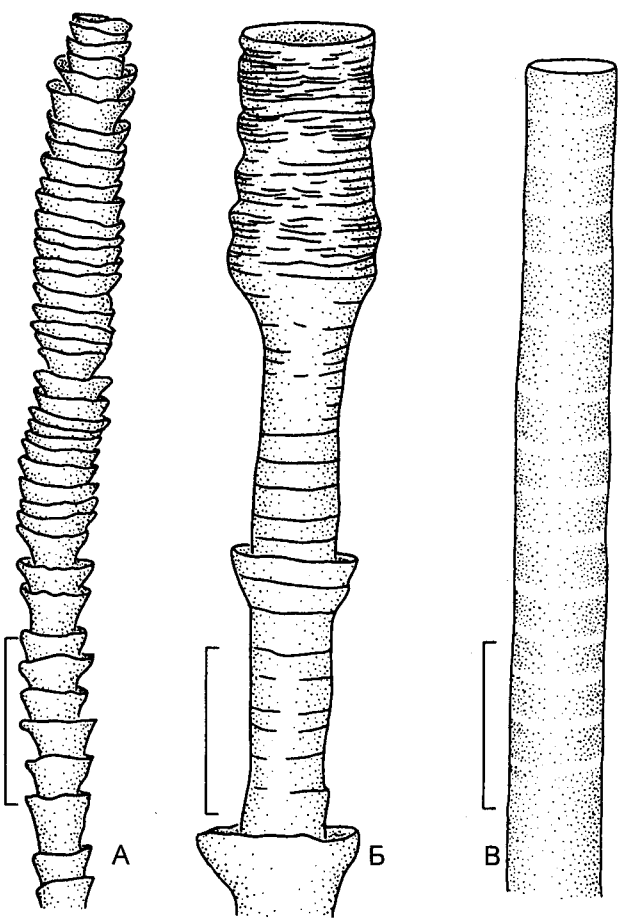


Илл. 531. Схема глубоководного гидротермального источника.
Вода, насыщенная растворёнными минералами, нагревается приблизительно до 350°C, на глубине очень высокое давление. При контакте с 2°C глубоководной водой многие вещества выпадают в осадок и образуют «дымовые трубы», так называемые «чёрные курильщики» («black smokers») и — здесь не показанные — «белые курильщики» («white smokers»). Вокруг них температура воды составляет около 20°C, и высокая продукция хемоавтотрофных бактерий формирует кормовую базу для таких глубоководных оазисов. Самыми важными животными являются полихеты, которые селятся непосредственно на курильщиках (например, *Alvinella pompejana,* илл. 525). Они окружены *Riftia pachyptila,* которые, в свою очередь, отделены поселениями бивальвий в расщелинах лавы (*Calyptogena magnlfica, Bathymodiolus thermophilus*). Между ними находится множество раков-декапод. По Ballard и Grassle (1979).

существовании на других участках тела, особенно на щупальцах.

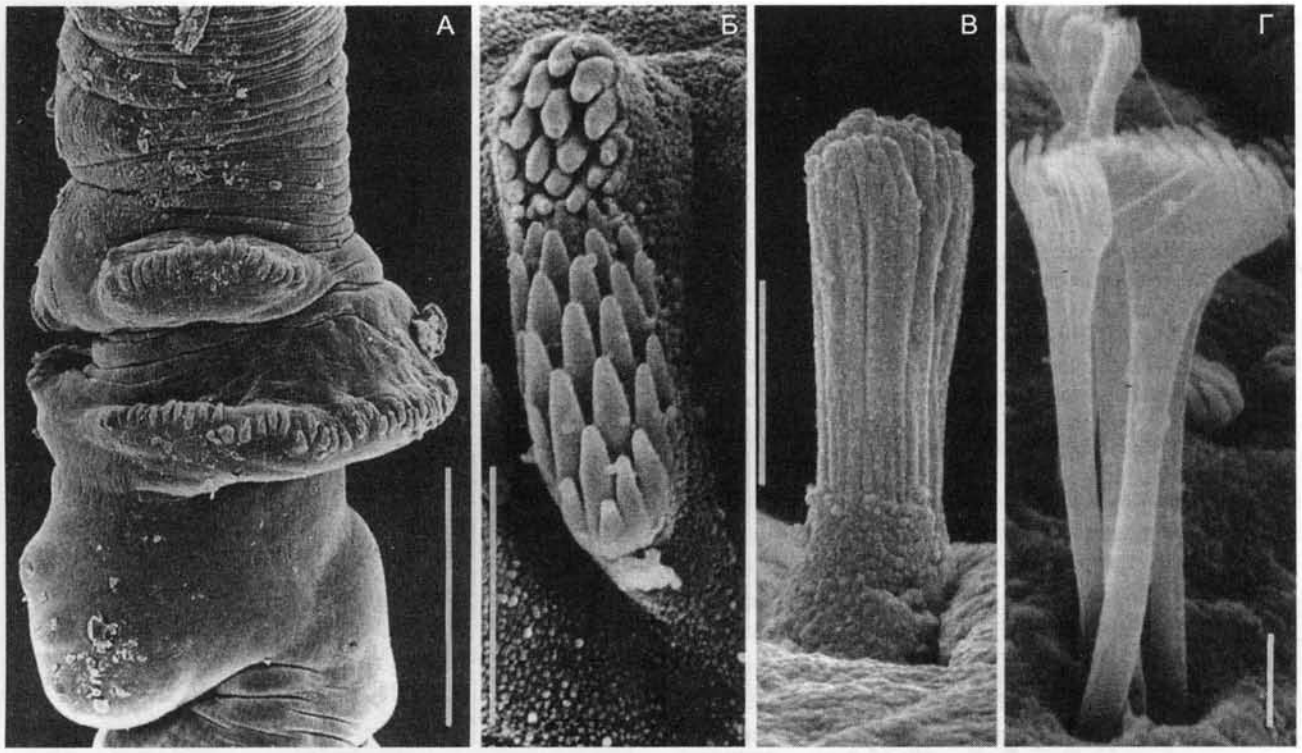
Кожно-мускульный мешок состоит из кольцевой и продольной мускулатуры; продольные мышцы существенно мощнее. В переднем отделе мускулатура занимает значительную часть тела, тогда как в концевой части туловища — развита слабее (илл. 534А,Б). В опистосоме продольная мускулатура разделяется на четыре пучка.

Долгое время было принято считать, что у взрослых погонофор полностью отсутствует кишечник. Это привело к различного рода спекуляциям об их **способе питания**. Так называемая **трофосома**, имеющаяся у всех погонофор, является рыхлой, высоко специализированной тканью. Трофосома имеет энтодермальное происхождение. Во время личиночного развития можно видеть, что она образуется из кишки (илл. 538). У Obturata трофосома очень большая, дольчатая, тесно связана с гонадами и вместе с ними занимает внутреннее пространство тела (илл. 529Г, 536В). У Perviata трофосома цилиндрическая и находится в постаннулярном отделе туловища. У некоторых видов внутри трофосомы имеются просвет и реснички — однозначное подтверждение того, что трофосома происходит от кишки (илл. 529А, 530, 536А,Б,Г). После того как в трофосоме были найдены живые прокариоты, стало ясно, что это хемолитоавтотрофные бактерии — самый важный или единственный источник пищи всех погонофор (илл. 535). Ткань трофосомы вся пронизана кровеносными сосудами и соответственно хорошо снабжается O_2, CO_2 и H_2S, в которых нуждаются симбионты. Какую роль в питании при этом играет сбор растворённых органических веществ из окружающей воды, ещё окончательно не выяснено.



Илл. 532. Трубки погонофор.
А — *Polybrachia gorbunovi.* Б — *Lamellisabella johanssoni.* В — *Diplobrachia southwardae.* Масштаб 2 мм. По Иванову (1963).

http://jurassic.ru/



Илл. 533. Щетинки.
А–В — *Siboglinum poseidoni*. А — поясок с крючковидными щетинками. Масштаб 100 мкм. Б — увеличенные крючковидные щетинки из А. В — щетинка из опистосомы. Г — *Riftia pachyptila*. Вытянутые щетинки опистосомы. Масштаб 5 мкм. Оригиналы: А–В — H.J. Flugel, Киль; Г — M.L. Jones, Фрайди Харбор.

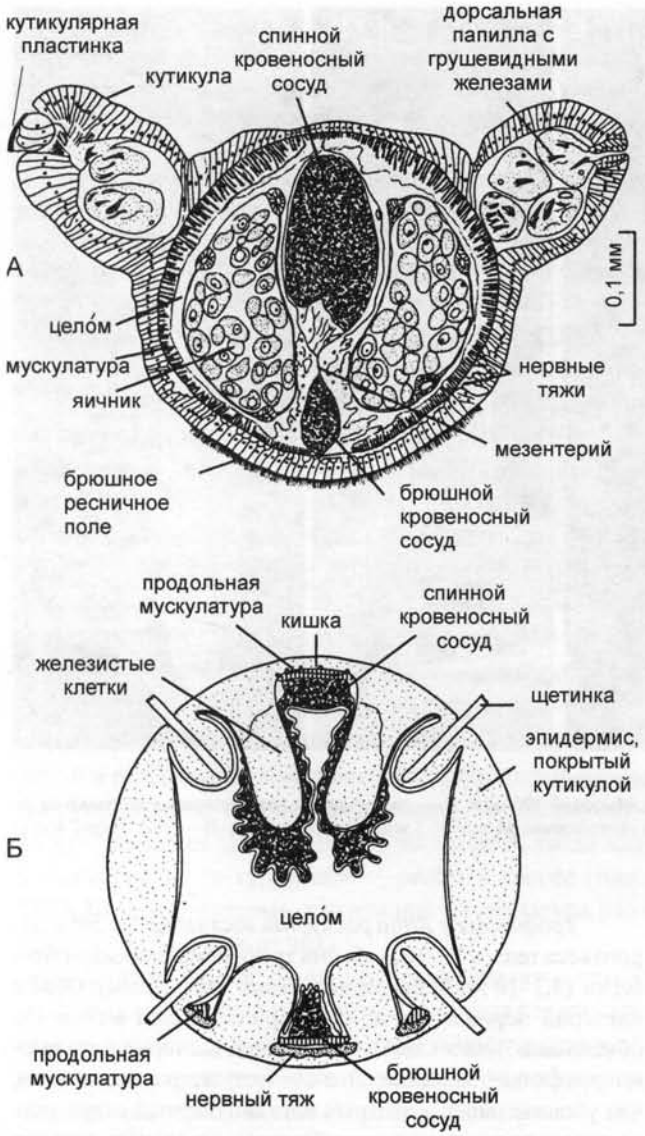
Для глубоководных животных в теле погонофор необычное соотношение изотопов углерода ^{13}C и ^{12}C ($\delta^{13}C$). Это, а также обнаружение в трофосоме ферментов цикла Кальвина-Бенсона, показало, что бактерии являются хемолитоавтотрофными симбионтами (илл. 537), т.к. при ассимиляции CO_2 растениями или автотрофными бактериями в первую очередь образуется наиболее часто встречаемый изотоп ^{12}C, то значение $\delta^{13}C$ — углеродное число ниже, чем в обычной среде, где первичная продукция основана на фотосинтезе. (Отрицательное значение $\delta^{13}C$ означает обогащение изотопом ^{12}C относительно стандарта, положительное — изотопом ^{13}C.) Животные отражают в своей пище $\delta^{13}C$-число, так что, например, можно узнать, питались ли они аутотрофными или гетеротрофными организмами. Число δ^{13} у погонофор составляет от –35 до –45‰. Но вблизи местообитания погонофор потенциальные органические и неорганические источники углерода показывают более положительное значение числа $\delta^{13}C$, чем сами животные. Таким образом, это может прямо зависеть не только от питания, но и также от фиксации CO_2, которая должна проходить автотрофно. Исключением является *Riftia pachyptila*, $\delta^{13}C$-число (более 10‰) явно более положительное, чем у многих других животных, имеющих хемолитоавтрофных симбионтов из гидротермальных источников, и положительнее, чем у потенциальных неорганических углеродных источников. Это рассматривается как признак дефицита углерода, в таких условиях никакому из изотопов углерода не оказывается предпочтения.

Трофосома у *Riftia pachyptila* составляет до 50% сырого веса тела, а 15–30% объёма трофосомы занимают бактерии ($3{,}7–10 \times 10^9$ бактерий/г ткани трофосомы). Объём бактерий первиатных погонофор составляет менее 1% объёма животного. Однако для первиат бактерии тоже имеют решающее значение. Это следует, например, из того, что у ювенильных животных постаннулярный отдел тела во время роста развивается быстрее остальных отделов (илл. 544Е–З). Трофосома состоит из клеток двух типов: центрально расположенные бактериоциты окружены клетками без бактерий (трофотека или внешний эпителий) (илл. 536Г). Наружный слой, вероятнее всего, служит органом накопления, т.к. у первиат содержит гликоген и липиды. По своему положению и функциям эту ткань можно сравнить с хлорагогенной.

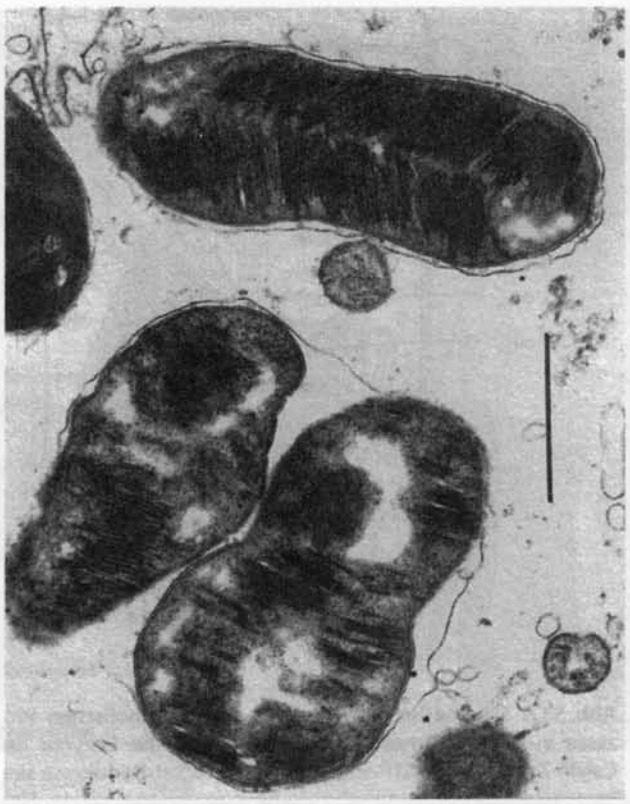
Как правило, источником энергии для фиксации CO_2 у симбионтов является сульфид, в случае с *Siboglinum poseidoni* — метан (илл. 535). Сероводород (H_2S) геотермального происхождения в воде вблизи гидротермальных источников содержится в небольших концентрациях. Те погонофоры, что не связаны с серосодержащими источниками, поставляют симбионтам необходимый сульфид из восстановительного слоя осадка.

Так как H_2S токсичен и в присутствии кислорода сразу окисляется, снабжение симбионтов происходит комплексно: гемоглобин обратимо, с высоким сродством связывает и сульфид, и кислород. Интересно, что сероводород у *Riftia pachyptila* (и у других Pogonophora?) не реагирует на сродство гемоглобина к кислороду, что показывает на от-

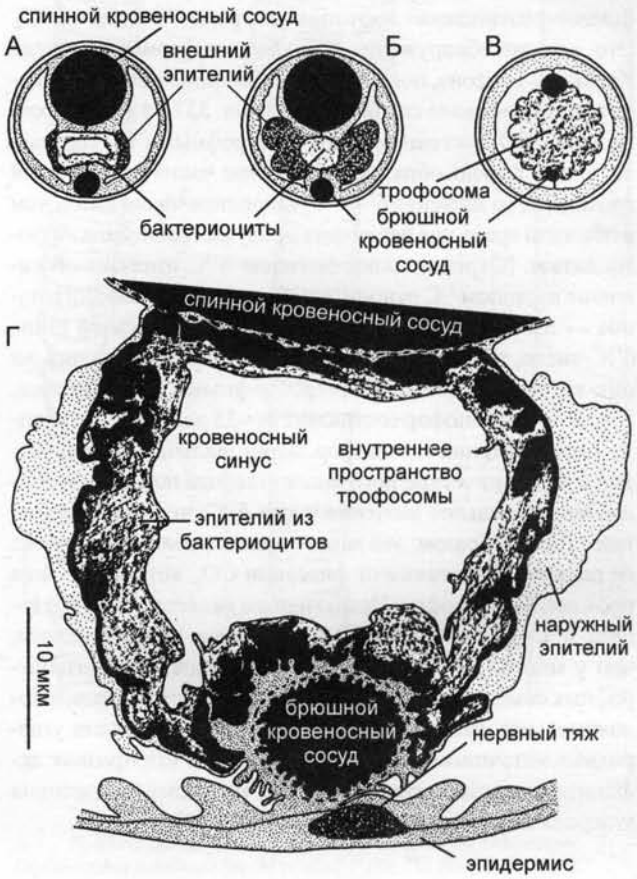
http://jurassic.ru/



Илл. 534. А — *Polybrachia annulata.* Поперечный срез через область гонад, женская особь. Б — *Siboglinum fiordicum.* Схематизированный поперечный срез через опистосому.
А — по Иванову (1963); Б — по Southward (1975).



Илл. 535. *Siboglinum poseidoni.*
Симбиотические бактерии в трофосоме, окисляющие метан. Масштаб 1 мкм. Оригинал H.J. Flugel, Киль.

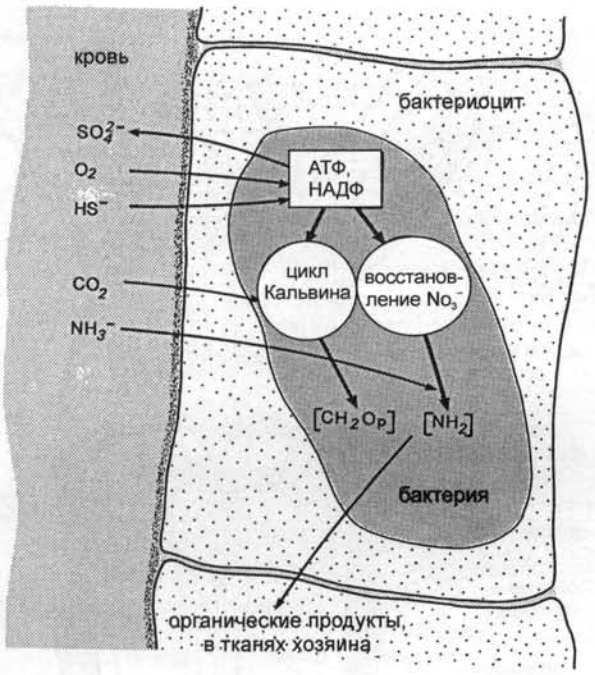


Илл. 536. А–С — положение тканей в трофосоме, схематичный поперечный срез туловища. А — *Siboglinum fiordicum.* Б — *Siboglinum angustum.* В — *Riftia pachyptila.* Г — часть поперечного среза через постаннулярный отдел, *S. fiordicum,* бактериоцитный эпителий отделён от внешнего эпителия кровеносным синусом.
А, Б, Г — по Southward (1982); В — по Southward и Southward (1987).

сутствие взаимодействия сульфида с гем-группой. В крови концентрация сульфида в 10 раз выше, так что вероятность хемоавтотрофной фиксации CO_2 очень велика. Как проходит транспортировка органических веществ из бактерий, ещё не до конца ясно. Вещества либо выводятся из бактериальных клеток, либо бактерии перевариваются внутриклеточно.

Как симбионты передаются следующему поколению? Этот вопрос должен быть ещё исследован. Предполагают,

http://jurassic.ru/

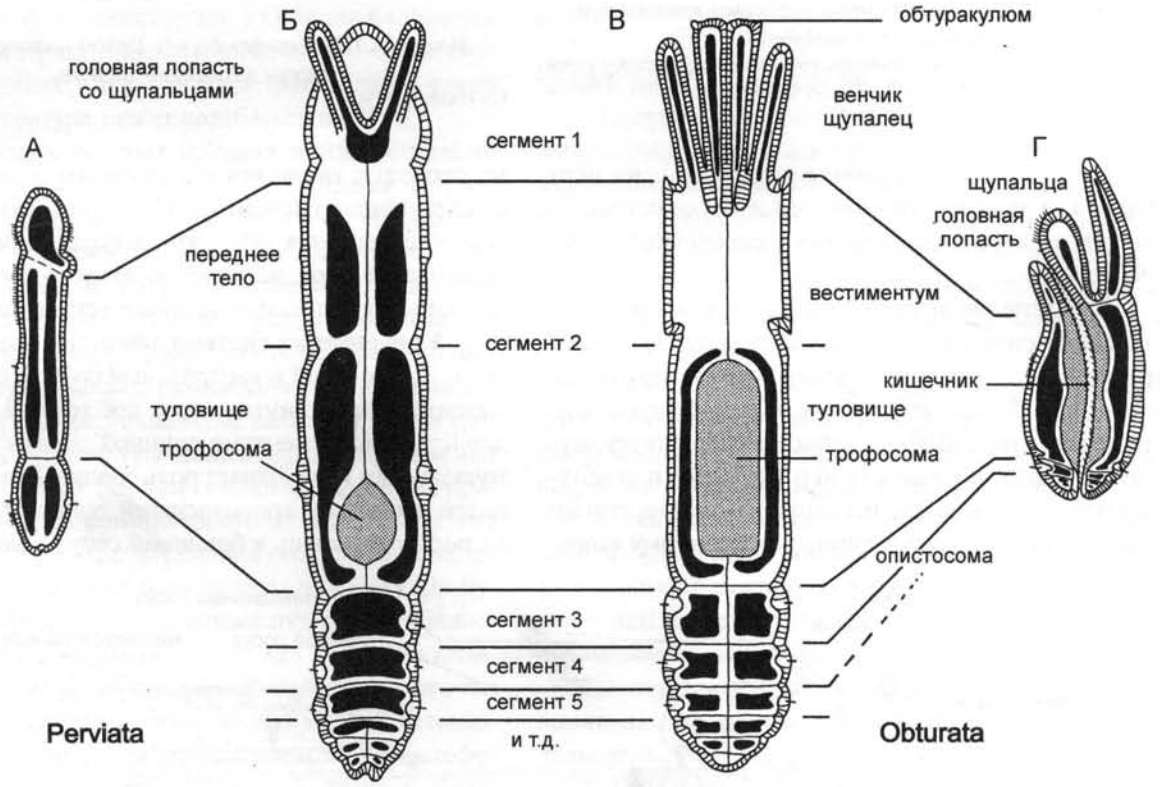


Илл. 537. Схематическое представление метаболических процессов в прокариотических симбионтах.
Ферменты цикла Кальвина как и АТФ-сульфурилаза и нитратредуктаза были найдены у различных погонофор. Перерисовано для тканей трофосомы по образцу Jannasch (1985) и Felbeck и др. (1984).

что у яиц или личинок на ранних стадиях развития бактерий ещё нет. Поскольку у личинок обтурат имеется функционирующий кишечник, ротовое и анальное отверстия, то предположительно через них происходит забор бактерий. У первиат на личиночных стадиях имеется временное ротовое отверстие, через которое с большой вероятностью осуществляется попадание симбионтов. Морфологические исследования и анализ 16S рРНК показали, что симбионты высоко специфичны и, скорее всего, безвыборочный захват бактерий из окружающей среды невозможен.

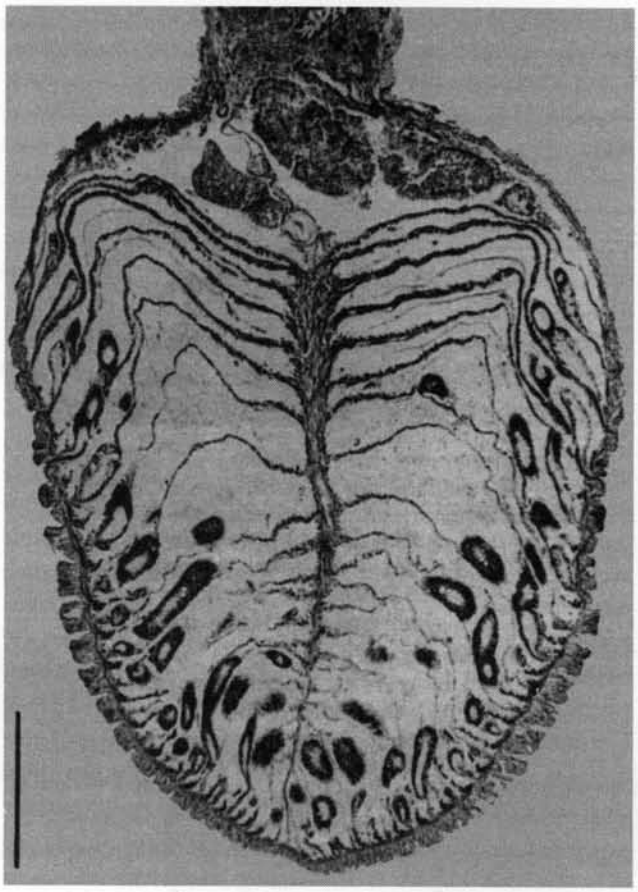
Все отделы тела имеют более или менее обширные **целомические полости**, которые ограничены **целотелием** или **мышечными** клетками.

В головной лопасти Perviata расположена непарная целомическая полость, которая входит в щупальца и, вероятно, посредством целомодуктов первой пары сообщается с внешней средой. В головном конце и туловище имеется по паре целóмов, которые разделены срединным мезентерием. В сегментированной опистосоме в каждом сегменте, напротив, целомические мешки непарные. Наличие так называемого перикарда спорно (илл. 538В, 541). У Obturata целóм имеет сходные отделы. В каждом щупальце имеется один целóм, в обтуракулюме пара целомических мешков; целóм вестиментума практи-

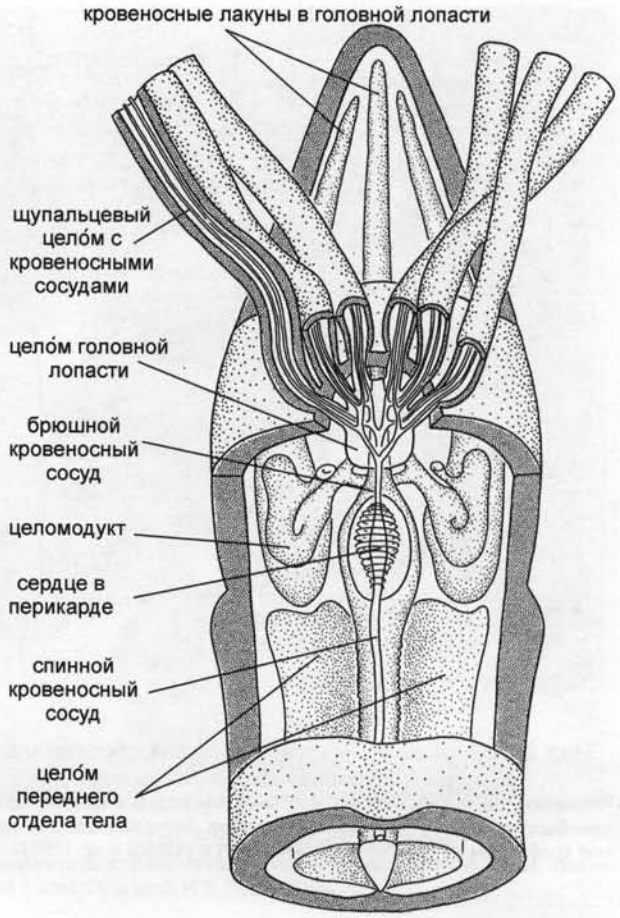


Илл. 538. Сравнительное схематичное представление целомических полостей (чёрный) и разделение тела на ранних ювенильных стадиях и у взрослых животных.
Perviata (А, Б) и Obturata (В, Г). По Southward (1988) и Webb (1969).

http://jurassic.ru/



Илл. 539. Фронтальный срез опистосомы ювенильной особи *Riftia pachyptila.*
Сегментарные целомические полости, разделённые диссепиментами и мезентериями. Масштаб 250 мкм. Оригинал M.L. Jones, Фрайди Харбор.

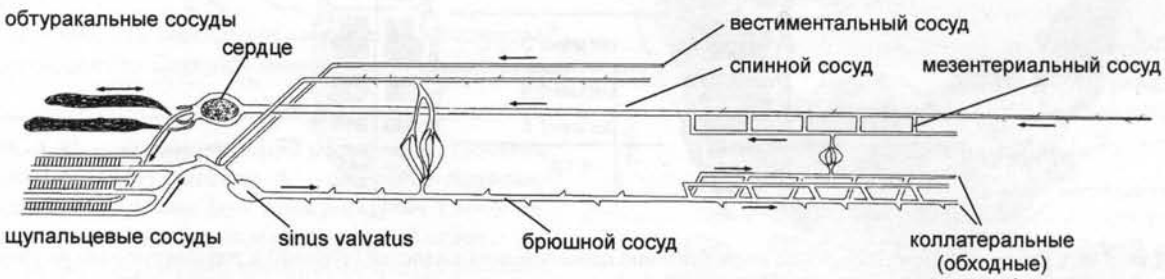


Илл. 541. *Oligobrachia dogieli.* Целóм и кровеносные сосуды в головной лопасти.
По Иванову (1963).

чески редуцирован, туловище содержит одну пару целóмов, а также в каждом сегменте опистосомы имеется по паре целомических мешков (илл. 538Б, 539).

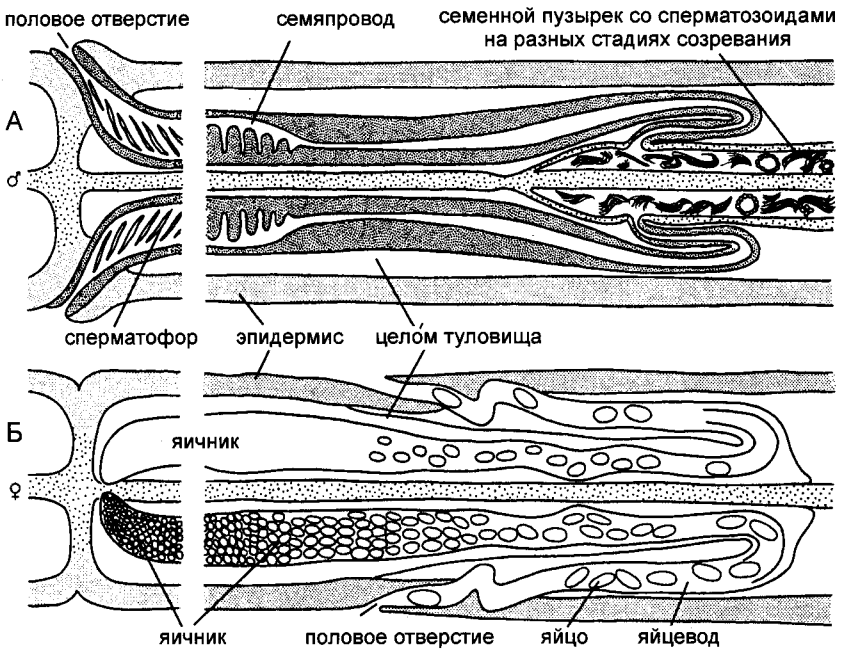
Расчленение тела на отделы, положение целомических мешков можно объяснить только в связи с онтогенезом. Этот вопрос активно обсуждается (илл. 538А–Г). По Southward у обеих подгрупп щупальцевый отдел (с головной лопастью) соответствует первому сегменту; переднее тело и туловище или обтуракулюм, вестиментум и туловище соответствуют сильно удлинённому, вторично разделённому второму сегменту; также как и опистосома — третьему и последующим сегментам. Из онтогенеза действительно становится ясно, что обтуракулюм является удлинённой передней частью второго сегмента, но не самостоятельным отдельным сегментом.

Кровеносная система замкнутая, хорошо развита. Дорсальный и вентральный сосуды проходят в мезентериях и тянутся через всё тело. В головной лопасти и вестиментуме спинной сосуд становится мускульным и выполняет роль сердца. Пиннулы щупалец пронизаны кровеносными капиллярами, оттуда поступает кровь в брюшной сосуд и ко внутрен-



Илл. 540. *Lamellibrachia luymesi.* Схема кровообращения.
По Van der Land и Norrevang (1977).

http://jurassic.ru/



Илл. 542. *Lamellisabella* sp. А — схема мужской половой системы. Б — схема женской половой системы. По Иванову (1963).

ним органам (илл. 540, 541). Кровь содержит различные клетки и свободный гемоглобин в относительно высоких концентрациях. Гемоглобин обладает способностью связывать O_2 и HS-, а также предохранять сульфид от спонтанного окисления (см. выше). Сродство гемоглобина к кислороду у Obturata в широком спектре температур близко к константе — очевидное приспособление к особой среде обитания. В такой среде температура может колебаться на 20°C.

О **выделительных органах** и осморегуляции известно немного. Находящиеся в переднем теле целомодукты выполняют роль также метанефридиев. Однако в новых работах у первиат их считают протонефридиями; этот вопрос нуждается в доработке.

Большинство Pogonophora раздельнополые животные (исключение: *Siboglinum poseidoni*). Парные **гонады** расположены в туловище и открываются наружу через парные гонодукты, находящихся на границе между отделом туловища и передним телом или вестиментумом. У Perviata семенники длинные, продолжаются до постаннулярного отдела, имеют вид вытянутых трубочек. У Obturata они уменьшены до небольших мешочков и разделены на семенные пузырьки и везикулы. В семенных пузырьках полностью проходит сперматогенез — как у многих аннелид — через цитофоры: сперматиды развиваются из общей центральной плазматической массы. Нитевидные сперматозоиды либо упакованы в сперматофоры и хранятся в дистальной части гонодуктов (Perviata, илл. 542А, 543), либо сложены в пучки. Яичники также имеют длинные каналы. Зрелые яйца расположены в задней части каналов; там начинаются яйцеводы и, образуя петлю, они тянутся вперёд (илл. 542Б). У первиат яйцеводы открываются намного дальше, чем семяпроводы. У обтурат воронка прикрыта задней частью вестиментума. По меньшей мере, у *Lamellibrachia* функционирует только один яичник.

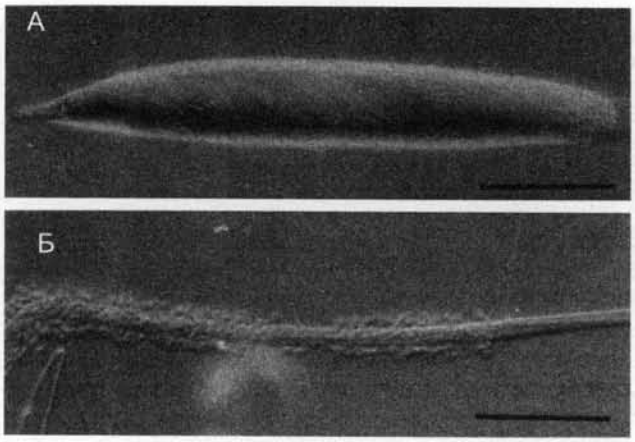
Размножение и развитие

Поскольку среда обитания труднодоступна, то наблюдения за тем, как происходит передача спермы, и онтогнезом ещё неполны. Вероятно, оплодотворение происходит в трубке самки или непосредственно в яйцеводах, о чём свидетельствует форма спермиев. Сперматофоры или пучки спермиев должны перемещаться в трубку самки при помощи щупалец или переноситься пассивно.

Но поскольку обтураты, как правило, поселяются плотными колониями, до сих пор считали, что имеет место прямая передача половых продуктов. *Riftia pachyptila* выбрасывает в открытую воду пучки сперматозоидов и яйца, которые распределяются по колонии и медленно оседают. Пучки сперматозоидов активно или пассивно достигают самок. Оплодотворение или внутреннее, или проходит в пространстве, образованном вестиментумом для высвобожденных яиц. Оплодотворённые яйца опускаются внутри колонии на дно, однако могут разноситься течением дальше.

Для Obturata место развития яйца (открытая вода?), ход **дробления**, а также развитие личинок до первой осевшей стадии, не известны. У Perviata развитие до ресничной стадии протекает в трубке, а пе-

http://jurassic.ru/

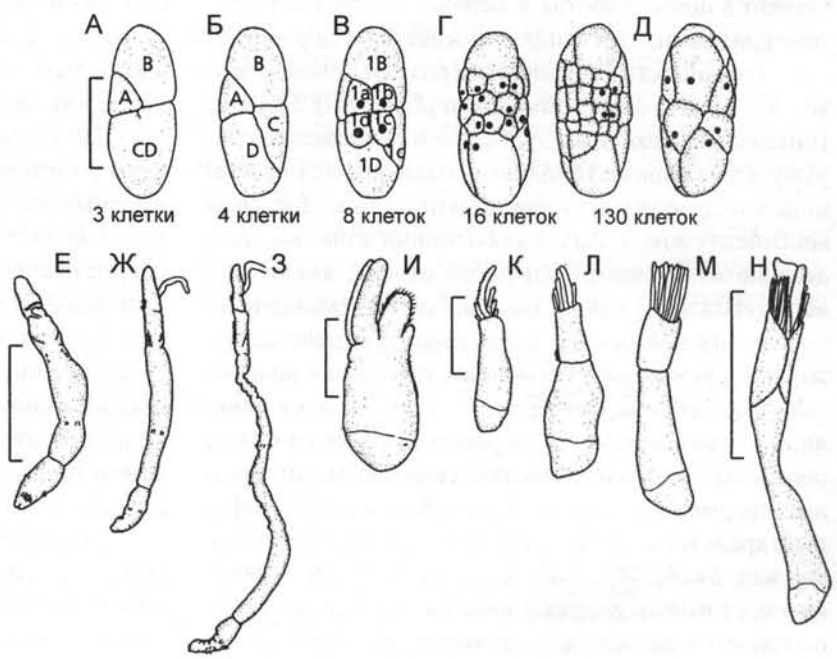


Илл. 543. *Siboglinum brevicephalum.* Сперматофор.
А — передняя веретенообразная часть со сперматозоидами. Б — участок филамента сперматофора с зоной прикрепления. Масштаб 1,5 мкм. Оригинал H.J. Flugel, Киль.

лагическая стадия очень короткая. Развитие удлинённого, как правило, яйца начинается со спирального дробления с микро- и макромерами (илл. 544А–Д). В дальнейшем дробление становится асинхронным, билатеральным. Гаструляция происходит путём эпиболии и деляминации. Способ закладки мезодермы обсуждается (спорный). По данным Иванова мезодерма образуется энтероцельно из первичной кишки, что обозначает близость погонофор с вторичноротыми. Норреванг, напротив, описал схизоцельный способ образования мезодермы из клеток между энто- и эктодермой на заднем конце эмбриона, соответственно по этому признаку погонофоры являются родственниками аннелид. Однако необходимы повторные исследования.

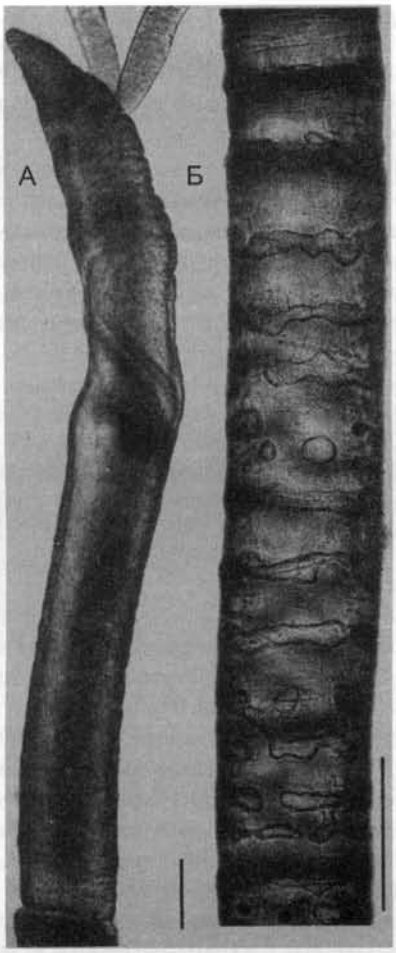
Целóм разделяют на три отдела: (1) передний непарный целóм (исходно парный?) головной лопасти и щупалец (как и перикарда?), (2) средний парный, который позже разделяется вторичной септой на переднюю целомическую полость и целóм туловища, и (3) и последняя пара слилась с целóмом первого сегмента опистосомы. На этой стадии животные переходят к жизни на субстрате. Наряду с ресничными шнурами и пучком щупалец, уже имеются первые щетинки туловища и опистосомы (илл. 529В,Е, 544Е–Н). Последующие сегменты опистосомы образуются из последних, дугообразных упорядоченных групп клеток. После септ образуются маленькие парные целомические полости, которые впоследствии увеличиваются и сливаются (илл. 538Б). Самая ранняя известная стадия обтурат соответствует первой бентосной стадии первиат (илл. 529В,Е). На этой стадии у личинок обтурат ещё имеется функционирующий кишечник с ротовым и анальным отверстиями, в то время как у первиат было найдено только временное ротовое отверстие.

Тело ранней ресничной личинки Obturata состоит из головной лопасти (позже ротового сифона) с двумя спинными щупальцами, туловища со щетинками и одного сегмента опистосомы со щетинками. Вестиментум становится отчётливо заметен на более поздних стадиях, обтуракулюм развивается из почки между основаниями щупалец и сифоном (илл. 544Л–Н). Зачаток обтуракулюма прежде всего включает две крупные мезодермальные полоски, которые связаны с мезодермой вестиментального отдела. Позже сифон и туловищные щетинки полностью редуцируются. Кишечник со ртом ещё долгое время остаются открытыми, также и после того как происходит забор симбионтов и кишка дифференцируется в трофосому.



Илл. 544. А–Е — стадии дробления *Siboglinum fiordicum.* Е–З — последовательность ювенильных стадий *S. fiordicum.* И–Н — ювенильные стадии *Ridgeia* sp.
Масштаб А–Д — 0,2 мм; Е–З — 0,5 мм; И — 0,1 мм; К–М — 0,5 мм; Н — 5 мм. А–Д — по Bakke (1976), Е–З — по Bakke (1977), И–М — по Southward (1988).

http://jurassic.ru/



Илл. 545. А — *Nereilinum murmanicum.* Вид с боковой стороны переднего конца тела и головной лопасти со щупальцами. Фотография живого материала. Б — *Siboglinum brevicephalum.* Основная часть трубки. Масштаб 200 мкм. Оригинал H.J. Flugel, Киль.

Систематика

С момента открытия и первоописания Caullery (1914) анатомические особенности строения погонофор приводили зоологов к противоречивым толкованиям их родственных связей. Этому способствовало то, что долгое время находили только части животных без опистосомы, кроме того, рот и анус у взрослых животных отсутствовали. Происхождение трофосомы было неизвестно. Данные о способе закладки мезодермы оставались спорными. Поскольку были известны только три частично парных целомических мешка; а образование мезодермы, как считали, проходит энтероцельным путём, то в многочисленных работах А.В. Иванова 1950-х и 1960-х гг. погонофор квалифицировали как тримерных (архимерных) организмов, родственных Echinodermata–Chordata (Deuterostomia). В этих работах животные были ориентированы так, что нервная система была расположена на дорсальной стороне, а щупальца на вентральной (Pogonophora = несущие бороду). Находка и описание заднего сегментированного конца тела Webb (1963) сделали сходство с аннелидами более явным. Сенсационное открытие *Riftia pachyptila* стало толчком для проведения последующих исследований, которые продолжаются и до сегодняшних дней. Из личиночного развития *Ridgeia* sp. (Obturata) и двух видов *Siboglinum* (Perviata) стало известно о наличии кишечника с ротовым и анальным отверстиями. Рот располагается на той же стороне, что и нервная система, так что вопрос о положении вентральной стороны окончательно был прояснён. Онтогенез, который полностью не расшифрован, не даёт до сих пор однозначного повода для сближения с аннелидами. Хотя раннее развитие проходит путём спирального дробления, его ход не типичен для кольчатых червей. Принципиальным остаётся вопрос о закладке целóма. А.В. Иванов и его сотрудники утверждали, что целóм возникает энтероцельно, что в действительности говорит против родства с аннелидами. Другие авторы считают, что описанная энтероцелия всё же является ошибочной интерпретацией. Согласно нынешним представлениям, отнесение погонофор ко вторичноротым из-за вентрального положения нервной системы неправомерно. Также щупальца и их целóм возникает из первого целомического мешка, а не из мезосомного, как это происходит у Tentaculata. Наряду с многочисленными морфологическими чертами сходства (например: кутикула, щетинки, сегменты) в последнее время имеются также и биохимические данные, делающие родство с аннелидами очень вероятным. Так, гемоглобин некоторых видов Obturata имеет тот же молекулярный вес, структуру и последовательность аминокислот, что у Annelida. Однако единственный изученный в этом отношении вид Perviata, *Siboglinum fiordicum,* сильно отличается по составу аминокислотных последовательностей гемоглобина.

Различия между обеими группами погонофор, Perviata и Obturata, особенно сильно выраженные в строении целóма и разделении тела на отделы, а также и в других признаках (см. ниже описания), побудили Jones (1985) рассматривать оба таксона, Pogonofora и Vestimentifera, как отдельные типы, независимо произошедшие от аннелид. Хотя в американской литературе этот взгляд быстро распространился, Southward (1988) считал, что этих различий недостаточно для выделения таксонов столь высокого ранга. После изучения эмбрионального развития *Ridgeia* sp. (Obturata) разницу в строении взрослых особей (целóм, отделы тела) стало возможным объяснять как дивергентное развитие гомологичных структур на ранних стадиях (илл. 538А–Г, 544Е–Н). Таким образом, с одной стороны, различия во взрослом состоянии считают не очень существенными, с другой стороны, многочисленные сходные признаки первиат и обтурат можно интерпретировать как конвергенции.

http://jurassic.ru/

Вероятно, Perviata и Obturata всего лишь указывают нам на существование общего предкового таксона. Даже без дополнительных исследований эмбрионального развития сегодняшнее состояние наших знаний позволяет отнести погонофор к кольчатым червям. Причём их сестринскую группу, вероятно, следует искать среди сидячих «Polychaeta» (Sabellida?), обитающих в трубках и несущих венчик щупалец. На это указывают структуры аналогичные крючковидным щетинкам (илл. 493Ж, 533)*.

1.5.1. Perviata (Frenulata), Собственно погонофоры

Тело состоит (номенклатура по Southward) из переднего отдела, туловища и сегментированной опистосомы. Головная лопасть несёт одно или много дорсальных щупалец и уздечку (френулюм). На границе головной лопасти с туловищем имеется сужение. Туловище с многочисленными папиллами; поясок с двумя или более рядами крючковидных щетинок разделяет туловище на пре- и постаннулярные отделы. Трофосома находится в постаннулярном отделе. Опистосома как орган рытья, состоит в среднем из 20 сегментов и несёт четыре ряда щетинок. В опистосоме три нервных тяжа с ганглиозными утолщениями. Мезентерий в опистосоме отсутствует. На щупальцах имеются одноклеточные пиннулы. Крупные сперматофоры. Сложные целомическая и кровеносная системы. Трубки открыты с обоих концов, возвышаются над субстратом или полностью скрыты. Как правило, живут на рыхлых грунтах, насыщенных H_2S (исключение составляет только вид *Sclerolinum*, живущий в разлагающейся древесине). Имеют космополитическое распространение: фьорды, континентальные шельфы и океанские глубины 25–10 700 м; в основном в холодных глубинных водах, но также и в прибрежных водах до 18°C; один вид (*Siphonobrachia lauensis*) живёт в гидротермальных сообществах. Более 100 видов. Сходные с погонофорами трубки отмечены в нижнем кембрии.

1.5.1.1. Athecanephria

Целомодукты переднего мешкообразного целóма расположены латерально и сильно удалены друг от друга.

Siboglinum ekmani (Siboglinidae), 40–100 мм; как и у всех видов данного рода имеется только одно щупальце, оно спирально закручено и несёт два ряда пиннул; Скагеррак, Северная Атлантика, глубина 300–1 250 м. — *S. fiordicum,* примерно 80 мм; Скагеррак, Норвегия, 25–560 м (илл. 529А). — S. *poseidoni,* 64 мм, гермафродит, метилотроф; Скагеррак, обитает на глубине 300 м. — *Nereilinum murmanicum,* 105 мм; два щупальца, Баренцево море, Северная Атлантика; глубина 170–1 300 м (илл. 545А).

1.5.1.2. Thecanephria

Целомодукты переднего U-образного целóма расположены близко к медианной линии, перикард отсутствует.

Sclerolinum brattstroemi (Sclerolinidae), приблизительно 100 мм, два щупальца без пиннул; Норвегия, обитает на глубине 90–1 300 м. — *Lamellisabella zachsi* (Lamellisabellidae), 18 см; 29–31 щупальце с пиннулами, щупальца базально сросшиеся; 220 мм, Охотское море, Берингово море, на глубине 2 900–3 500 м, впервые была описана как представитель семейства полихет (!) Sabellidae. — *Spirobrachia grandis* (Spirobrachiidae), фрагменты до 80 мм; на спиральном гребне до 225 щупалец с пиннулами; Берингово море, обитают на глубине 3 250 м.

1.5.2. Obturata (Vestimentifera)

Тело состоит из обтуракулюма, щупалец или жаберных пластинок, вестиментума, туловища и опистосомы. Обтуракулюм расширен бокалообразно, при опасности закрывает трубку. Вестиментум с боковыми складками, они покрывают второй отдел тела и образуют большой воротничок вокруг основания жаберных пластинок. Туловище с массивной трофосомой, без щетинок. Опистосома служит для заякоривания в трубке, она может включать в себя до 100 сегментов. Сегменты опистосомы имеют парные целомические мешки и мезентерии; два ряда щетинок, непарный нервный ствол, предположительно без ганглиев. Жаберные филаменты несут многоклеточные пиннулы. Кровеносная и целомические системы сложно устроены. Трубки с базальной стороны закрыты, прикреплены к твёрдым субстратам. Сперматофоры маленькие. За исключением *Lamellibrachia* и *Escarpia,* обитают в зонах океанических разломов, термальных источниках. Около 10 видов.

1.5.2.1. Axonobranchia

Жаберные ламеллы расположены восходящими рядами по сторонам обтуракулюма и перпендикулярно ему; дорсальный сосуд в переднем конце расположен по оси тела.

* Сходства лишь в строении щетинок и наличие ротовых щупалец (не всегда венчика!) совершенно недостаточно для сближения погонофор с Sabellida. Гораздо более сходны крючковидные щетинки погонофор и Chaetopteridae, много у них общего и в других признаках, в частности их трубки часто практически невозможно различить: у некоторых видов *Spiochaetopterus* полупрозрачные трубки имеют правильную кольчатость, как и трубки погонофор, например изображенная на илл. 532В. Вполне возможно, что некоторые Chaetopteridae, например *Spiochaetopterus*, питаются сходно с погонофорами, образуя с ними иногда смешанные поселения, виды этого рода имеют пару длинных ротовых щупалец. Однако Chaetopteridae почему-то никогда не рассматривают как сестринскую группу (*прим. ред.*).

http://Jurassic.ru/



Илл. 546. Lobatocerebrida.
Вид сбоку, *Lobatocerebrum psammicola*. Длина: 3 мм. По Rieger (1980).

Только *Riftia pachyptila* 1,5 м длиной, диаметр 4 см; обитает в Тихом океане: Галапагосский рифт, восточная возвышенность Тихого океана, глубина обитания 2 500 м; максимальное число жаберных ламелл достигает 334 пар; это самый большой вид среди погонофор и самый большой вид среди глубоководной фауны термальных источников (илл. 529Г).

1.5.2.2. Basibranchia

Жаберные ламеллы расположены рядами вокруг основания обтуракулюма и ориентированы параллельно; в переднем конце тела спинной сосуд расположен базально.

Lamellibrachia barhami (Lamellibrachiidae), 48 см в длину и 5 мм в диаметре; обитают в холодных сипах, содержащих сульфиды, углеводороды и водород, на континентальных цоколях; Западная Пацифика, на глубине 1 100–2 000 м; 25 пар жаберных филаментов и две–четыре пары периферических покрывающих пластинок. — *L. luymesi*, 55 см; Атлантика. — *Ridgeia piscesae* (Ridgeiidae), 65 см; Тихий океан.

1.6. Lobatocerebrida

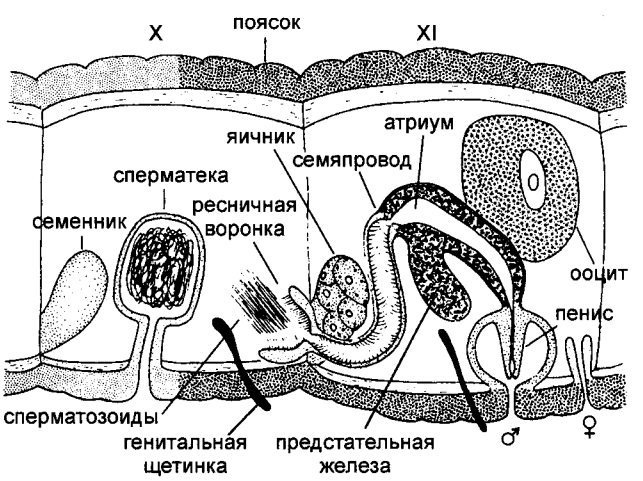
Небольшие животные, обитающие на морских песчаных или заиленных грунтах. Внешне похожи на турбеллярий (полностью покрыты ресничками, целóм отсутствует) (илл. 546). Имеется большой лопастной мозг. Гермафродиты. Филогенетический анализ признаков показал, что Lobatocerebrida, вероятно, произошли от каких-то ювенильных аннелид, в условиях интерстициали и в результате прогенеза. Мужские половые канальцы схожи с целомодуктами, они открываются ресничной воронкой в мешковидные гонады. Протонефридии парные, открываются отдельно, имеются задняя кишка и анус, рудиментарная кровеносная система. Как у аннелид и других целомических Spiralia, тело покрыто кутикулой. Ультраструктура сперматозоидов указывает на возможную близость к малощетинковым червям.

Описан только один вид: *Lobatocerebrum psammicola* (Lobatocerebridae), 4 мм; животные медленно скользят по поверхности при помощи ресничек, также как мелкие интерстициальные брюхоногие моллюски. В верхней сублиторали (1–3 м) в окрестностях морской биологической станции в Эйлате, Израиль, был найден ещё один близкий вид.

2. Clitellata, Поясковые кольчецы*

Поясковые аннелиды — более чем 8 000 видов — преимущественно пресноводные или наземные организмы; морские виды живут прежде всего на литорали. Дождевые черви являются самой известной группой среди червеобразных беспозвоночных. Наряду с большинством мелких водных видов миллиметрового размера, имеются многочисленные наземные формы, размеры которых варьируют от небольших до более 1 метра (несколько видов) в длину. Преимущественно эктопаразитами являются Hirudinea; к ним относятся так называемые медицинские пиявки, которые сосут кровь также и у людей. Среди них находится *Hirudo medicinalis*, которая долгое время в Европе имела исключительное значение для донаучной медицины.

* Wilfried Westheide, Оснабрюк.



Илл. 547. Половые органы олигохет.
Плезиопорное положение у Tubificidae: органы расположены только в двух сегментах. Вид сбоку. Рисунок изменён, по Erseus (1980).

http://jurassic.ru/

Структура, которая дала название группе, — **клителлюм (поясок)** — отчётливо выраженное возвышение участка эпидермиса, пронизанное многочисленными железами (илл. 547, 550, 553А). Поясок включает несколько расположенных друг за другом сегментов передней части тела и выглядит как кольцевой валик или седло. Поясок есть у всех без исключения Clitellata. Его функции (см. ниже) определяют особенности биологии размножения, организацию половых органов и внешний облик этих аннелид.

Строение

Форма тела поясковых червей довольно единообразна и определяется отчётливой гомономной сегментацией. Параподии отсутствуют, щетинки простые — по большей части они короткие, волосовидные или в виде штырьков (илл. 500Б); некоторые таксоны щетинок не имеют, например род *Achaeta* (Enchytraeidae), Branchiobdellida и все Euhirudinea.

Простомиум чаще всего редуцирован до маленькой лопасти без придатков или простомиум вовсе отсутствует (Branchiobdellida, Acanthobdellida). Мозг из-за маленького размера простомиума смещён назад в перистомиум и в последующие сегменты. Ганглии передних метамеров образуют вентральный подглоточный ганглий (илл. 496Б). У олигохет нервный тяж без отчётливых ганглиев. Напротив, у пиявок тела клеток нейронов объединяются по шесть и формируют чётко выраженную цепочку ганглиев (илл. 496В, 556Б, 557). Нухальные органы отсутствуют. Простые глаза в виде пигментных бокалов-оцеллей; они только иногда имеются на простомиуме. Глазки олигохет нельзя гомологизировать с глазами полихет. Часто встречаются одиночные фоторецепторы, расположенные в эпидермисе. Фоторецепторы эпидермиса имеют центральную вакуоль, окаймлённую микровиллями, совершенно так же как соответствующие клетки в глазах (фаосомы, Phaosom) (илл. 559).

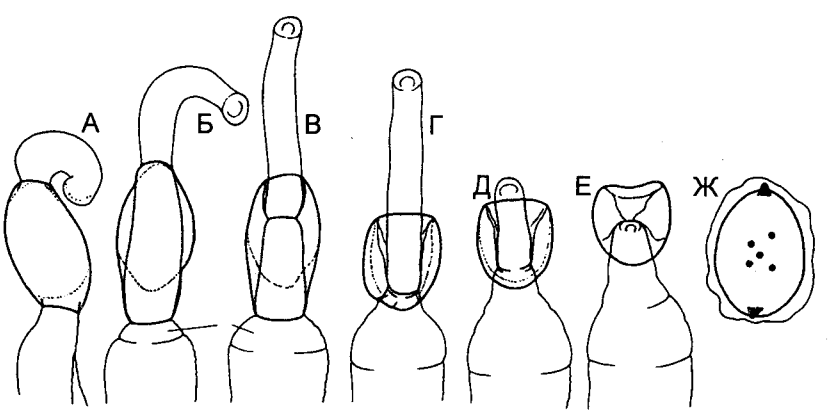
Олигохеты имеют маленький пигидиум, чаще всего без придатков, несущий анальное отверстие. У Hirudinea пигидиум вычленить невозможно, т.к. он входит в состав каудальной присоски.

В качестве **органов выделения** имеются метанефридии, которые у пиявок сильно видоизменены.

Все Clitellata — **синхронные гермафродиты**. Положение их половых органов ограничено только несколькими сегментами. Впереди расположены два сегмента с семенниками, далее следуют два сегмента с яичниками, в каждом по паре гонад (октогонадный вариант, например у Haplotaxidae).

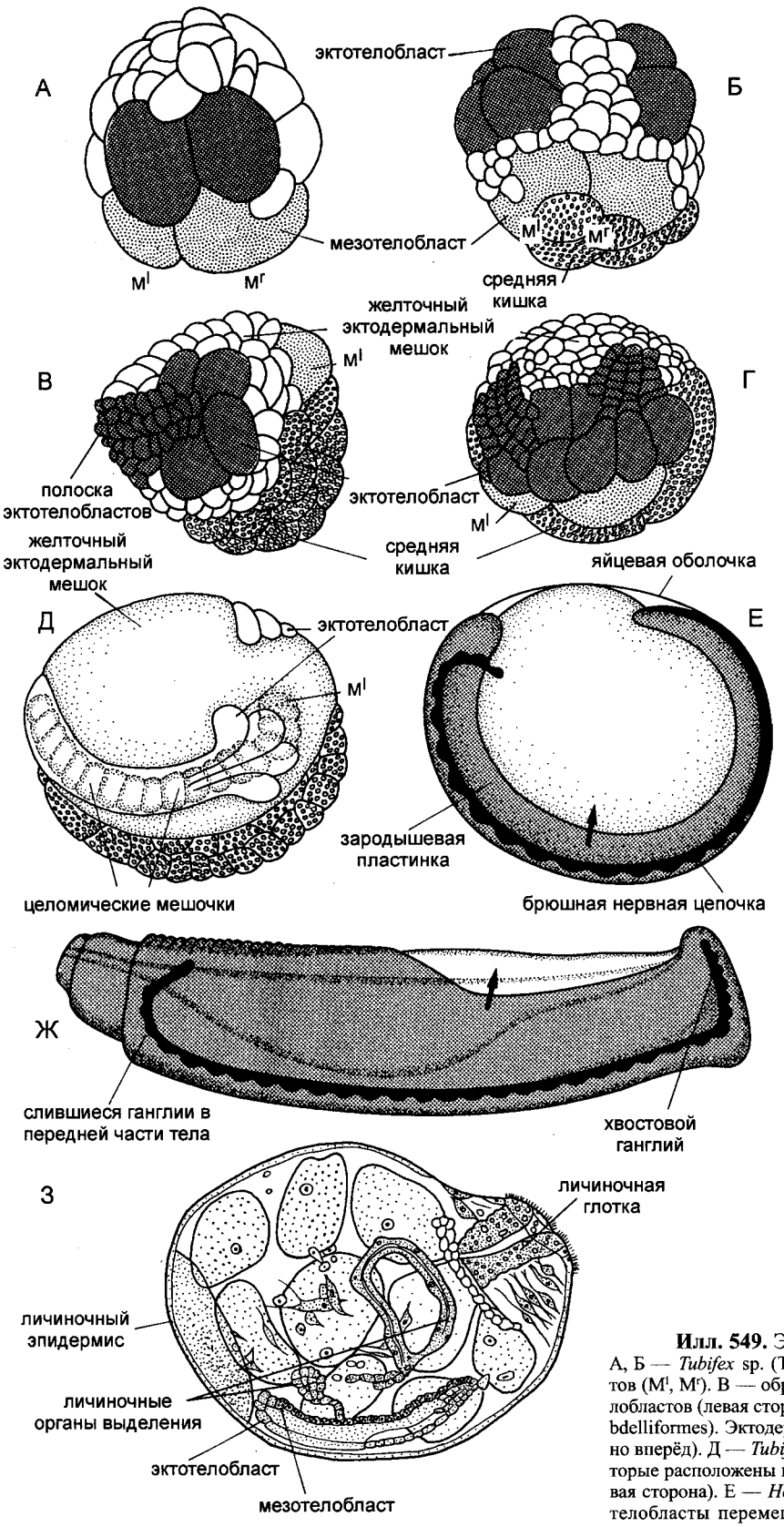
У пиявок парные семенные пузырьки в нескольких сегментах (илл. 558Б) — это вторичное преобразование: исходно единственная пара семенных мешков находится в 10-м сегменте, как это демонстрирует *Acanthobdella* (илл. 558А).

У «Oligochaeta» гаметы попадают наружу через парные **ресничные воронки** и присоединенные к ним гонодукты (семяпроводы или яйцеводы). Положение их наружных половых отверстий является очень важным таксономическим признаком. У Tubificida (илл. 547) и Haplotaxida мужские отверстия (у Tubificidae могут быть пенисы) расположены на следующем метамере от сегмента с семенным пузырьком (**плезиопорный вариант**). У Lumbriculida семяпроводы открываются в том же сегменте, где расположены семенные пузырьки (**прозопорный вариант**). У Lumbricida семенные поры отнесены далеко назад (**опистопорный вариант**) (илл. 551). У Hirudinea мужские половые выводящие канальцы перед открытием наружу объединяются в одну непарную по́ру. Эта по́ра, как правило, расположена на вентральной стороне IX сегмента. Таким же образом непарное женское половое отверстие располагается на X сегменте. Только у пиявок семенные пузырьки вторично смещены назад, за яичники (илл. 558). К женским половым органам олигохет относятся одна или более пара **сперматек** (receptacula seminis) (илл. 547, 551). Сперматеки — эпидермальные мешкообразные



Илл. 548. Откладывание кокона у Clitellata. *Erpobdella octoculata* (Hirudinea).
А — клителлюм из пояска с гладкой слизевой муфтой (тёмный отдел); под ним расположены запасающая (питательная) жидкость и яйца. Б–Д — пиявка стягивает муфту и секрет через переднюю часть тела, после чего муфта в виде кокона будет прикреплена к субстрату. Е — дополнительное формирование кокона при помощи ротовой присоски. Ж — законченный кокон, длина 3–6 мм; плоская нижняя сторона крепко прикрепляется, верхняя сторона плоскосферическая. Яйца бедны желтком, плавают в питательной жидкости. Развитие проходит через особую стадию вторичной личинки (илл. 549 З). По Westheide (1980).

http://jurassic.ru/



Илл. 549. Эмбриональное развитие клителлят.
А, Б — *Tubifex* sp. (Tubificidae). Образование экто- и мезотелобластов ($М^{l}$, $М^{r}$). В — образование четырёх полосок эктодермальных телобластов (левая сторона зародыша). Г — *Glossiphonia* sp. (Rhynchobdelliformes). Эктодермальные телобласты с обеих сторон (наклонено вперёд). Д — *Tubifex* sp., эмбрион с целомическими мешками, которые расположены под четырьмя эктодермальными полосками (левая сторона). Е — *Helobdella triserialis* (Rhynchobdelliformes). Эктотелобласты перемещаются к будущей брюшной стороне и сливаются с зародышевой пластинкой. Ж — удлинение зародыша и образование сегментов; края зародышевого листка разрастаются до боковых и спинной сторон эмбриона и закрывают там стенку тела (стрелка!). З — *Erpobdella* sp. (Pharyngobdelliformes). Вторичная личинка, с эмбриональной глоткой для потребления питательной жидкости в коконе. По Anderson (1973) и Stent и Weisblat (1982).

http://jurassic.ru/

выросты, которые служат для забора спермы другой особи. Сперматеки первично отделены от полости тела. Только у мелких олигохет избыточное количество спермы может поступать через канальцы в кишечник.

Размножение и развитие

У олигохет при копуляции две особи прижимаются брюшными сторонами друг к другу в противоположных направлениях таким образом, чтобы поясок одного животного соответствовал сперматеке другого. В результате каждая сперматека наполняется спермой другой особи (илл. 551).

У пиявок отсутствуют такого рода накопительные органы: сперматозоиды передаются (инъецируются) партнёру посредством **сперматофоров** (илл. 562) или переносятся при помощи пениса (илл. 556A) в женскую по́ру. Таким образом осуществляется **внутреннее оплодотворение**.

Строение и функция пояска таковы, что отверстия сперматек и женские половые отверстия (отверстия яйцеводов) находятся на пояске перед ним. При размножении клителлюм отделяет слизистую муфту с жидкостью под ней. Далее животное вытягивает передний конец из этой муфты, в неё откладываются яйца (илл. 548); муфта превращается в защитный кокон. У олиго́хет в муфте проходят наружное оплодотворение и полный цикл эмбрионального развития.

Эпидермис **пояска**, например у Lumbricidae, в три–четыре раза выше, чем в других частях тела. Он содержит (1) наряду с обычными эпидермальными клетками особенно много железистых клеток; (2) слизеотделяющие клетки, дающие тонкий матрикс для кокона; (3) клетки, секретирующие стенку кокона, и (4) обычно несколько типов железистых клеток, которые выделяют секрет для жидкости, в которой плавают яйца. У видов с бедными желтком яйцами этот секрет содержит много протеинов и липидов. В основании пояска располагается хорошо развитый нервный плексус.

Ход развития — характерная аутапоморфия таксона поясковых кольчецов. Раннее развитие изначально богатых желтком яиц происходит по типу спирального дробления, однако сильно модифицированного. У *Tubifex* («Oligochaeta») и *Glossiphonia* (Euhirudinea) яйца снабжены желтком. У них закладка клеток презумптивной средней кишки происходит путём эпиболии анимальных микромеров внутрь эмбриона (илл. 549). Из бластомера 2d образуются восемь больших **эктотелобластов**. Из них на каждой стороне зародыша формируются по четыре полоски, состоящие, в свою очередь, из четырёх рядов клеток (илл. 549B). Вместе с шапочкой из микромеров (провизорная или желточная эктодерома) полоски клеток формируют, прежде всего, эктодермальную оболочку зародыша. В дальнейшем они срастаются друг с другом и объединяются в одну вентральную вогнутую зародышевую пластинку, которая, разрастаясь, охватывает весь эмбрион (илл. 549E). По мере растяжения зародыша дифференцируются ганглии нервной системы, эпителий поверхности тела и щетинковые мешки. Из 4d-клеток возникают **мезотелобласты** (M^l, M^r); они формируют две мезодермальные полоски клеток внутри зародыша. Из мезодермальных клеток, как у полихет, отпочковываются типичные попарно упорядоченные целомические мешки. Ювенильные животные покидают кокон, имея внешний вид взрослых червей.

У таксонов с вторично бедными желтком яйцами, например *Lumbricus* («Oligochaeta»), *Piscicola* (Euhirudinea), внутри кокона развивается личинка (не гомологичная трохофоре!). Эта личинка имеет эмбриональную глотку, при помощи которой потребляет питательную жидкость (илл. 549 3).

Систематика

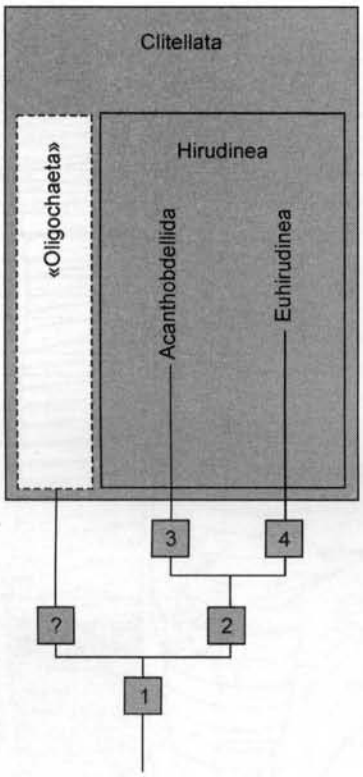
Монофилия клителлят уверенно подтверждается многочисленными признаками (поясок и образование кокона, специфический онтогенез, смещение мозга из простомиума, гермафродитизм, размещение гонад в ограниченном числе сегментов) (илл. 504, 547). Мы будем придерживаться общеупотребительного подразделения на «**Oligochaeta**» и **Hirudinea**. Однако для таксона «Oligochaeta» неизвестно никаких синапоморфий. Малощетинковые черви образуют парафилетическую группу. Какие олигохеты являются сестринской группой пиявок? Этот вопрос открыт, но чаще такой группой считают Lumbriculida.

2.1. «Oligochaeta», Малощетинковые черви

Подавляющее большинство олигохет — пресноводные или почвенные обитатели. Морские виды встречаются только среди очень мелких («микродрилидных») форм, прежде всего у Enchytraeidae и Tubificidae, которые поселяются в основном на литорали. В то время как водные таксоны распространены по всему миру, многие наземные группы олигохет, к которым относятся самые крупные («мегадрилидные») виды, имеют географически ограниченные ареалы, или широко распространены с помощью человека.

Множество пресноводно-наземных видов живут за счёт субстрата, обогащённого органическими веществами, детритом, грибами, диатомеями, бактериями и другими микроорганизмами. Многие виды питаются к тому же и частями растений на определённых этапах распада (сап-

http://Jurassic.ru/



Илл. 550. Родственные отношения внутри Clitellata. Апоморфии: [1] Поясок и образование кокона, особенности онтогенеза, смещение мозга из простомиума, гермафродитизм, размещение гонад в ограниченном числе сегментов и т.д. [?] Аутапоморфии «Oligochaeta» неизвестны, вероятно группа является парафилитической. [2] Число сегментов постоянно (32, плюс простомиум и перистомиум), щетинки только у пяти первых сегментов, задняя присоска состоит из семи сегментов, пигидиум утрачен, особые мышечные клетки, паренхимная соединительная ткань, редукция мезентериев и целомических мешков, особое строение нефридиев, слияние мужских и женских половых отверстий в одну пóру, утрата сперматек и внутреннего оплодотворения и т.д..[3] Постоянное число внешне определяемых сегментов равно 29, задняя присоска состоит только из четырёх сегментов и т. д. [4] Утрата всех щетинок; передняя присоска включает в себя четыре сегмента, целóм редуцирован до системы канальцев, семенные мешки подразделены особым образом. По Purschke, Westheide, Rohde и Brinkhurst (1993).

робионты). Таким образом, олигохеты играют важную роль в разложении высших растений. Только некоторые виды являются фильтраторами, например *Ripistes parasita* (Naididae), хищниками, например виды рода *Chaetogaster* (Naididae), «падальщиками», например некоторые Enchytraeidae, а также эктопаразитами, например немногочисленные Branchiobdellida.

Строение

Для олигохет характерен единообразный внешний вид (габитус): хорошо выраженные, чётко отделённые друг от друга, одинаковые, округлые сегменты без придатков. Число **щетинок** обычно невелико (отсюда название!) (например, у *Lumbricus terrestris* — восемь на сегмент). Форма щетинок простая — преимущественно это длинные капиллярные волосовидные щетинки или простые шиповидные (илл. 500Б), которые только немного выдаются из тела.

Первоначальным состоянием является наличие по одной паре латеро-дорсальных и латеро-вентральных щетинковых мешков на сегмент (илл. 500Б), движение которых осуществляется за счёт мышц. Однако у многих Megascolecidae каждый сегмент окружён практически полным кольцом из щетинок, их может быть от 50 до 100. **Половые щетинки** имеются у представителей различных семейств (илл. 493Г). Щетинки могут отсутствовать, например, у рода *Achaeta* (Enchytraeidae) и у Branchiobdellida.

Внутренняя сегментация также чёткая и регулярная. Мускулистые, мощные, полные диссепименты являются важным условием для роющего образа жизни и, прежде всего, для наземных форм. Также для роющего образа жизни важно иметь мускульный, заострённый, не имеющий придатков передний конец тела и мощно развитый кожно-мускульный мешок (илл. 500Б).

Для **продвижения вперёд** у Lumbricidae сокращаются сначала кольцевые мышцы (илл. 552). Благодаря чему создаётся сильное давление целомической жидкости, из-за чего тело становится твёрдым и продвигается вперёд со втянутыми щетинками. Далее, при сокращении продольных мышц этот участок с выставленными наружу щетинками сильно утолщается и закрепляется в грунте. Таким образом, утоньшение тела со сжатыми кольцевыми мышцами и утолщения с сокращёнными продольными мышцами проходят вдоль всего тела спереди назад («ретроградно») перистальтическими волнами. Каждый сегмент в определенный момент служит для закрепления в грунте вытянутого участка тела. Благодаря полным диссепиментам, целомическая полость каждого метамера является мощным независимым гидравлическим компартментом (отделом). Заострённый передний конец тела при рытье сначала продвигается в имеющееся пространство между частицами грунта, после чего это пространство увеличивается благодаря расширению первых сегментов.

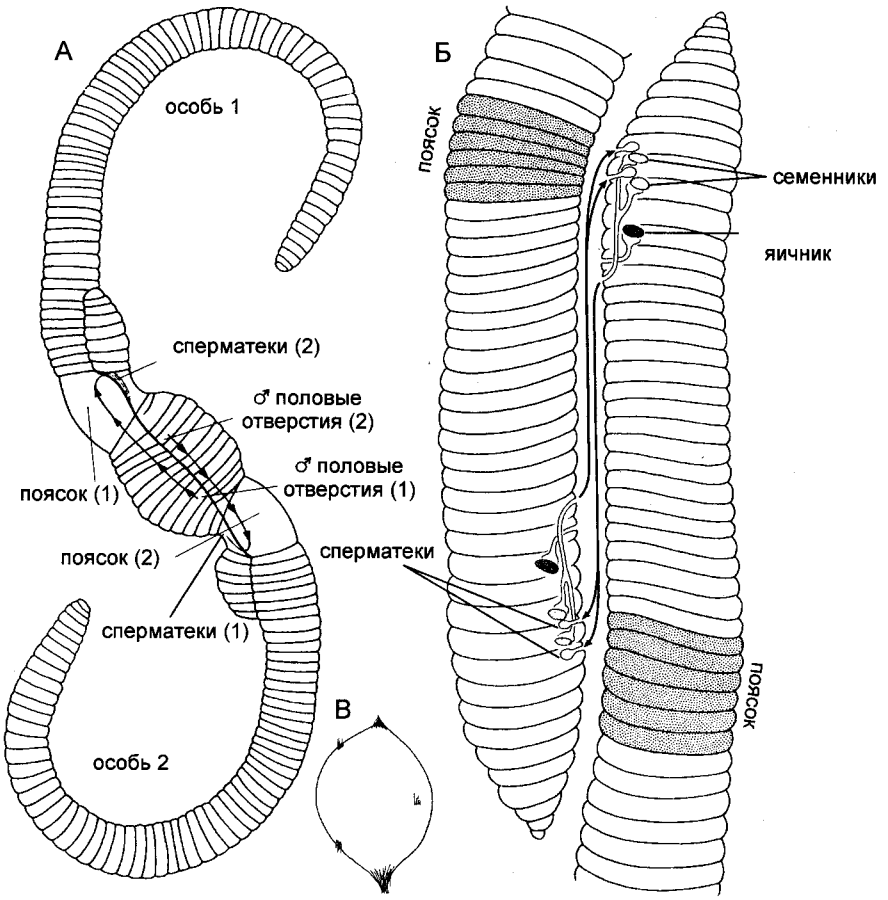
Система парафилетических «Oligochaeta» является спорной. Названные здесь таксоны включают в себя намного больше известных видов, чем перечислено.

2.1.1. Haplotaxida

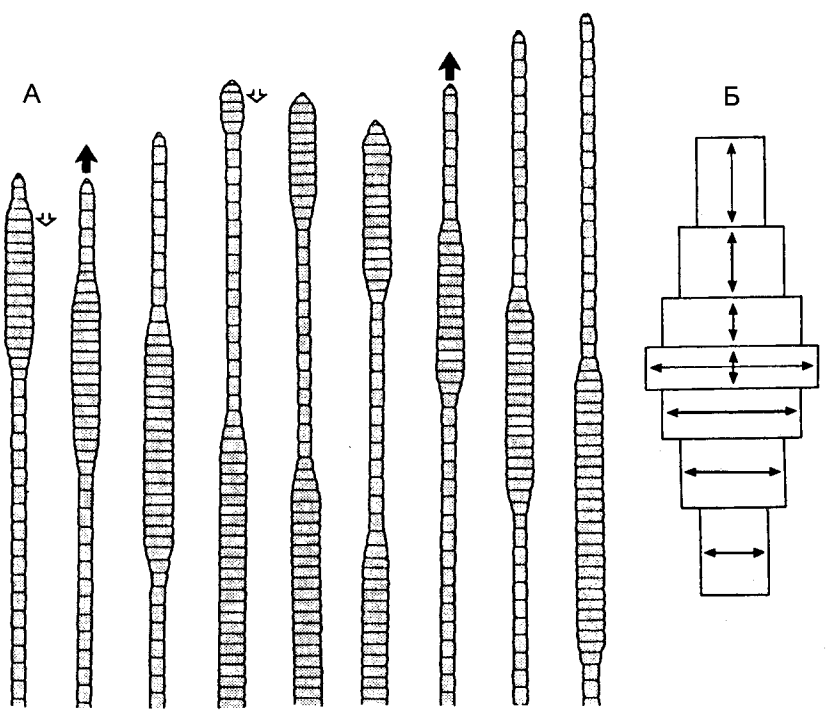
Очень мелкие, часто обитают в грунтовых водах, в древних водоёмах ледникового происхождения. Географическое распространение дискретно, много эндемичных видов. Положение пор прозопорное; чаще всего имеется по два сегмента с семенниками и яичниками (октогонадные). Вероятно парафилетические.

**Haplotaxis gordioides* (Haplotaxidae), 180–400 мм, тонкие нитевидные. Обитают прежде всего в континентальных грунтовых водах.

http://jurassic.ru/

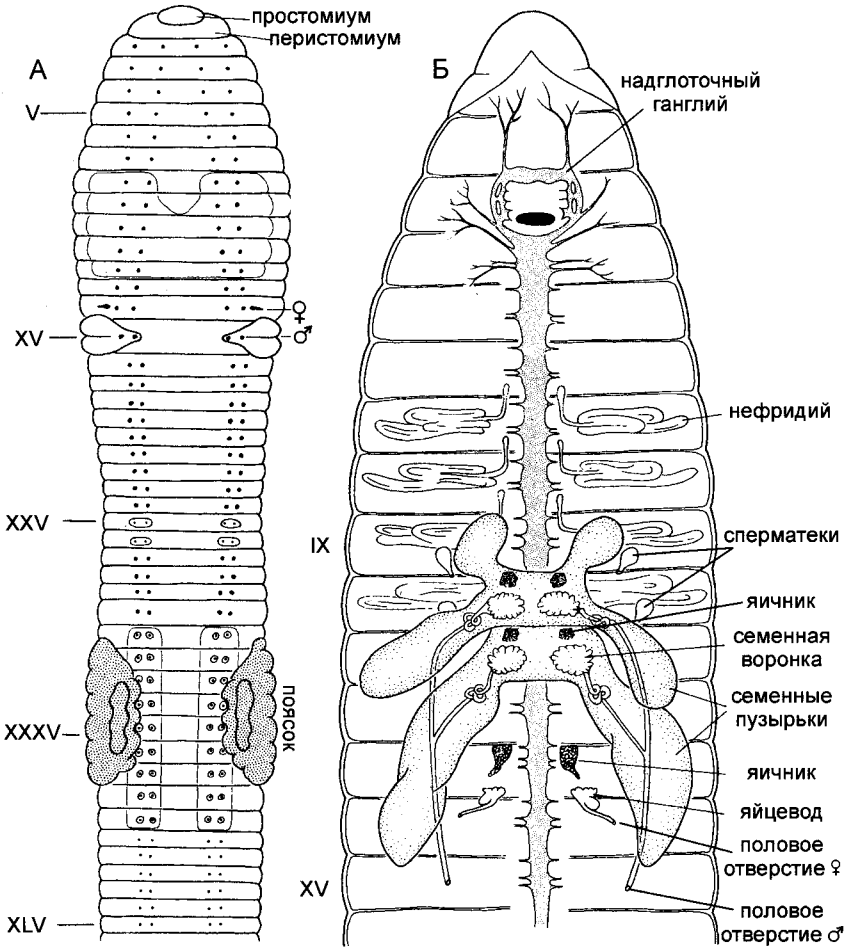


Илл. 551. Размножение Lumbricidae («Oligochaeta»).
А — половые партнёры во время копуляции; стрелки указывают путь перемещения спермы из мужского полового отверстия в сперматеку партнера. Б — схема расположения половых органов и путь спермы при копуляции. В — кокон *Lumbricus terrestris*. А — с изменениями, по Grove и Cowley (1926); Б — с изменениями, по Schaller (1962); В — по Sims и Gerard (1985).



Илл. 552. Перистальтическое движение дождевого червя («Oligochaeta», Lumbricidae).
А — стадии продвижения вперёд. Чёрная стрелка указывает направление движения, белая — направление перистальтических волн сокращений. Б — схема перистальтического движения. Вертикальные стрелки внутри сегмента показывают направление и силу сокращения продольных мышц. Горизонтальные стрелки указывают на направление и силу сжатия кольцевых мышц. Самый короткий сегмент в центре закрепляется в субстрате. А — по Gray и Lissman (1938), с изменениями; Б — рисунок изменён по Clark (1964).

http://jurassic.ru/



Илл. 553. *Lumbricus terrestris* (Lumbricidae).
А — наружное строение переднего конца с брюшной стороны. Показано положение половых отверстий и пояска. Б — внутреннее строение. Передний конец тела с дорсальной стороны, схематизировано. Пищеварительная система удалена; нефридии изображены только в четырёх сегментах. Обозначение римскими цифрами соответствует нумерации сегментов, при которой перистомиум считается первым (I) сегментом тела. А — по Sims и Gerard (1985); Б — по Sedgewick и Wilson (1913), с изменениями.

2.1.2. Enchytraeida

Этот таксон включает в себя много видов. Черви миллиметрового размера. Это преимущественно наземные виды, но также могут быть пресноводные и морские. Часто эндемики. Многие виды сапробионты, обитают в скоплениях разлагающегося растительного материала, в почвах лесов, полей и лугов. Сперматеки расположены на IV щетинконосном сегменте, семенники — на X, яичники — на XI, плезиопарное положение.

**Enchytraeus albidus* (Enchytraeidae), 35 мм; обычны на литорали морей, в фекальных кучах и грунтах пресноводных водоёмов. — **Cognettia sphagnetorum* (Enchytraeidae), 25 мм; плотность поселений может достигать 750 000 особей на 1 м^2 в кислых почвах лесов. Размножение преимущественно посредством фрагментации тела. — **Achaeta* и **Fridericia*, часто встречаются во влажной почве и других лесных почвах. — **Lumbricillus lineatus*, 15 мм; обитает на морской литорали.

2.1.3. Lumbricida, Дождевые черви

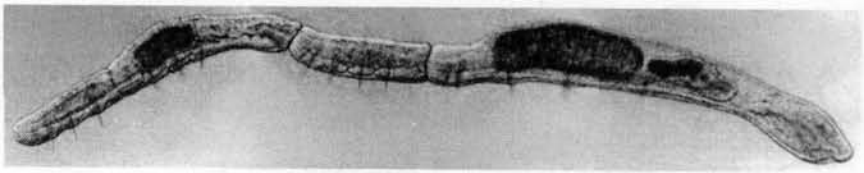
Многочисленные, преимущественно крупные виды («мегадрилиды») из 18 семейств. Самые маленькие виды *(Dichogaster* spp.) меньше 20 мм, тропические виды рода *Glossoscolex* достигают 1,2 м в длину. Обнаружен австралийский дождевой червь *Megascolides australis* (Megascolecidae) 3 м длиной, однако в последние годы обнаруживали особей не крупнее 75 см. Обитают на всех континентах, кроме Антарктиды. Только некоторые виды имеют изначально широкий географический ареал обитания, однако многие виды — антропохорные, т. е. были распространены человеком.

Опистопорные: мужские гонодукты протянуты назад через два или более сегмента от семенников.

Pheretima hupiensis (Megascolecidae), 22 см. — Центр происхождения семейства — Индо-Малайзийский регион, в настоящее время распространено по всему южному полушарию и в южных регионах северного полушария. Могут змеевидно двигаться, имеют блестящую окраску с переливами оранжевого, зелёного или голубого. Некоторые виды могут залезать на деревья и кустарники.

**Lumbricus terrestris* (Lumbricidae), обыкновенный дождевой червь (илл. 550, 553), 30 см. Распространённый вид, преимущественно в прохладных и умеренных областях. Это семейство имеет чрезвычайное экологическое значение, о котором ещё Дарвин (Darwin, 1881) писал в своей последней книге: «Образование растительного перегноя благодаря деятельности червей». Активно улучшают почву: питаются грунтом, растительными остатками, помё-

http://jurassic.ru/



Илл. 554. *Chaetogaster diastrophus* (Naididae), цепочка животных. Вид сбоку, передний конец справа. Длина около 5 мм. Оригинал R. Schmelz, Оснабрюк.

том травоядных животных — всё это черви затягивают с поверхности в норки, которые могут уходить глубоко в землю и достигать горизонта грунтовых вод. При засухе и холоде *L. terresis* компактно сворачиваются и переживают неблагоприятное время в оцепенении. В кишечнике образуются глинисто-гумусовые комплексы. Фекалии используют для обкладывания стенок ходов в грунте. Во множестве обитают в верхних слоях грунта (А-горизонт) и на поверхности почвы. Именно поэтому так велико их значение для переработки растительных остатков, образования гумуса, для перемешивания, аэрации и увлажнения почвы. Благодаря огромной биомассе (до 1000 кг/га) и высокой продуктивности, *L. terrestris* вместе с другими люмбрицидами является важным источником питания многих амфибий, ящериц, птиц и млекопитающих. — **Пищеварительная система** состоит из ротового отверстия, глотки, пищевода с зобом, мускульного желудка, средней и прямой кишки. Глотка с дорсальной стороны сильно утолщена, и при питании выворачивается наружу в виде подушечки, накрывая пищевой объект. Далее, в ходе мышечных сокращений глотки пища всасывается в кишку. Характерно наличие известковых желёз — это дивертикулы пищевода в виде ячеистых складок, обильно снабжённых кровеносными сосудами. Железы выделяют кристаллы кальцита при переизбытке Ca^{2+} в пище. Слюнные железы выделяют протеазу и слизь, которая облегчает проход пищи в желудок. В желудке пища измельчается также при помощи песчинок. — **Характерное размножение**. Наружные отверстия мужских половых органов находятся на вентральной стороне XV сегмента (илл. 550, 553). Семяпроводы начинаются в X и XI сегментах, двумя ресничными **семенными воронками**. Здесь же находятся парные семенники. Развитие и созревание сперматозоидов происходит в больших целомических мешках (семенных капсулах) с большими выпячиваниями (**семенными мешками**), вдающимися в соседние сегменты. Оба **яичника** находятся в XIII сегменте, их яйцеводы открываются в следующем сегменте. Две пары **сперматек** (receptacula seminis) являются эпидермальными карманами XI и X сегментов. У каждого животного **поясок** (XXXII–XXXVII сегмент) формирует слизистую муфту для переноса сперматозоидов (илл. 551А). Дополнительно половые партнёры прикрепляются друг к другу щетинками. Сперма взаимно проникает по наружным семенным желобкам посредством сокращений подстилающей мускулатуры в сперматеке партнера. Оплодотворение происходит только при продвижении слизевой муфты с яйцами вперёд, для сбрасывания. — Регенерация.

В окультуренных почвах доминируют виды: **Allolobophora chlorotica*, **Aporrectodea caliginosa* и **A. longa*. — **Eisenia fetida*, навозный червь, 130 мм, легко разводится. Этот червь используют как тест-организм для экотоксикологических исследований и производства компоста.

2.1.4. Lumbriculida

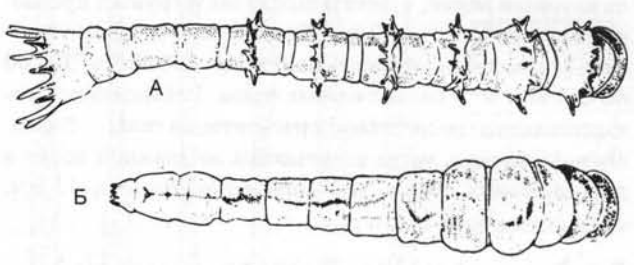
Мелкие, преимущественно водные; распространены в Голарктике. Половина известных видов — эндемики оз. Байкал. Прозопорные; два сегмента с семенниками и один–два сегмента с яичниками.

**Lumbriculus variegatus* (Lumbriculidae), 80 мм в длину. Непрозрачный, тёмно-красный, с зеленоватым оттенком, переливающийся. Обитает в водоёмах со стоячей водой в илу или между растениями. Регулярно происходит бесполое размножение путём поперечного деления, без образования цепочек (архитомия). — **Stylodrilus heringianus* (Lumbriculidae), в длину 40 мм; обитает в песчаных осадках проточных водоёмов. Имеет парные невтяжные копулятивные органы.

2.1.5. Branchiobdellida

Около 150 видов специализированных олигохет (0,3–10 мм), обитающих на поверхности тела или на жабрах пресноводных десятиногих раков. Живут в Европе, Азии, Северной и Центральной Америке. Только некоторые виды являются паразитами, в основном они питаются микроводорослями и небольшими животными, которых находят на поверхности своего хозяина. Постоянное число сегментов (15), из которых четыре передних образуют голову, а последний превращён в прикрепительный диск (илл. 555). Прикрепление также возможно секретом желёз, находящихся в головном отделе на вентральной стороне. Сегменты I–X разделены на два вторичных кольца. Щетинки отсутствуют. Мускулистая глотка с двумя мощными челюстями, дорсальной и вентральной. В составе гермафродитной половой системы две пары семенников, один пенис и одна сперматека.

**Branchiobdella parasita* (Branchiobdellidae), 10 мм; живёт на речных раках.



Илл. 555. Branchiobdellida. *Cirrodrilus megalodentatus* (А) — обитает в жаберных полостях, *C. cirratus* (Б) — живёт на поверхности пресноводных раков *Cambaroides japonicus* (Япония). Длина 2–3 мм. По Yamaguchi (1934) из Grassé (1959).

http://jurassic.ru/

2.1.6. Tubificida

В основном это очень маленькие черви, обитающие в пресной и морской воде. Распространены всемирно. Плезиопорные (илл. 547).

**Stylaria lacustris* (Naididae), 10 мм. Совершенно прозрачные животные. Простомиум несёт длинное непарное щупальце. Обитают в основном в озёрах и прудах в зоне водной растительности, питаются водорослями, обрастающими высшие водные растения. Бесполое размножение происходит путём паратомии, образуются цепочки животных. — **Chaetogaster limnaei limnaei* (Naididae), 5 мм. Обитают на пресноводных лёгочных моллюсках, также могут жить в мантийной полости. Питаются кладоцерами, коловратками, трематодами-церкариями. — **C. diastrophus,* 5 мм, обитают во всех типах водоёмов (илл. 554). — **Nais elinguis* (Naididae), 10 мм. — **Tubifex tubifex* (Tubificidae; семейство богато пресноводными и морскими видами), 80 мм; обитают также в грунте сильно загрязнённых водоёмов, бедных кислородом водоёмах, в вертикальных ходах, из которых высовываются извивающиеся задние концы тела. Поглощают осадок. — **Limnodrilus hoffmeisteri* (Tubificidae), 50 мм; доминируют на богатых детритом грунтах. — **Tubificoides benedeni* (Tubificidae), 50 мм; живёт на илистых грунтах побережья Северного моря. — *Inanidrilus leukodermatus* (Tubificidae), 20 мм; обитают на морской литорали в грунте, богатом сероводородом («тиобиос»); Бермуды. Не имеют ротового отверстия и кишечника, живут в симбиозе с хемоавтотрофными бактериями.

2.2. Hirudinea, Пиявки

Первично эктопаразитические пиявки преимущественно пресноводные животные. Только порядка около одной пятой всего разнообразия пиявок, что составляет около 300 видов, связаны с солоноватыми водами и морем. Наземные пиявки обитают, прежде всего, в тропических лесах (илл. 565). *Haementeria ghilianii* (50 см в длину) является самым большим видом. Самый известный вид — медицинская пиявка *Hirudo medicinalis.*

Строение

Внешняя форма и анатомия пиявок связаны с типом движения животных и способностью сильно сокращать тело. Также форма тела легко объяснима с точки зрения эктопаразитического образа жизни. Число **сегментов** постоянно и равно 32. Только у *Acanthobdella* 29 сегментов. Это постоянное число подтверждается тем, что задняя присоска возникла из нескольких сегментов (см. ниже), в реузультате чего образование новых сегментов в каудальной зоне роста далее невозможно. Сегментация тела отчётливо выражается в анатомии, а во внешнем строении, напротив, никак не видна. Тонкие кольца (2–14 на сегмент) разделяют поверхность тела на много складок, вместе напоминающих гармонику. Эта складчатость изменчива от вида к виду, однако в пределах одного и того же вида постоянна: **кольчатость вторичная**. Поясок различим только в период размножения на X–XII сегментах.

Кольца несут упорядоченно расположенные в один ряд сенсиллы, на одном из центральных колец они особенно крупные. Эти крупные сенсиллы играют роль хемо- и фоторецепторов. По всему телу также расположены одиночные **фоторецепторные клетки** (фаосомы). На передних кольцах расположены парные пигментные бокальчики — глазки (оцелли) (илл. 556, 558).

У *Acanthobdella* на пяти передних сегментах имеются **щетинки** (илл. 563); все остальные пиявки щетинок не имеют.

Все пиявки (исключение *Acanthobdella)* имеют одну переднюю и одну заднюю присоски в виде мускулистых железистых прикрепительных дисков. Передняя присоска образована из остатка простомиума, перистомиума и четырёх сегментов. С вентральной стороны присоска образует углубление с ротовым отверстием на дне. Последние семь сегментов образуют заднюю присоску. С помощью присосок пиявки прикрепляются к животному-хозяину, а также передвигаются характерным способом — «**пиявочным шагом**».

Передняя и задняя присоски попеременно приподнимаются и прикрепляются, в то время как всё тело при помощи сокращения кольцевой мускулатуры сильно вытягивается и вслед за этим сильно укорачивается, сокращая продольную мускулатуру (илл. 560).

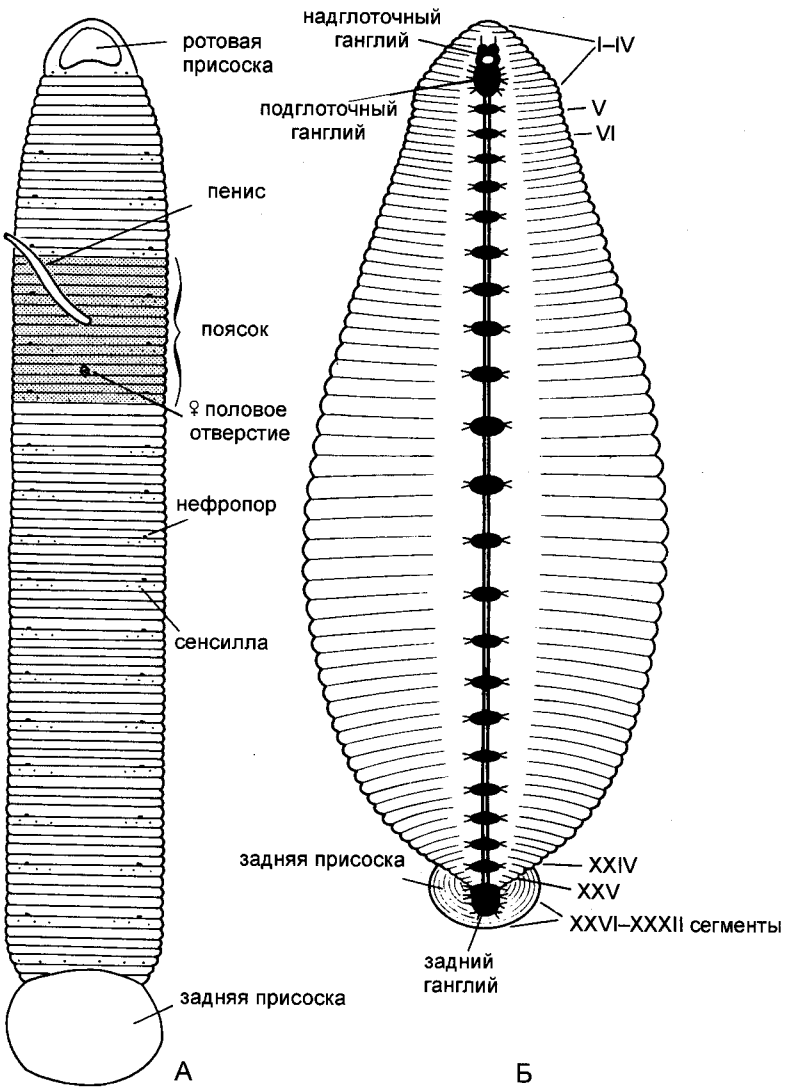
Между внешними, преимущественно кольцевыми **мышцами** и мощными внутренними продольными мышцами лежит двойной слой диагональных мышц, чьи фибриллы перекрещиваются друг с другом под прямым углом (илл. 557).

Мышцы обеспечивают сокращение и вытягивание тела. Кроме того, благодаря оказываемому ими давлению на жидкость в целомических каналах (см. ниже), пиявки могут крепко присасываться. Они могут, стоя прямо на задней присоске и раскачиваясь, осуществлять поисковые движения передним концом тела; при этом передний конец тела становится твёрдым (илл. 560Б).

Хорошо развитая система дорсо-вентральных мышц позволяет лентовидно уплощать всё тело.

Когда одновременно в разных отделах ритмично сокращаются спинные продольные мышцы, а вентральные мышцы при этом расслабляются, и, наоборот, по телу спереди назад проходят синусоидальные волны пиявка быстро плывёт (илл. 560В,Г). В воде, бедной кислородом, такого же типа ундуляции при прикреплённой передней или задней присоске служат дыхательными движениями.

http://Jurassic.ru/

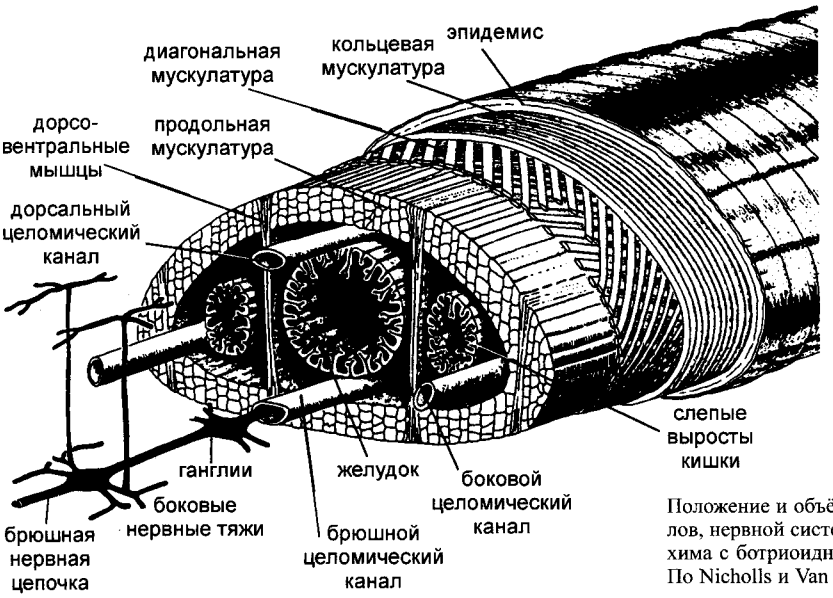


Илл. 556. Организация Hirudinea.
А — *Haemopis sanguisuga* (гнатобделлидная форма). Вентральная сторона, пенис выпячен. Б — *Haementeria ghilianii* (ринхобделлидная форма). Нервная система. Цифры обозначают номер сегмента (три вторичных кольца на одном сегменте). А — по Mann (1954); Б — по Stent и Weisblat (1982).

Для пиявок из-за их особенного типа локомоции, очевидно, становится функционально неоправданым целомическое строение аннелидного типа. **Целомические мешки** ещё закладываются посегментно в эмбриогенезе, однако после исчезновения диссепиментов они сужаются до разветвлённой системы продольных и поперечных канальцев. Эти паренхимообразные каналы окружены хлорагогенными клетками [у пиявок их называют ботриоидными (выделение, запасание)], обширной соединительной тканью и особенно мышцами (илл. 500В,Г). Только у *Acanthobdella* (илл. 558А) целóм ещё обширный и разделяется неполными септами. У Rhynchobdellidae тело продольно пронизано двумя боковыми, одним вентральным и одним дорсальным целомическими каналами, между ними расположены остатки целóма и поперечно проходят связующие каналы. Все в целом они функционируют как вторичная кровеносная система. Наряду с этим у *Acanthobdella* и Rhynchobdellidae ещё имеется первичная кровеносная система (илл. 500В,Г). Она состоит в основном из дорсального и вентрального продольных сосудов, и на концах тела имеются поперечные соединения между ними. У гнатобделлидных и фарингобделлидных форм имеет место ещё более глубокая дифференциация вторичной кровеносной системы, имеются тонкие капилляры, которые подходят к поверхности тела (дыхание). В такой ситуации **первичная кровеносная система** становится излишней и полностью редуцируется. Её функции берёт на себя **вторичная кровеносная система**. Отдельные участки — прежде всего боковые каналы — сокращаются за счёт окружающих мышц. Эти участки также ответственны за циркуляцию целомической жидкости. Пиявки в качестве дыхательного пигмента имеют гемоглобин.

Выделительными органами являются метанефридии, которые расположены посегментно (10–17 пар). Они начинаются в целомических полостях одной или многими ресничными воронками.

http://Jurassic.ru/



Илл. 557. *Hirudo medicinalis* (Euhirudinea). Положение и объём кожно-мускульного мешка, целомических каналов, нервной системы. Между этими органами располагается паренхима с ботриоидной тканью, на рисунке паренхима не отображена. По Nicholls и Van Essen (1974).

Воронки большинства видов не связаны с длинными извилистыми нефридиальными каналами, а находятся в шарообразной нефридиальной капсуле, в которой целóм преобразован; воронка может отсутствовать.

Только некоторые пиявки имеют специфические **органы дыхания**. Это могут быть тонкостенные выпячивания целомических каналов (например, *Piscicola geometra*) или посегментно расположенные жаберные придатки (например, *Branchellion torpedinis*).

Разнообразное питание отражается на организации **пищеварительной системы**. Строение передней кишки является важным признаком для систематики. Acanthobdellida и Rhynchobdelliformes являются эктопаразитами, их глотка представляет собой мускульную трубку (илл. 501Д). У Rhynchobdellida глотка пробуравливает кожу животного-хозяина, как **стилет**. Виды Pharyngobdelliformes ведут хищнический образ жизни, питаются мелкими беспозвоночными. У этих пиявок длинная невыдвижная мускулистая глотка, которой они проглатывают и разминают жертву. Гнатобделлидные формы, среди которых много тропических наземных пиявок, сосут кровь. Их короткая крепкая сосущая глотка имеет в ротовой полости три полулинзовидные мускульные челюсти (илл. 561), на дистальной части которых один или два ряда кутикулярных зубчиков. Челюсти пропиливают кожу позвоночных животных, и слюнной секрет в вводится треугольную ранку (см.ниже).

Все паразитические виды снабжены слепыми выростами желудка (илл. 561А), в которых может храниться продолжительное время жидкая пища (у *Hirudo medicinalis* до десяти масс своего тела), т.к. разложению пищи препятствуют симбиотические бактерии, выделяющие антибиотики. Также после истощения запасов эти пиявки могут ещё долго голодать. Так *Glossiphonia complanata* может оставаться без пищи более десяти месяцев, *Hirudo medicinalis* — около 24 месяцев.

Анус из-за задней присоски смещён на дорсальную сторону конца тела.

Систематика

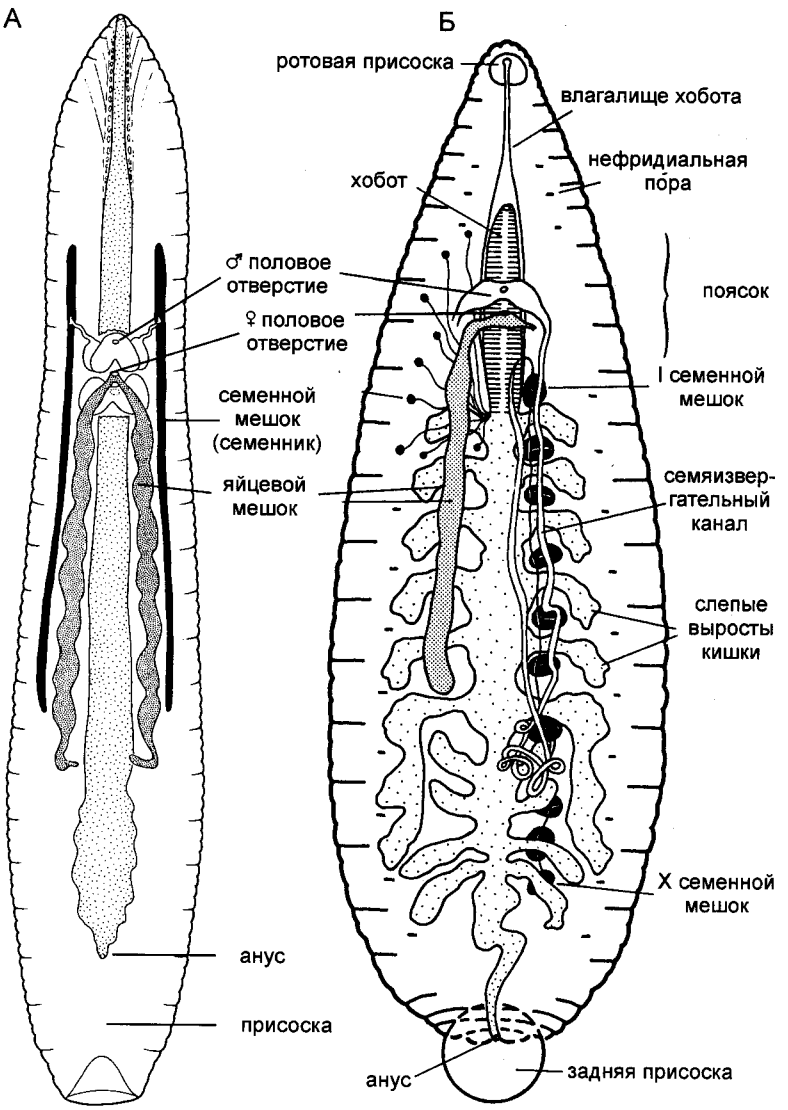
Монофилетическое происхождение Hirudinea однозначно и подтверждается многочисленными аутапоморфиями, в том числе отсутствием пигидия, специфической циркомиарной формой мышечных клеток (илл. 495), сильно развитыми диагональными мышцами в кожно-мускульном мешке (илл. 557), наличием паренхимной соединительной ткани, капсуловидными брюшными ганглиями, преобразованием целóма, особой структурой нефридиев, непарными половыми отверстиями, утратой сперматек, внутренним оплодотворением и особым типом движения (илл. 547).

Оба субтаксона Hirudinea также монофилетичны. Благодаря ряду первичных признаков (см. ниже), **Acanthobdellida** наиболее близки к исходной форме. Среди пиявок, не имеющих щетинок (**Euhirudinea**), ринхобделлидные формы составляют сестринскую группу бесхоботным (гнатобделлидные и фарингобделлидные формы). Все три названных выше таксона легко различить по строению глотки.

2.2.1. Acanthobdellida, Щетинконосные пиявки

Прикрепительный диск имеется только на заднем конце тела и состоит из четырёх сегментов. При-

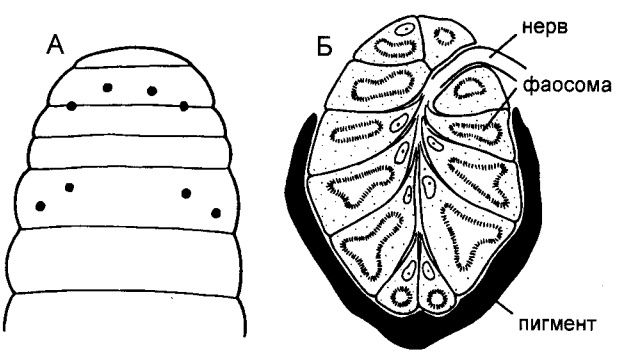
http://jurassic.ru/



Илл. 558. Организация Hirudinea.
А — *Acanthobdella peledina* (Acanthobdellida). Пищеварительная и половая системы. Б — *Clossiphonia complanata* (Euhirudinea, Rhynchobdelliformes). Пищеварительная и половая системы. А — по Purschke, Westheide, Rohde и Brinkhurst (1993); Б — по Harding и Moore (1927).

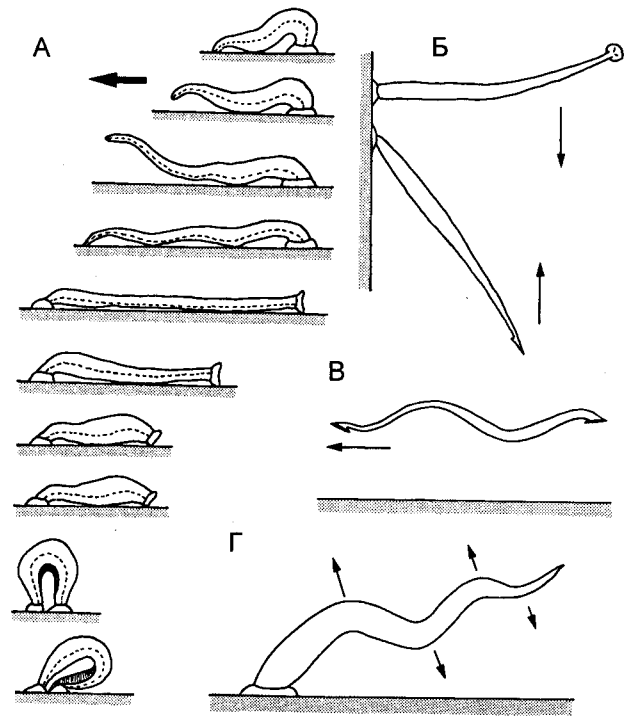
крепительными приспособлениями на переднем конце тела являются 40 крючковидных щетинок на пяти передних сегментах. Щетинки окружают ротовое отверстие с вентральной стороны (илл. 563). Целóм хорошо развит (илл. 558А); имеются диссепименты, но неполные; мезентерии на большом протяжении отсутствуют; хорошо дифференцированная первичная кровеносная система. Имеется по паре яичников и семенников, которые протянуты через несколько сегментов. Также есть пара семявыводящих воронок с протоком и одним семенным мешком, откуда сперматозоиды выводятся в атриум и далее и через непарную пору на X сегменте наружу (илл. 558А). Непарное женское половое отверстие находится на XI сегменте.

Вероятно, единственный вид *Acanthobdella peledina*, 15 мм. Тело на поперечном срезе округлое, 29 сегментов, каждый сегмент подразделён на четыре вторичных кольца. Живут в пресных водах, паразитируют прежде всего на Salmonidae (Северная Скандинавия, Россия, Аляска).



Илл. 559. *Erpobdella octoculata* (Euhirudinea). Глаза.
А — расположение четырёх пар глаз на переднем конце тела. Б — продольный срез через глаз с открытым пигментным бокалом и 24–35 фоторецепторными клетками с фаосомой (рабдомерная мембрана вогнута внутрь). По Moore (1927) и Hansen (1962) из Sawyer (1986).

https://jurassic.ru/



Илл. 560. Типы движения Hirudinea.
А — «пиявочный шаг» (*Hirudo medicinalis*). Б — свободное положение и поисковые движения с вытянутым телом (*Piscicola geometra*). В — плавательные движения (*P. geometra*). Г — волнообразные дыхательные движения (*Erpobdella octoculata*). По Herter (1968).

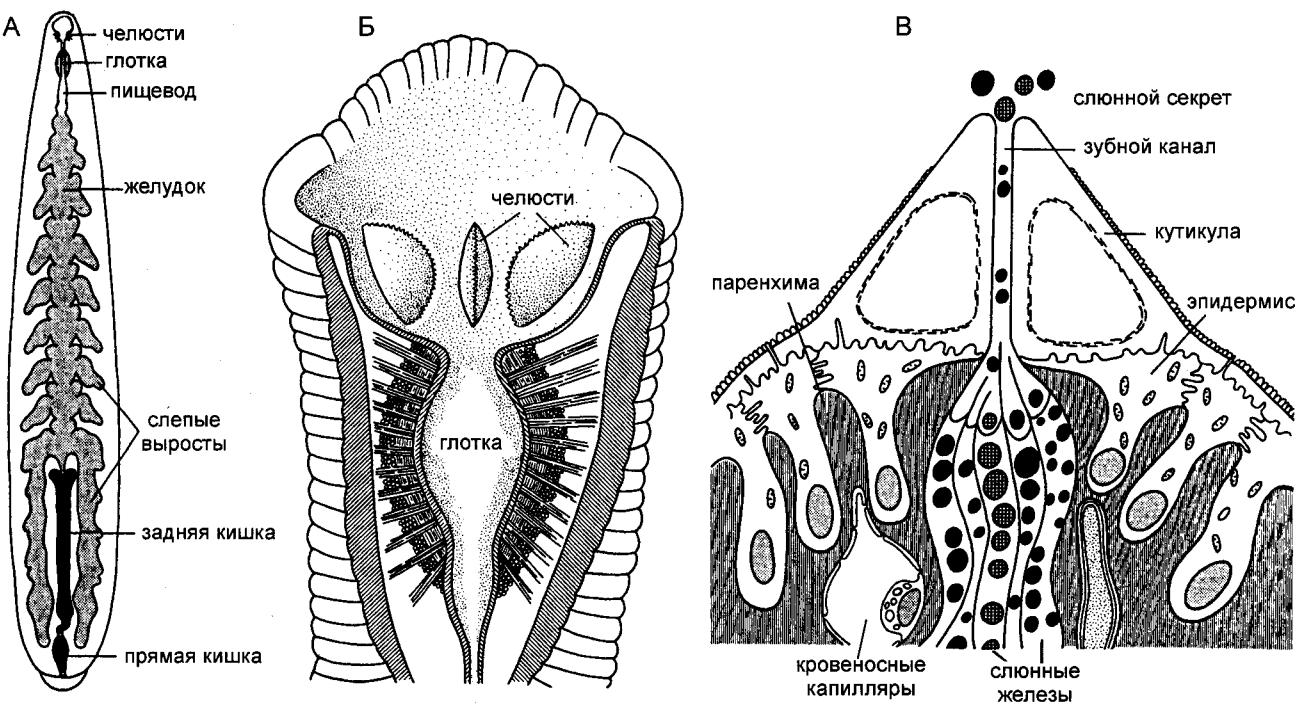
2.2.2. Euhirudinea, Настоящие пиявки

Имеются передняя и задняя присоски. Щетинки отсутствуют. Целóм преобразован в проходящую через всё тело систему каналов. Половые отверстия находятся на IX (мужское) и X (женское) сегментах.

Rhynchobdelliformes, Хоботные пиявки

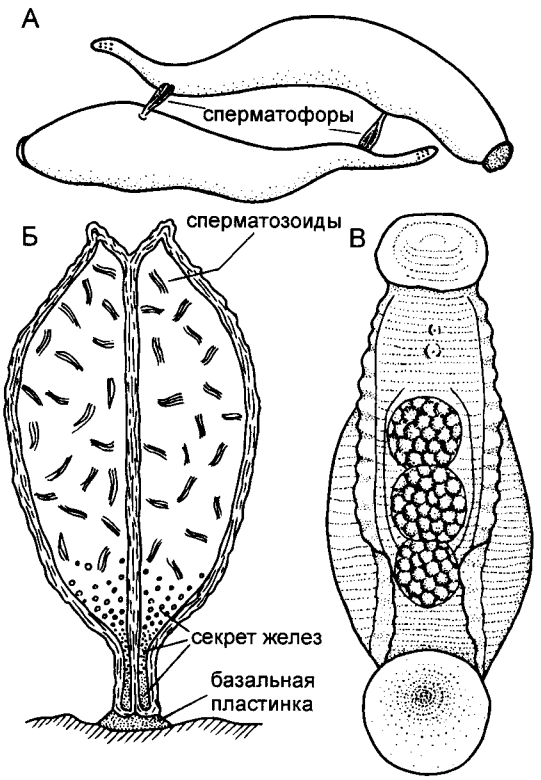
Ещё имеется первичная кровеносная система. Передняя кишка включает в себя длинный, мускулистый легко выворачиваемый хобот.

* *Glossiphonia complanata*, «улитковая пиявка» (Glossiphoniidae), 30 мм. Имеется десять пар сегментарно расположенных семенных мешков. Они соединены короткими каналами с двумя семяпроводами, идущими к двум семенным пузырям, и далее в два широких мускулистых железистых семяизвергательных канала. Здесь формируются сдвоенные сперматофоры, которые в дальнейшем инъецируются при спаривании обоюдно в полового партнёра через кожу: **прямая передача сперматофора** (илл. 558, 562А,Б). Женские гонады лежат в одной паре крупных яйцевых мешков. *Glossiphonia* заботится о потомстве: после откладки яиц сначала покрывает кокон брюшной стороной (илл. 562Б); позже молодые животные прикрепляются задней присоской к матери, и далее она их носит на себе. Ведут хищнический или паразитический образ жизни, преимущественно питаются пресноводными брюхоногими и двустворчатыми моллюсками. Не имеют способности плавать. — **Theromyzon tessulatum* (Glossiphoniidae), утиные пиявки, 50 мм. Временный паразит, обитает в носу, ротовой полости, глотке и трахеях водных птиц. Необходимо,



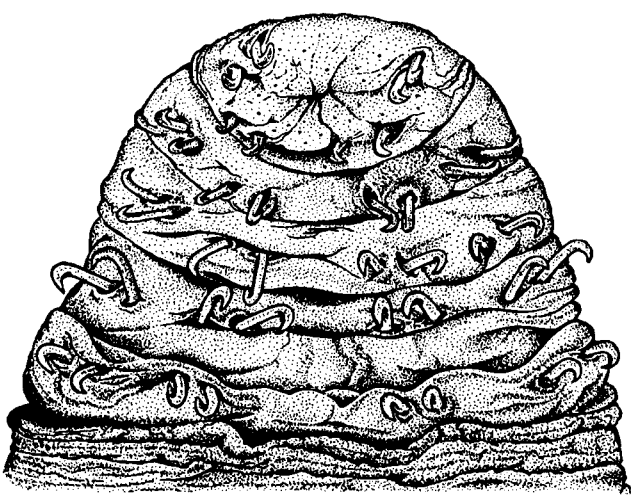
Илл. 561. *Hirudo medicinalis.*
А — пищеварительная система. Б — передний конец, открыт вместе с передней присоской, ротовым отверстием, челюстями и сосущей глоткой. В — схема тонкого строения внешнего части челюстного отдела с выводящим каналом слюнного секрета, проходящим внутри челюсти. А, Б — по различным авторам; В — по Damas (1972).

http://jurassic.ru/

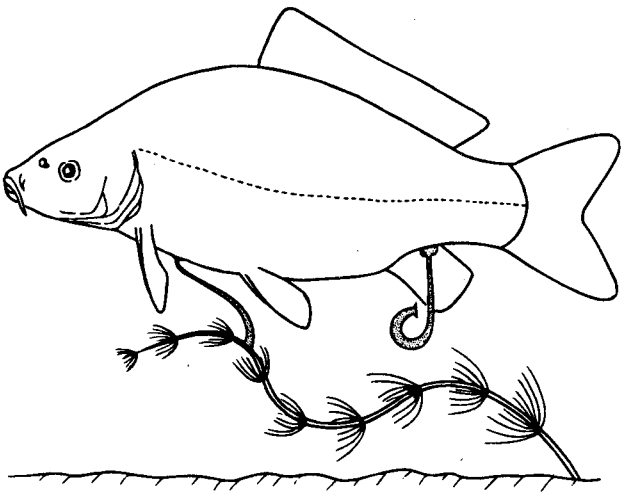


Илл. 562. Размножение пиявок.
А, Б — *Glossiphonia complanata.* А — копуляция обоюдным проникновением удвоенных сперматофоров. Б — схема продольного среза удвоенного сперматофора на поверхности тела полового партнера. В базальной части сперматофора выделяется литический секрет желёз, который растворяет стенку тела партнера таким образом, чтобы можно было передать спермии. В — *Theromyzon tessulatum.* Вид с вентральной стороны, имеется три кокона с яйцами. А — по Brumpt (1900); Б — по Damas (1968); В — по Herter (1968).

чтобы до момента размножения трижды произошло насыщение кровью с последующим отчётливым прибавлением в весе. — *Haementeria ghilianii* (Glossiphoniidae) (илл. 556Б), около 50 см и 80 г, является самой большой пиявкой, обитает в районе Амазонки. Питается кровью позвоночных животных, несколько пиявок могут убить, например, корову. Свёртывание крови животного предотвращает протеаза **гементин**, которая напрямую снижает уровень фибрина и фибриногена (сравните с *Hirudo medicinalis*). — **Piscicola geometra,* рыбья пиявка (Piscicolidae) (илл. 564), 70 мм. Цилиндрическая, с чётко выделенными присосками. Временно может находиться на пресноводных рыбах; случайно была обнаружена в Балтийском море. За 48 часов высасывает около 150 мм^3 крови. Является вредителем рыб, часто приводит к их гибели, поэтому имеет важное негативное хозяйственное значение. Сперматофор прикрепляется к определённой части тела, area copulatrix, откуда сперматозоиды по специальному пути в соединительной ткани достигают яичников. Рыбья пиявка может физиологически изменять цвет тела. Имеется четыре типа хроматофоров с белым, желтоватым, коричневатым и чёрным пигментами. — **Branchellion torpedinis* (Piscicolidae), 50 мм. Живут на морских скатах в Северной Атлантике, Средиземном море, Северном море. Встречается редко. Имеет листовидные жаберные придатки.



Илл. 563. *Acanthobdella peledina* (Acanthobdellida).
Передний конец тела, вентральная сторона, имеются щетинки на пяти первых сегментах тела. Оригинал по результатам СЭМ, B. Rohde, Оснабрюк.



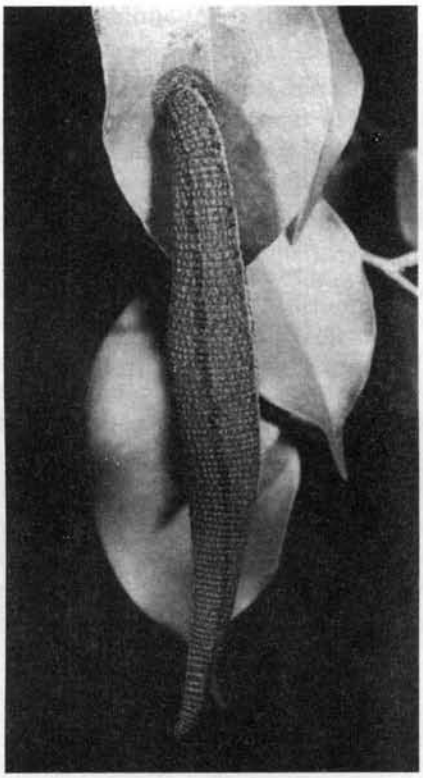
Илл. 564. *Piscicola geometra* (Rhynchobdelliformes).
Рыбья пиявка прячется в водных растениях. Паразиты активизируются от тени или от движения рыбы, после чего прикрепляются передней присоской к любой части тела рыбы. По Herter (1937).

Gnathobdelliformes, Челюстные пиявки

Первичная кровеносная система отсутствует. Глотка снабжена мускульными челюстями с кутикулярными зубчиками. Прямой перенос спермы при помощи пениса.

**Hirudo medicinalis,* Медицинская пиявка. (Hirudinidae) (илл. 561), 150 мм; питается кровью прежде всего млекопитающих. Пиявку используют в медицине для кровопусканий. Особенно много её отлавливали, разводили и применяли в XIX веке в Европе. Только во Франции в 1829 г. было использовано 44,6 млн. медицинских пиявок. Гирудотерапия (противосвёртывающее, противотромботическое, кровоочищающее, понижающее кровяное давление, противовоспалительное действие) основана на заборе кро-

http://Jurassic.ru/



Илл. 565. *Haemadipsa* sp. (Gnathobdelliformes).
Тропическая наземная пиявка, прячется в растениях, прикреплена задней присоской. Оригинал W. Mangerich, Оснабрюк.

ви (одна пиявка поглощает примерно 15 см^3 крови, около 50 см^3 дополнительно вытекает из ранки) и на особенностях слюнного секрета, который выделяется из вершинок челюстей в ранку при укусе. Другие вещества слюны пиявки локально анестезируют, не расширяют сосуды, повышают проницаемость кожи (гиалуронидаза) и препятствуют свёртыванию крови. За последнее отвечает гирудин, неферментный полипептид, который специфически блокирует связывание тромбина с субстратом. *Hirudo* применяют и сегодня, например в пластической хирургии. В Германии этот вид практически исчез. — **Haemopis sanguisuga,* большая ложноконская пиявка (Hirudinidae), 100 мм. Хищник; питается икрой амфибий и рыб, моллюсками, артроподами и прежде всего дождевыми червями. Обитает во влажной береговой зоне выше уровня воды. Перенос спермы осуществляется при помощи длинного **пениса** (илл. 556A) непосредственно в женскую пору. — *Haemadipsa zeylanica* (Haemadipsidae), в длину несколько сантиметров (илл. 565); широко распространённая наземная пиявка, обитает в тропической Азии, Австралии и Океании. Живёт во влажной лесной подстилке. Эта пиявка пользуется дурной славой, так как будто бы она часто в массе поражает домашний скот и людей, внося **вторичную инфекцию** через ранку от укуса, что приводит к увечьям и смерти. Является переносчиком трипаносом. — **Xerobdella lecomtei* (Xerobdellidae), 40 мм. Единственная наземная пиявка в Средней Европе (Альпы); ведёт хищнический образ жизни.

Pharyngobdelliformes, Глоточные пиявки

Первичная кровеносная система отсутствует. Имеется длинная невыдвижная глотка.

**Erpobdella octoculata,* малая ложноконская пиявка (Erpobdellidae), 60 мм. Зачастую это акклиматизированные пиявки, обитают в загрязнённых водоёмах (илл. 548). Хищник, питается личинками насекомых, олигохетами Tubificidae, небольшими особями того же вида. Иньекция сперматофора происходит на определённом участке тела.

http://jurassic.ru/

Arthropoda, Членистоногие

Членистоногие в своей эволюции далеко ушли от аннелид, своей предполагаемой сестринской группы. Arthropoda — самый многочисленный таксон: более одного миллиона его видов составляют около 3/4 всех видов животных. Согласно последним оценкам в состав только насекомых могут входить до 30 млн. видов! Членистоногие населяют все типы местообитаний, в том числе и воздушную среду. К артроподам относятся такие разнообразные формы, как, например, клещи, размером в доли миллиметра, и исполины, например, омар (*Homarus gammarus*) длиной 60 см, или японский гигантский краб (*Macrocheira kaempferi*) с длиной тела 45 см и размахом ног почти 4 м. Длина тела вымерших форм доходила до 1,8 м (†Eurypterida). Входящие в состав артропод общественные насекомые (Isoptera и Hymenoptera) достигли вершины эволюции беспозвоночных животных.

Таксон Arthropoda характеризуется рядом чётко выделяющихся признаков (аутапоморфий).

(1) Важнейшим и решающим для эволюции таксона новоприобретением является **кутикула**, состоящая из **α-хитина** и **белков** и обновляемая при регулярных линьках. Аминокислотный состав этих белков очень сходен у всех групп членистоногих и отличается от такового аннелид, кутикула которых, за исключением щетинок, не содержит хитина. Кутикула, состоящая из белков и хитина, исходно представляет собой тонкую (несколько мкм) и довольно мягкую сплошную оболочку, как у Onychophora; продвинутая кутикула Euarthropoda — скелет из пластинок с более твёрдыми и толстыми склеритами и гибкими промежуточными участками («рыцарские доспехи»).

Хитин — это содержащий азот линейный полисахарид — N-ацетилглюкозамин с 1,4 β-гликозидными связями; суммарная формула $(C_8H_{13}O_5N)_x$ (илл. 566), очень сходный с целлюлозой и так же трудно расщепляющийся.

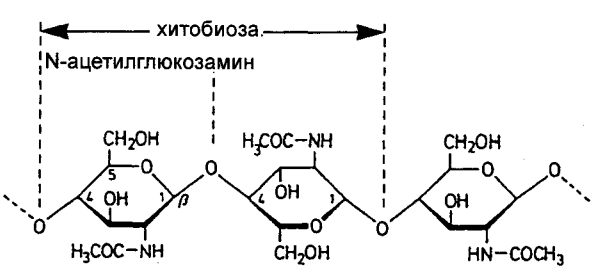
Хитин встречается не только у всех членистоногих в качестве внеклеточного основного вещества, но и присутствует, обычно в небольших количествах, у книдарий, моллюсков, аннелид, тентакулят, а также у грибов и некоторых водорослей.

В кутикуле членистоногих цепочки молекул хитина образуют микрофибриллы, собранные в пучки. Местами эти пучки погружены в матрикс, состоящий из протеинов. На таких участках фибриллы лежащих друг над другом слоев чётко упорядочены в определённых направлениях, которые меняются от слоя к слою так, что близлежащие слои фибрилл оказываются расположенными по спирали (принцип «клеёной фанеры» или так называемое геликоидальное расположение фибрилл) (илл. 200). Протеины матрикса («артроподины») первично растворимы в воде, но с помощью о-хинонов они необратимо преобразуются в нерастворимый **склеротин** жёлто-коричневого цвета, организованный в сетчатую структуру (т.е. «склеротизируются»). Тем самым, при сравнительно небольшом удельном весе кутикулы, достигается её высокая стабильность (прочность на разрыв и сжатие) и устойчивость к химическим и механическим воздействиям, что делает кутикулу идеальным материалом для защиты и построения скелета. Хитиново-протеиновая кутикула имела также решающее значение при завоевании членистоногими суши.

Кутикула секретируется лежащим под ней слоем эпидермиса (неправильно называемого «гиподерма»), с которым прочно связана гемидесмосомами (илл. 567). Кутикула покрывает всё тело, а также все впячивания эктодермы, такие как передняя кишка (стомодеум), задняя кишка (проктодеум), органы дыхания (трахеи, лёгкие), выводные отверстия желёз или выстланные эктодермой части половой системы (например, семяприёмники тенетных пауков).

Кутикула состоит из нескольких сильно различающихся толстых слоев. Снаружи находится очень тонкий (1–2 мкм) слой эпикутикулы, за ним следует прокутикула, которая у Euarthropoda является самым мощным слоем (100 мкм и более) и обычно дополнительно дифференцируется на экзо- и эндокутикулу (илл. 567).

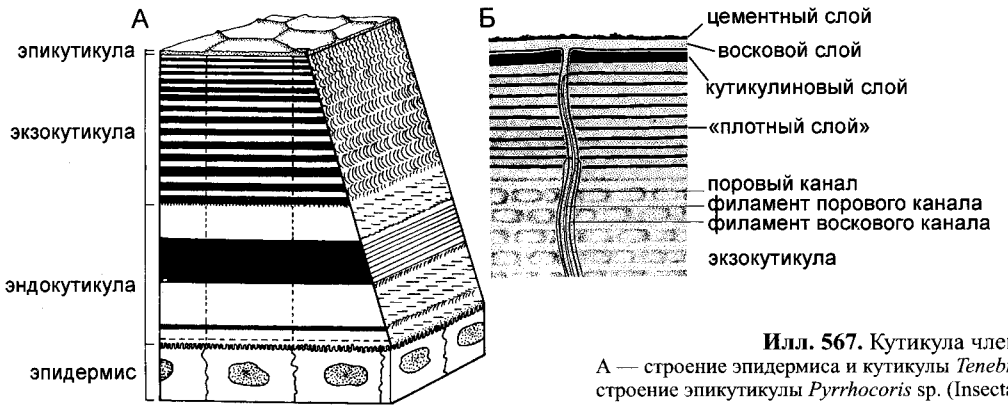
Эпикутикула не содержит хитина. Она в свою очередь подразделяется на несколько слоёв: (1) внешний цементный слой, состоящий из склеротизированных протеинов и липидов, выделяется клетками дермальных желёз через их выходные отверстия, до-



Илл. 566. Хитин. Химическая структура.
Полимер состоит из цепей N-ацетилглюкозамина, соединенных 1,4 β-гликозидными связями; в состав макромолекулы входит до 8000 мономеров; из этих макромолекул состоят хитиновые микрофибриллы. Из Müller и Löffler (1977).

Hannes Paulus, Вена и Peter Weygoldt, Фрейбург

http://jurassic.ru/



Илл. 567. Кутикула членистоногих.
А — строение эпидермиса и кутикулы *Tenebrio* sp. (Insecta, Coleoptera). Б — строение эпикутикулы *Pyrrhocoris* sp. (Insecta, Heteroptera). По Gluud (1968).

ходящие до поверхности. Этот слой покрывает и защищает нижележащий (2) **восковой слой** (высокомолекулярные спирты, парафины и жирные кислоты). Ниже у Euarthropoda обычно расположены (3) **кутикулиновый слой** (из липидов, склеротизированных протеинов («кутикулина») и полифенолов) и (4) так называемый **плотный слой** («dense layer»).

Склеротизированные протеины в составе эпикутикулы в основном препятствуют механическому изнашиванию, а липиды снижают **водопроницаемость** кутикулы. Потере влаги препятствует, прежде всего, восковой слой — благодаря этому некоторые членистоногие могут поселяться в очень засушливых местообитаниях. Минимальная водопроницаемость кутикулы отмечена у пустынных скорпионов, тараканов (*Periplaneta*) и жуков-чернотелок Tenebrionidae. Воскового слоя нет у ракообразных, губоногих и прогонеатных многоножек, а также, наверное, у онихофор; и поэтому эти артроподы приурочены к биотопам с высокой влажностью воздуха.

В зависимости от функции, кутикула Euarthropoda может быть твёрдой, гибкой или эластичной, подобно резине. Твёрдые участки возникают при склеротизации внешнего слоя прокутикулы, которые называются **экзокутикулой**. Они расположены поверх внутреннего, мощного, остающегося гибким слоя старой прокутикулы, называемого **эндокутикулой** (илл. 567). Экзокутикула состоит из хитина и склеротизированного протеинового матрикса (см. выше), а эндокутикула — из хитина и несклеротизированных протеинов. Кроме того, у ракообразных, двупарноногих многоножек и некоторых насекомых в качестве дополнительного укрепления кутикулярного экзоскелета могут откладываться минералы, особенно $CaCO_3$ и $Ca_3(PO_4)_2$. Слои кутикулы, в которых процесс склеротизации не завершён, называются мезокутикулой.

Эндо-, экзо- и мезокутикула пронизаны разнообразными **поровыми каналами**, идущими от эпидермиса к поверхности. По ним компоненты воскового слоя попадают на поверхность.

Склеротизация в области экзокутикулы даёт возможность образования скульптуры поверхности тела — явления, уникального в мире животных. Обычно возникают покрытые зёрнышками или чешуйками структуры или поля, форма поверхности которых соответствует узору, образованному расположенными под кутикулой эпидермальными клетками. К ним могут относиться ненастоящие волоски, так называемые трихомы (микротрихии).

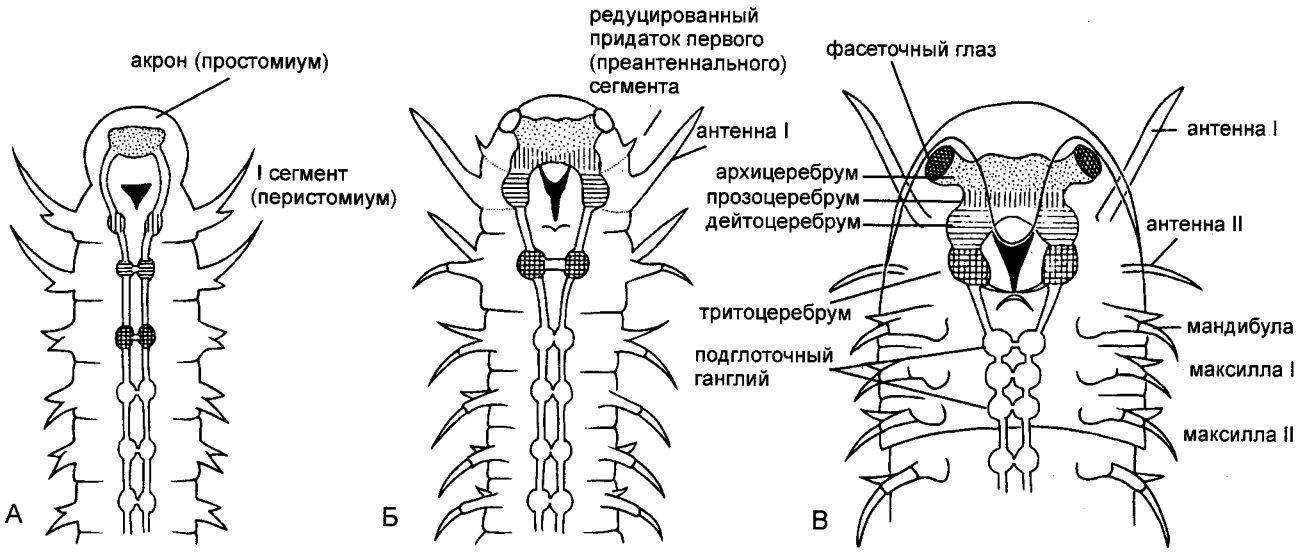
Настоящие волоски (щетинки, макротрихии) или производные от них чешуйки (илл. 891, 943) образуются специальными эпидермальными трихогенными клетками, один волосок одной клеткой. Такая клетка обычно подвижно расположена в цилиндре другой клетки, муфтовой. Эти кутикулярные структуры связаны с нервными окончаниями или чувствительными клетками и функционируют как чувствительные щетинки (**сенсиллы**) (илл. 605).

Наряду с волосками и щетинками, существуют выпячивания всего интегумента (апофизы), которые образуют крючки и шипики, способные нести дополнительные волоски и щетинки.

Превращение кутикулы в **экзоскелет** впервые отчётливо проявляется у Euarthropoda. Кутикулярные конечности состоят из твёрдых члеников, которые соединены сочленениями с суставными головками и впадинами, определяющими направление движений члеников. Мышцы прикрепляются к кутикуле сухожилиями: в субкутикулярном эпидермисе имеются мощные пучки тонофиламентов, которые соединены десмосомами с мышечными клетками. В местах прикрепления особенно большого числа мышц эпидермис и кутикула образуют полые **энтапофизы** или плотные **аподемы**, которые могут усложняться в выступы и гребни (phragmata). Наконец, апофизы могут создавать правильный внутренний скелет, например, **тенториум** в голове насекомых (илл. 847). (Напротив, эндоскелет хелицеровых является мезодермальным образованием).

Поскольку однажды произведённая кутикула уже не может удлиняться и утолщаться, членистоногие вынуждены регулярно линять, пока происходит

http://jurassic.ru/



Илл. 568. Схема возникновения головы и мозга Euarthropoda.
А — гипотетический предковый вид членистоногих. Б — гипотетическая промежуточная форма с первичным синцеребрумом (архицеребрум, прозоцеребрум и дейтоцеребрум). Придатки I (преантеннального) сегмента редуцированы; придатки следующего сегмента стали антеннами I. В —голова Euarthropoda, у которой к первичной голове присоединены ещё четыре следующих туловищных сегмента. Вторичный синцеребрум (надглоточный ганглий) состоит из архицеребрума, прозоцеребрума, дейтоцеребрума и тритоцеребрума (пары ганглиев II антеннального сегмента). Три пары ганглиев следующих сегментов образуют подглоточный ганглий. По публикациям различных авторов.

их рост. Перед линькой (**экдизис**) эпидермис отделяется от старой кутикулы (**аполиз**), образуются тонкая линочная мембрана и щель, в которую клетки эпидермиса выделяют гель, богатый ферментами. Перед этим клетки эпидермиса продуцируют защитный слой кутикулина, это слой новой эпикутикулы. В ней появляются тончайшие поровые каналы, через которые определённые вещества попадают в линочную жидкость и активируют содержащиеся в ней ферменты (в том числе протеиназы и хитиназы). Эти ферменты растворяют слой старой эндокутикулы, продукты расщепления которой поглощаются клетками эпидермиса. После этого секретируется новая **прокутикула**. Далее компоненты новой эпикутикулы (цементного, а, возможно, и воскового слоя) выводятся дермальными железами наружу через поровые каналы и откладываются поверх новых слоев. Более или менее склеротизированные части старой кутикулы (экзо- или мезокутикула) могут оставаться не растворёнными; они разрываются по сформированным ранее линочным швам и сбрасываются. Этот остаток старой кутикулы называется экзувий; некоторые виды его съедают.

Процесс линьки контролируется гормонами. Начало линьки запускается при воздействии стероидных гормонов **экдистероидов**, которые синтезируются в эктодермальных железах. У насекомых этот гормон называется экдизон, его синтезируют железы переднегруди; у ракообразных (Malacostraca) это крустэкдизон, он образуется в Y-органах на внутренней стенке карапакса. У хелицеровых инъекция экдизона также вызывает линьку, однако место синтеза гормона линьки в их организме неизвестно.

Железы головогруди насекомых (илл. 877) и Y-органы ракообразных контролируются нейрогормонами. У ракообразных линька начинается после того, как прекращается секреция ингибирующего линьку гормона MIH (Moult Inhibiting Hormone), а Y-орган выделяет крустэкдизон. У насекомых в тельцах corpora allata, расположенных позади надглоточного ганглия, образуется **ювенильный гормон** неотенин. Этот гормон стимулирует личиночные линьки и ингибирует линьку взрослых особей.

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

(**3**) Тела членистоногих чётко разделены на голову и туловище. Образование головы (**цефализация**) и проходящее при этом формирование сложного мозга (**синцеребрума**) путём слияния нескольких отделов — ещё одна важная аутапоморфия членистоногих.

В историческом развитии членистоногих цефализация проходила в несколько этапов (илл. 568). Считается, что сначала к простомиуму, лишённому целóма и придатков (у членистоногих он называется **акроном**), присоединились два туловищных сегмента. Существование первого из них, так называемого **преантеннального сегмента**, только предполагается, его гомология с перистомиумом аннелид (илл. 568) точно не установлена. Образующаяся таким

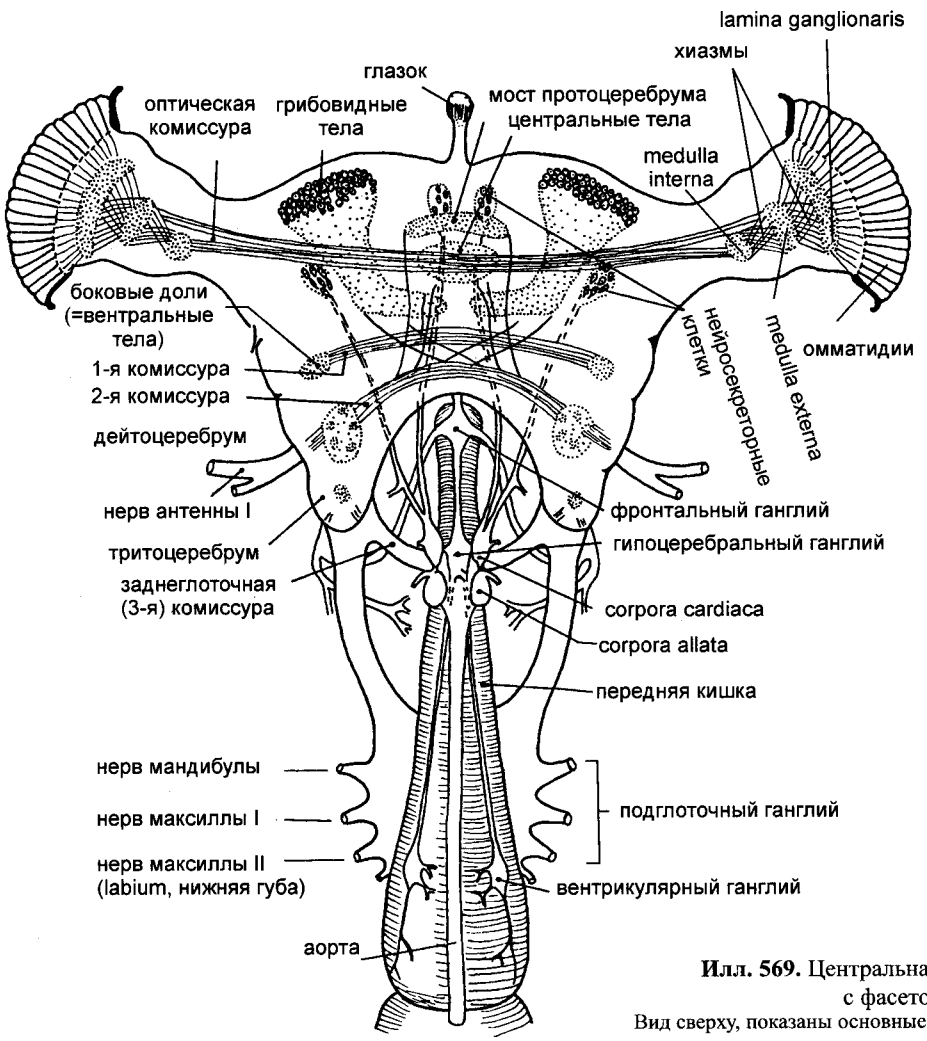
http://jurassic.ru/

Таблица 4. Взаимоотношение сегментов тела в разных группах Arthropoda.

Отделы головы	Отделы мозга		Конечности				
	Надглоточный ганглий		†Trilobita	Chelicerata	Crustacea	«Myriapoda»	Insecta
Акрон	Архицеребрум	Прото-церебрум					
I преантеннальный сегмент ?	Прозоцеребрум		Лабрум ?	Лабрум ?	Лабрум ?	Лабрум ?	Лабрум ?
II головной сегмент	Дейтоцеребрум		Антенны (I)	—	Антенны I	Антенны I	Антенны I
III головной сегмент	Тритоцеребрум		Ходильные ноги I	Хелицеры	Антенны II	—	—
IV головной сегмент	Подглоточные ганглии		Ходильные ноги II	Педипальпы	Мандибулы	Мандибулы	Мандибулы
V головной сегмент			Ходильные ноги III	Ходильные ноги I	Максиллы I	Максиллы I	Максиллы (I)
VI головной сегмент			Ходильные ноги IV	Ходильные ноги II	Максиллы II	Максиллы II	Лабиум (нижняя губа)

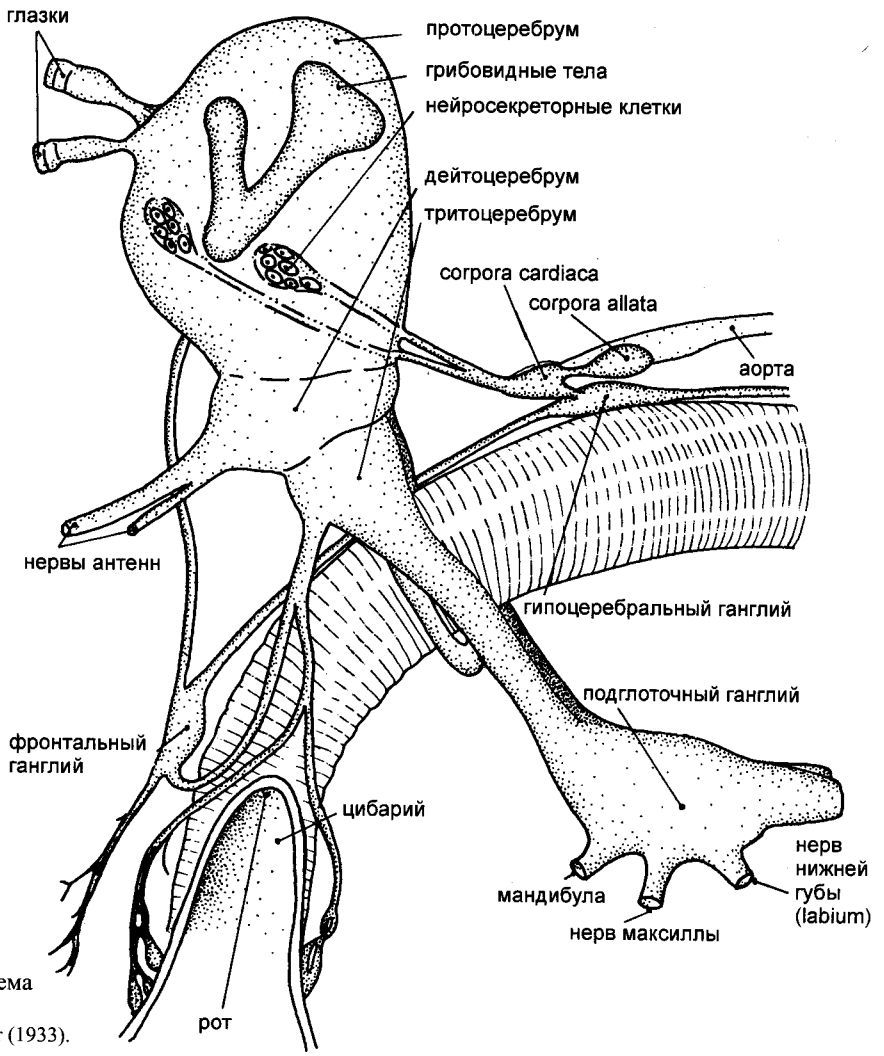
образом голова (цефалон), вероятно, имела верхнюю губу (**лабрум**) и одну пару антенн. Предполагают, что губа произошла из конечностей первого сегмента. Головной мозг (**первичный синцеребрум**) состоял из архицеребрума (мозг аннелид), прозоцеребрума (ганглии I сегмента) и **дейтоцеребрума** (ганглии II сегмента). Архи- и прозоцеребрум практически не разделены у рецентных видов и вместе обозначаются как **протоцеребрум** (табл. 4).

На следующей стадии цефализации к первичной голове присоединился сначала один туловищный сегмент, а потом окончательно ещё три. Этот первый из следующей очереди сегментов нёс пару конечностей, которые превратились в антенны II (или хелицеры); его ганглии образовали **тритоцеребрум**,



Илл. 569. Центральная нервная система насекомых с фасеточными глазами.
Вид сверху, показаны основные центры отделов мозга. По Weber (1933).

http://jurassic.ru/



Илл. 570. Центральная нервная система насекомых.
Вид сбоку, показаны лобные глазки. По Weber (1933).

который объединился с расположенным перед ним мозгом во **вторичный синцеребрум**. Конечности трёх последующих сегментов стали у мандибулят частями ротового аппарата, а ганглии этих сегментов слились в компактный **подглоточный ганглий** (илл. 569, 570).

В ходе дальнейшей цефализации у многих Euarthropoda с подглоточным ганглием слились и последующие туловищные ганглии. У крабов (Brachyura) вообще имеются только компактный надглоточный ганглий и такой же компактный подглоточный ганглий со всеми туловищными ганглиями. И, наконец, у тенетных пауков вся центральная нервная система представляет собой одно большую ганглиозную массу, протянутую от пищевода (илл. 621, 622). Итак, вся центральная нервная система возникает из парных ганглиев. От них отходят нервы к конечностям, мышцам и внутренним органам; все вместе эти нервы образуют периферическую нервную систему.

В мозгу находятся **ассоциативные центры**. Протоцеребрум, иннервирующий глаза, состоит их двух крупных полушарий. По бокам полушария переходят в оптические доли (**lobus opticus**); у ракообразных со стебельковыми глазами оптические доли перенесены в глазные стебельки. У Chelicerata, Crustacea, Chilopoda и Progoneata зрительные доли содержат два зрительных центра. У Eumalacostraca и насекомых имеются даже три зрительных скопления: lamina ganglionaris, medulla externa и medulla interna (lobula). От medulla interna волокна оптических нервов идут у высших Malacostraca к medulla terminalis либо прямо к грибовидным телам (corpora pedunculata), если таковые имеются. Это ассоциативные центры удлинённой формы, состоящие из плотного нейропиля. Плотно упакованные, мелкие, хорошо прокрашиваемые тела их нервных клеток расположены сверху и напоминают грибы. Нижние края грибовидных тел образуют поперечное соединение в виде балки. Corpora pedunculata имеется и у аннелид, но, возможно они не гомологичны одноимённым структурам насекомых. Другие ассоциативные центры в протоцеребруме — центральные тела, мост протоцеребрума и зрительные скопления медиальных глаз. Вероятно, все эти центры являются структурами архицеребрума.

Кроме того, в состав протоцеребрума входят боковые доли (у ракообразных) или вентральные тела (у насекомых) и их комиссура, которую считают остатком прозоцеребрума (1-й комиссуры). К протоцеребруму сзади при-

http://Jurassic.ru/

мыкает дейтоцеребрум со своей комиссурой (2-я комиссура). Он иннервирует антенны I. В тех случаях, когда эти придатки являются важнейшими органами чувств, дейтоцеребрум образует в качестве ассоциативных центров крупные антеннальные клубочки (гломерулы), в которых соединены сенсорные нервы антеннальных органов чувств. Тритоцеребрум иннервирует антенны II. Если они становятся главными органами чувств (например, у некоторых изопод и амфипод), здесь также могут быть соответствующие антеннальные клубочки. Это означает, что такие ассоциативные центры являются функциональными структурами, которые не всегда гомологичны. Например, похожие клубочки могут возникать у Amblypygi в ганглии сенсорных конечностей, а у лишённых антенн Protura — в ганглии I пары ног.

У хелицеровых, не имеющих антенн, дейтоцеребрум не обнаружен. Их первые конечности, хелицеры, иннервируются от тритоцеребрума и считаются гомологами антенн II (см. ниже).

Внутренностная, или висцеральная нервная система состоит из (1) каудальной части, которая отходит от брюшной нервной цепочки и неодинакова у различных таксонов, и (2) **стоматогастрической нервной системы**, отходящей от тритоцеребрума (илл. 570). Поскольку центральные части стоматогастрической нервной системы, фронтальный ганглий с nervus procurrens и nervus recurrens занимают одинаковое положение у всех членистоногих, они представляют собой решающий критерий для гомологизации тритоцеребрума, а вместе с ним и второго антеннального сегмента мандибулят, с хелицерным сегментом у Chelicerata.

(4) Возможно, что вследствие образования экзоскелета (у онихофор — из тонкой кутикулы и мощного базального матрикса, а у Euarthropoda — из склеротизированной кутикулы), мог стать излишним гидроскелет в виде парных сегментарных целомических полостей, который стабилизировал тело примитивных артикулят. Первичная и вторичная полости тела объединились друг с другом; возникшая таким способом «третичная» полость тела названа **миксоцелем** (гемоцелем) (илл. 571). Миксоцель — отличительный признак всех без исключения членистоногих, так же как функционально связанная с ним **незамкнутая кровеносная система**.

В процессе эмбрионального развития ещё закладываются мезодермальные полоски и целомические полости. Однако они рано резорбируются при образовании туловищной и кишечной мускулатуры, кровеносных сосудов с мускулистой сердечной трубкой, жировых тел и перикардиальной перегородки; в качестве остатков целóма сохраняются только гонады с их выводными отверстиями и целомические мешочки нефридиев (см. ниже).

На самом деле образование полостей тела у артропод происходит не всегда одинаково. Например, у некоторых ракообразных целомические полости не исчезают, а сжимаются и уменьшаются, прежде чем из них образуются названные выше структуры.

В результате разрушения целóма кровь и целомическая жидкость объединяются и образуют **гемолимфу**. Она циркулирует в системе сосудов и полости тела, где протекает по лакунам.

От дорсомедианного сердца берёт начало **артериальная система**, которая хорошо развита у примитивных и особенно у большинства крупных форм. Она состоит из: (1) парных сегментарных боковых сосудов, которые образуются в зачатках септ между сегментами, (2) передней аорты и задней артерии и (3) часто также из брюшного сосуда, идущего вдоль брюшной нервной цепочки, дорсально или вентрально от неё. **Сердце**, которое первоначально располагалось вдоль всего тела, всё больше концентрируется в той части туловища, где находятся органы дыхания. Как правило, гемолимфа поступает в аорты и артерии вследствие сокращения кольцевых мышц сердца (систола). Диастола происходит за счёт сокращений крыловидных мышц, которые находятся между сегментами в перегородке перикарда и протянуты от сердца к стенке тела. Клапаны сосудов, отходящих от сердца, не дают гемолимфе попадать обратно в сердце. Направляющаяся в туловище гемолимфа по лакунам подходит к органам, далее (обычно пройдя через органы дыхания) попадает по боковым протокам обратно в перикардиальный синус и оттуда через сегментарные щели (**остии**) — обратно в сердце. Остии снабжены полулунными клапанами, которые закрываются во время систолы и открываются при диастоле. В гемолимфе могут содержаться клетки семи различных типов (гемоциты), которые, однако, не у всех групп членистоногих есть в полном наборе.

Дыхательными пигментами служат гемоцианин, реже гемоглобин (например, у красных личинок *Chironomus* и некоторых видов *Daphnia*); пигменты не связаны с клетками крови.

С появлением трахей (см. ниже) гемолимфа утрачивает функцию переноса газов (за исключением Notostigmophora), в связи с чем сильно редуцируются артерии (например, у Antennata). Однако артериальная система также редуцируется независимо от формы дыхания, так что остаётся сердце в форме мешочка с одной или немногими парами остий. Многие мелкие формы, например копеподы, остракоды, клещи, вообще лишены сердца. Циркуляция гемолимфы обеспечивается у них движениями кишечника и туловища. Чтобы снабжать кровью конечности, имеются различные дополнительные органы в виде сердец, антенн, крыльев, церок (у Plecoptera) и иногда диафрагм в ногах.

http://jurassic.ru/

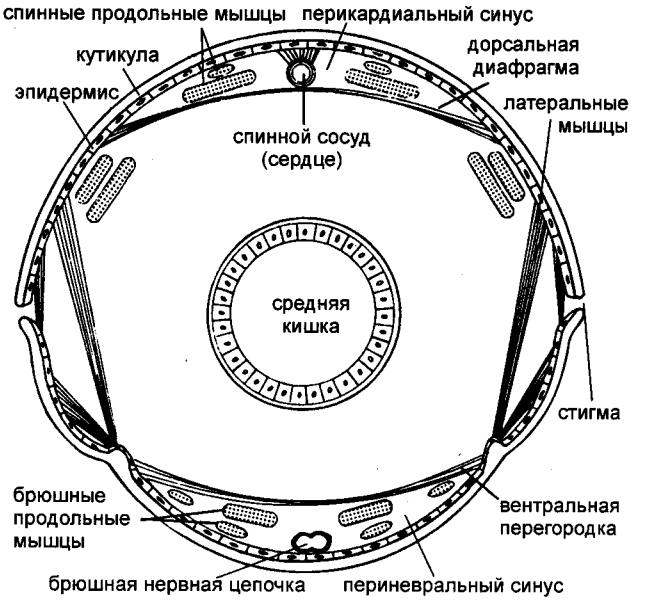
(5) Миксоцель подразделен горизонтальными диафрагмами на два или три уровня, расположенных один над другим (илл. 571). Верхний из уровней — перикардиальный синус. В онтогенезе он возникает вследствие того, что стенки целомических полостей сначала образуют между собой спинной сосуд (сердце), как у аннелид, а затем собственно целомические мешки резорбируются или сжимаются. Из их соматических и висцеральных стенок ниже сердца возникает горизонтально растянутая, частично мускулистая диафрагма — перикардиальная перегородка. Перикардиальная перегородка и перикардиальный синус всегда ограничены только областью сердца. Их нет лишь у видов, лишённых сердца.

Расположенный под перикардиальной перегородкой перивисцеральный синус крупнее и заключает в себе множество внутренних органов. У насекомых вентральная септа (диафрагма) ограничивает самый нижний перивеневральный синус, представляющий собой ещё одну полость, в которой находится брюшная нервная цепочка.

Первоначально органами выделения артропод были метанефридии. В примитивной форме и в большом числе их можно найти только у онихофор; напротив, у Euarthropoda они встречаются лишь в немногих сегментах: так, у *Limulus* (Xiphosura) их четыре пары, а у пауков и ракообразных две, причём одна из двух пар часто редуцирована. У хелицеровых метанефридии называются коксальными железами, у ракообразных по месту выводных пор — антеннальными или максиллярными нефридиями (или железами). Примитивные Antennata (Symphyla, Chilopoda), вероятно, имеют две пары максиллярных желёз, Diplopoda — одну пару в сегменте максилл I, а примитивные насекомые — только одну пару так называемых лабиальных желёз (в сегменте максилл II). Вероятно, из них возникли слюнные железы остальных насекомых.

(6) **Нефридии** связаны с небольшим целомическим мешком (саккулюсом). Только у онихофор нефридии с ресничками (илл. 574), у Euarthropoda реснички отсутствуют. Стенка мешочка состоит из подоцитов, у основания которых происходит всасывание (ультрафильтрация) и образование первичной мочи. Канал нефридия, через который удаляются выделяемые вещества, обычно длинный и специализирован на участки. Путём обратного всасывания необходимых солей и воды из первичной мочи образуется вторичная, которая собирается в расширении канала, служащего мочевым пузырём, а затем выводится наружу.

У ракообразных функции выделения и осморегуляции осуществляются по большей части с помощью жабр и внутренней стенки карапакса. У многих членистоногих



Илл. 571. Схема поперечного разреза туловища членистоногого (брюшко насекомого) с горизонтально расположенными септами, разделяющими миксоцель.
Жировое тело удалено. По публикациям различных авторов.

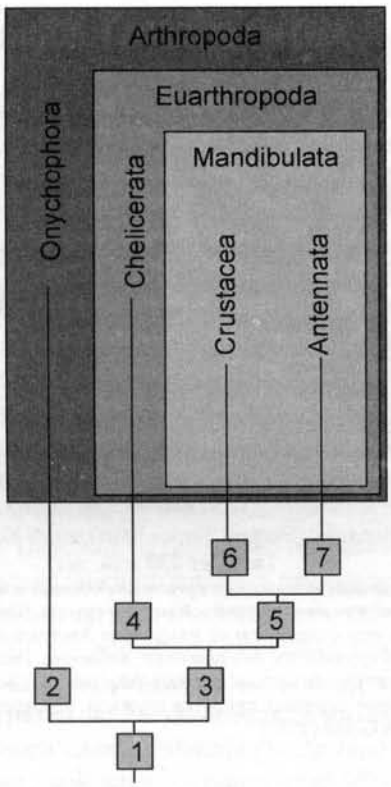
экскреты аккумулируются также нефроцитами. Кроме того, конечные продукты обмена веществ могут откладываться в кутикуле в виде гуанина, для придания окраски, или в эпителии средней кишки (у пауков).

У наземных членистоногих (Arachnida и Antennata), которым необходимо экономить воду, в специализированных отделах кишечника образуются кристаллические экскреторные вещества. Далее эти вещества (гуанин и т.п.) выводятся наружу через анус. У Antennata и некоторых паукообразных конвергентно образовались **мальпигиевы сосуды**, у первых — как выросты эктодермальной задней кишки (илл. 281), у вторых — из энтодермальной средней кишки.

(7) В отличие от аннелид (илл. 363), членистоногие лишены способности регенерировать сегменты и, очевидно у артропод также **не бывает бесполого размножения**, если не считать изредка встречающейся полиэмбриони (например, у перепончатокрылых).

Начальные этапы эволюции членистоногих проходили в воде; откуда неоднократно и независимо начиналось освоение суши. В итоге конвергентно возникал ряд структур, представляющих собой приспособления к наземной жизни и вместе с тем чётко определяющих анатомические особенности таксона. К ним относятся уже упоминавшиеся **мальпигиевые сосуды** (у паукообразных и Antennata), а также **органы воздушного дыхания**.

http://jurassic.ru/



Илл. 572. Родственные отношения групп членистоногих (кроме Tardigrada).
Апоморфии: [1] Кутикула из α-хитина и протеинов, линька; утрата внешних локомоторных ресничек; цефализация и образование синцеребрума; миксоцель и незамкнутая кровеносная система; перикардиальная перегородка; нефридии с целомическим мешочком. [2] Короткие культевидные ноги без суставов; нерегулярно распределённые пучки трахей; на один сегмент приходится несколько комиссур между двумя продольными брюшными стволами; защитные железы с ротовыми папиллами. [3] Скелет из склеритов; цефалон состоит из акрона и, вероятно, пяти сегментов — с одной парой предротовых членистых антенн и тремя парами других конечностей; одна пара латеральных фасеточных глаз и четыре медианных глазка; нефридии в четырёх головных и двух туловищных сегментах. [4] Разделение туловища на просому (вероятно, из семи сегментов) с шестью парами конечностей и опистосому (двенадцать сегментов); сегмент антенн II несёт хелицеры в качестве первой пары конечностей. [5] Голова из акрона и, вероятно, шести сегментов, с пятью парами конечностей (антенны I и II, мандибулы, максиллы I и II); особое строение омматидиев фасеточных глаз; железы гормона линьки и т.д. [6] науплиальный глаз; две пары нефридиев в сегменте антенн II и сегменте максилл II; науплиус как первая постэмбриональная стадия; другие аутапоморфии ракообразных. [7] Сегмент антенн II (интеркалярный сегмент) без конечностей; другие апоморфии см. Обсуждение.

У водных форм дыхание осуществляется всей поверхностью тела или ограничено специальными участками утончённой кутикулы (жабры, внутренняя стенка карапакса). У наземных членистоногих развились следующие органы воздушного дыхания: (1) удлинённые наружу выросты жабр морских предков преобразовались у наземных хелицеровых в складчатые **веерные лёгкие** или лёгочные мешки (илл. 625, 626); (2) у некоторых наземных декапод в подобие лёгких превращена **полость карапакса**; (3) у многих сухопутных мокриц (ракообразные) есть **плеоподные лёгкие** или псевдотрахеи, это впячивания экзоподитов плеоподов (илл. 802); (4) многократно и независимо происходило образование **трахей** — трубковидных впячиваний поверхности тела. У онихофор это нерегулярно распределённые по телу одиночные трахеи или пучки трахей, без замыкающих аппаратов (илл. 577). У паукообразных трахеи возникают из веерных лёгких или энтапофизов и могут располагаться посегментно (Araneae, Solifugae) или как-то иначе (у Opiliones, Acari). Для Antennata (их второе название Tracheata!) характерны первично сегментарные или расположенные попарно трахеи, открывающиеся в стигмы, которые у большинства видов имеют устройства для закрывания и экономии воды.

У водных насекомых имеются вторичные трахейные жабры или кровеносные жабры, образованные либо из преобразованных конечностей абдомена (например, у Megaloptera, Coleoptera: Gyrinidae, Ephemeroptera), либо из простых выпячиваний кожи (Plecoptera, Trichoptera).

Раннее эмбриональное развитие в типичном случае формировалось, вероятно, также конвергентно, независимо от перехода к наземной жизни. Как правило, развитие меробластическое. Центролецитальные, богатые желтком яйца дробятся **поверхностно**; этот способ дробления присущ всем группам членистоногих (илл. 870). Но у онихофор наблюдаются многочисленные переходы между полным равномерным и поверхностным дроблением. У ракообразных (Anostraca, Phyllopoda, Ostracoda, Copepoda, Cirripedia и некоторые Decapoda) тоже бывают бедные желтком яйца и полное дробление (голобластическое развитие), а также полный спектр переходов к поверхностному дроблению. Это полное, детерминированное дробление демонстрирует различные генеалогии клеток, напоминающие спиральное дробление. Представляет ли такое полное дробление исходный модус начального эмбриогенеза членистоногих, остаётся непонятным; возможно, поверхностное дробление возникало многократно и конвергентно. У многих насекомых (паразитические Hymenoptera) и паукообразных (живородящие скорпионы и ложноскорпионы) также может быть полное дробление. Но в этих случаях оно с высокой вероятностью выводится из поверхностного дробления; яйца этих организмов стали вторично олиголецитальными, приспособившись к особым условиям развития.

Систематика

Вопрос о монофилии или полифилии членистоногих как целого таксона не имеет сейчас однозначного решения. В немецкоязычной литературе (и в этом учебном пособии) таксон традиционно считается монофилетическим, а приведённые выше при-

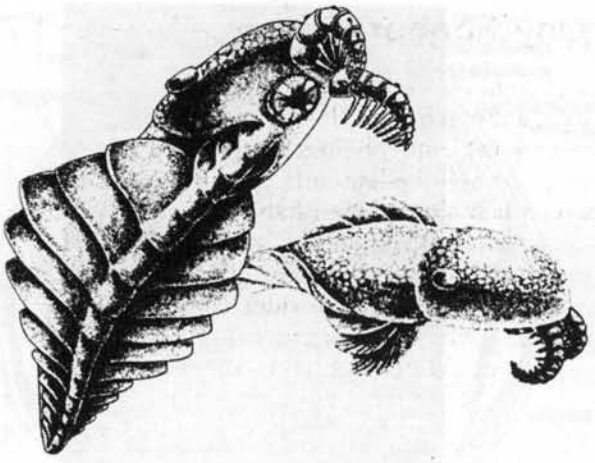
http://jurassic.ru/

знаки — хорошо обоснованными апоморфиями, возникавшими в предковой линии членистоногих только один раз (илл. 572). Наличие этих апоморфий указывает на высокую вероятность происхождения всех членистоногих только от одного общего предкового вида.

Полифилетическое происхождение членистоногих предполагается, прежде всего, в англосаксонской литературе (Manton, Tiegs, Anderson). Согласно этой точке зрения членистоногие возникли независимо несколько раз от предков, похожих на аннелид. Одна из линий должна вести к онихофорам и «Myriapoda» и от них — к насекомым; все эти группы объединяются в составе «**Uniramia**». При этом развитие шло в направлении увеличения числа конечностей, входящих в состав ротового аппарата: от моногнатии (только одна пара челюстей) у онихофор, через дигнатию (мандибулы и гнатохиларий) Diplopoda и Pauropoda к тригнатии (мандибулы, максиллы I и максиллы II) Chilopoda и насекомых. В качестве важного общего признака этих групп выделяют «унирамные» (одноветвистые) конечности и так называемые «мандибулы целой ноги» (это мандибулы, которые соответствуют всей преобразованной конечности, где режущая часть находится дистально). Согласно этим представлениям ракообразные должны были пройти независимую эволюцию, поскольку их мандибулы происходят из базальных отделов ног (илл. 598).

«Челюсти» онихофор действительно являются мандибулами целой ноги, но мандибулы Chilopoda и насекомых устроены иначе, как видно из сравнения коксальных мышечных тяжей — таким образом, эта аргументация лишена оснований. Впрочем, эти конечности у онихофор и Antennata находятся на различных головных сегментах и никак не могут быть гомологичными. «Дигнатия» Diplopoda основана на редукции максилл II, таким образом, это вторичное явление.

Другие независимые линии должны вести к хелицеровым и †Trilobita. Однако ни в одном из этих случаев невозможно показать синапоморфиями, что эти «линии» ближе к каким-либо аннелидам или даже



Илл. 573. Реконструкция особей †*Anomalocaris* из сланцев Берджес (Burgess Shele) Британской Колумбии (возраст 530 млн. лет).
Это загадочные ископаемые организмы относят к вымершей группе членистоногих или, по крайней мере, к группе, близкой к членистоногим. К ним относят также находки из Австралии и Китая. По-настоящему крупные (60 см) животные, возможно, умели плавать. Круглую структуру на нижней стороне тела считают ротовым отверстием. Большие передние придатки служили, вероятно, для добывания пищи. Из Gould (1989).

другим группам, не относящимся к Articulata, чем группам членистоногих. Наконец, гипотеза независимого происхождения таксонов членистоногих означает, что лишённая ресничек кутикула из хитина и белков, её специфическая линька, миксоцель с перикардиальной перегородкой, дорсально расположенным сердцем и незамкнутой кровеносной системой, нефридии с целомическим мешочком и сложный мозг не являются у этих групп гомологичными, а должны были возникнуть независимо. Этому нет никаких свидетельств или, по крайней мере, — убедительных. Также конвергентным образованием должны быть в этом случае и фасеточные глаза различных таксонов Euarthropoda. В действительности, их составные части можно однозначно гомологизировать на основе сходной ультраструктуры (илл. 600). Поэтому «унирамная» гипотеза должна быть признана весьма маловероятной

Дополнения (с. 896).

http://jurassic.ru/

1. **Onychophora**, Онихофоры, или Первичнотрахейные

К онихофорам относится около 160 внешне очень сходных между собой рецентных видов. Хотя эта группа маленькая, она очень важна в плане филогенетики и зоогеографии. Как эволюционно древние формы они занимают ключевое положение между аннелидами и Euarthropoda. Часто онихофоры противопоставляются эуартроподам в качестве Protarthropoda или Pararthropoda. Организация этих организмов характеризуется мозаичным распределением признаков аннелид и членистоногих, но вместе с тем отмечена высокой степенью своеобразия. Подобно другим сухопутным членистоногим, онихофоры характеризуются прямым развитием с периодическими линьками. Похожие на онихофор ископаемые останки известны из нижнего кембрия, преимущественно из морских отложений; в отличие от них, рецентные онихофоры — все без исключения наземные. Поскольку они плохо защищены от испарения (отверстия их трахей не закрываются, а кутикула не имеет воскового слоя), онихофоры приурочены к биотопам с высокой влажностью (около 95%) и постоянной (обычно 18°C) температурой. Эти животные распространены в тропической, субтропической и умеренной зонах, преимущественно, Южного полушария (илл. 585). Они активны в ночное время и прячутся во влажной и мягкой почве, внутри трухлявых стволов деревьев и под ними, под плоскими камнями, в листовом опаде, мхе или в грунте береговых откосов.

Строение

Гомономно расчленённое червеобразное тело, сильно выпуклое со спинной стороны и уплощённое вентрально (илл. 574). Голова чётко не выделяется. На ней расположены одна пара мелких глаз и три пары видоизмененных **придатков**: (1) антенны, (2) ротовые крючья или челюсти («мандибулы») в качестве единственной части ротового аппарата и (3) боковые оральные папиллы, на которых открываются протоки мощных защитных (слизевых) желёз, тянущихся почти вдоль всего тела. Далее с равными промежутками следуют остальные конечности сегментов: 13–43 пары ходильных ног (ножки, онкоподии).

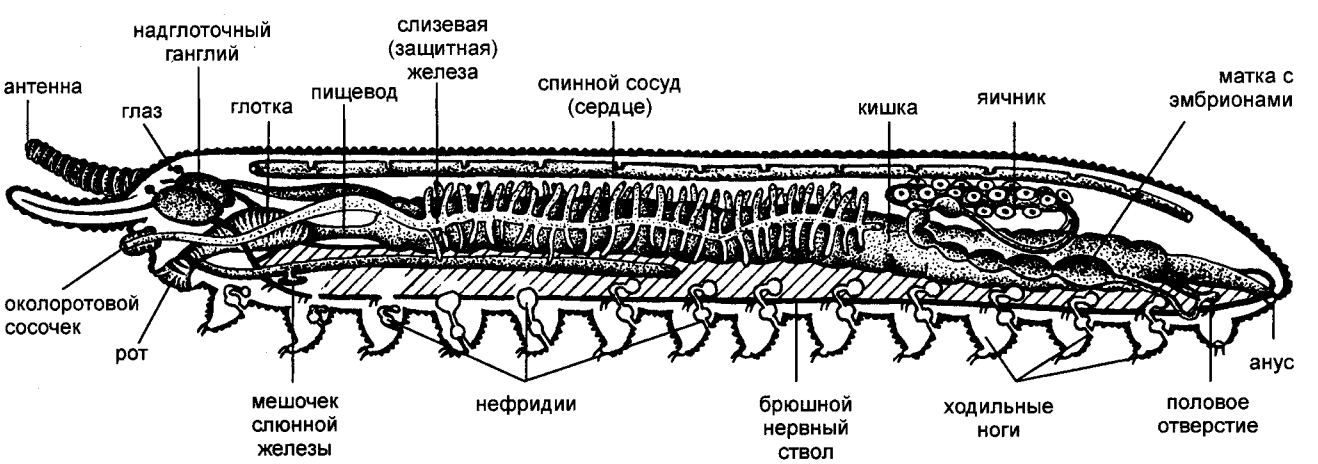
Прикреплённые к туловищу вентролатерально, ноги состоят из конического основания и узкой терминальной лапки (илл. 576, 578). Лапка состоит из колючих кольцевых подошвенных утолщений и одной пары подвижных коготков. В основании ноги вентрально располагаются выпячиваемые коксальные мешочки и поры большинства нефридиев. У самцов там же находятся круральные папиллы.

Поверхность тела кольчатая; однако истинная сегментация прослеживается снаружи только по расположению конечностей. Анус терминальный, половое отверстие находится перед анусом.

Мягкая, бархатистая, способная растягиваться **кутикула** онихофор (отсюда английское название — «вельветовые черви») в течение всей жизни сменяется раз в две–три недели. Она состоит из тонкой (1–3 мкм) прокутикулы, с комплексом из α-хитина и протеина, и лежащей над ней четырёхслойной эпикутикулы.

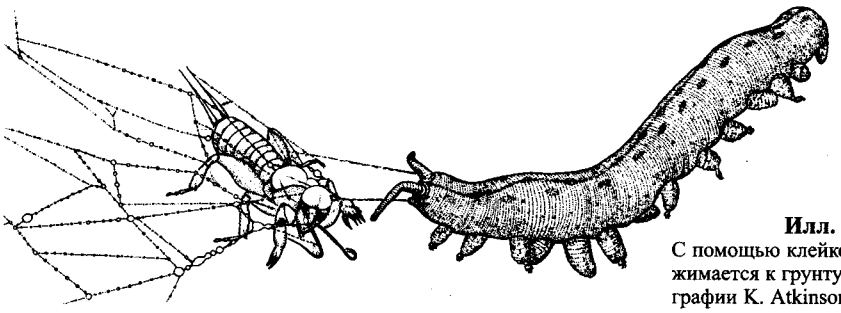
Под эпидермисом расположен необычно мощный (до 30 мкм!) базальный матрикс с коллагеновыми волокнами; они являются важной составной частью хорошо развитого кожно-мускульного мешка и в основном определяют внешнюю форму и прочность животного. В то время как у Euarthropoda изменения формы тело жёстко ограничены сильно склеротизированной экзокутикулой, у Onychophora, на-

Hilke Puhberg, Гамбург



Илл. 574. Анатомия самки Onychophora, вид сбоку. По Pearse и Buchsbaum (1987), с изменениями.

http://jurassic.ru/



Илл. 575. Onychophora. Ловля добычи.
С помощью клейкого секрета слизевой железы сверчок прочно прижимается к грунту и затем переваривается вне кишечника. По фотографии K. Atkinson, с изменениями C. Brockmann, Гамбург.

оборот, форма тела может меняться очень сильно, что обеспечивает тонкая кутикула вместе с эластичным базальным матриксом.

Так, *Peripatopsis*, имеющий длину 3 см в состоянии покоя, при ходьбе легко растягивается вдвое и, соответственно, становится у́же; местами диаметр тела может уменьшаться до 1/9 части от первоначального значения.

Вся поверхность тела онихофор густо усажена папиллами, которые покрыты чешуйками и различаются окраской, формой и размерами. Большинство этих папилл снабжены чувствительными щетинками и служат механо- или хеморецепторами (илл. 577).

Мускулатура не разделена посегментно, в отличие от типичного (исходного) состояния у аннелид. Она состоит из внешнего слоя кольцевых мышц и расположенных под ними косых и сильных продольных мышц. В ходильные ноги заходят и дорсовентральные, и поперечные мышцы (илл. 576).

Согласно новым данным электронной микроскопии мышечные волокна покровов тела онихофор отличаются от поперечнополосатых мышц Euarthropoda и от косо исчерченных мышц аннелид: они демонстрируют специфическую форму поперечной исчерченности, которые обеспечивают более сильное изменение длины, чем обычные поперечнополосатые мышцы.

Полость тела — миксоцель (гемоцель), которая закладывается у эмбриона как вторичная полость тела (целóм), но в процессе дальнейшего развития она преобразуется или резорбируется и объединяется с первичной полостью тела. Остатки целома сохраняются в виде мешочков нефридиев и слюнных желёз, а также полости гонад. На поперечном срезе тела можно различить типичную анатомическую организацию онихофор: боковые дорсовентральные мышцы разграничивают большую медианную полость и меньшие парные боковые камеры (латеральные синусы) (илл. 576). В спинной части **перикардиальная септа** (дорсальная диафрагма) отделяет перикардиальный синус от висцерального.

Нервная система состоит из большого парного надглоточного ганглия над пищеводом, и **брюшной нервной цепочки** (илл. 574). Два вентральных продольных ствола цепочки широко отделены друг от друга и в каждом метамере соединены девятью-десятью тонкими комиссурами. В каждом сегменте от продольных стволов отходят только восемь нервов, включая два ножных нерва. Таким образом, число комиссур не соответствует числу нервов в одном сегменте. Также отсутствуют указания на латеральные и дорсальные продольные нервы.

Только в сердце онихофор проходит либо один дорсальный нерв (у Peripatidae), либо три (у Peripatopsidae).

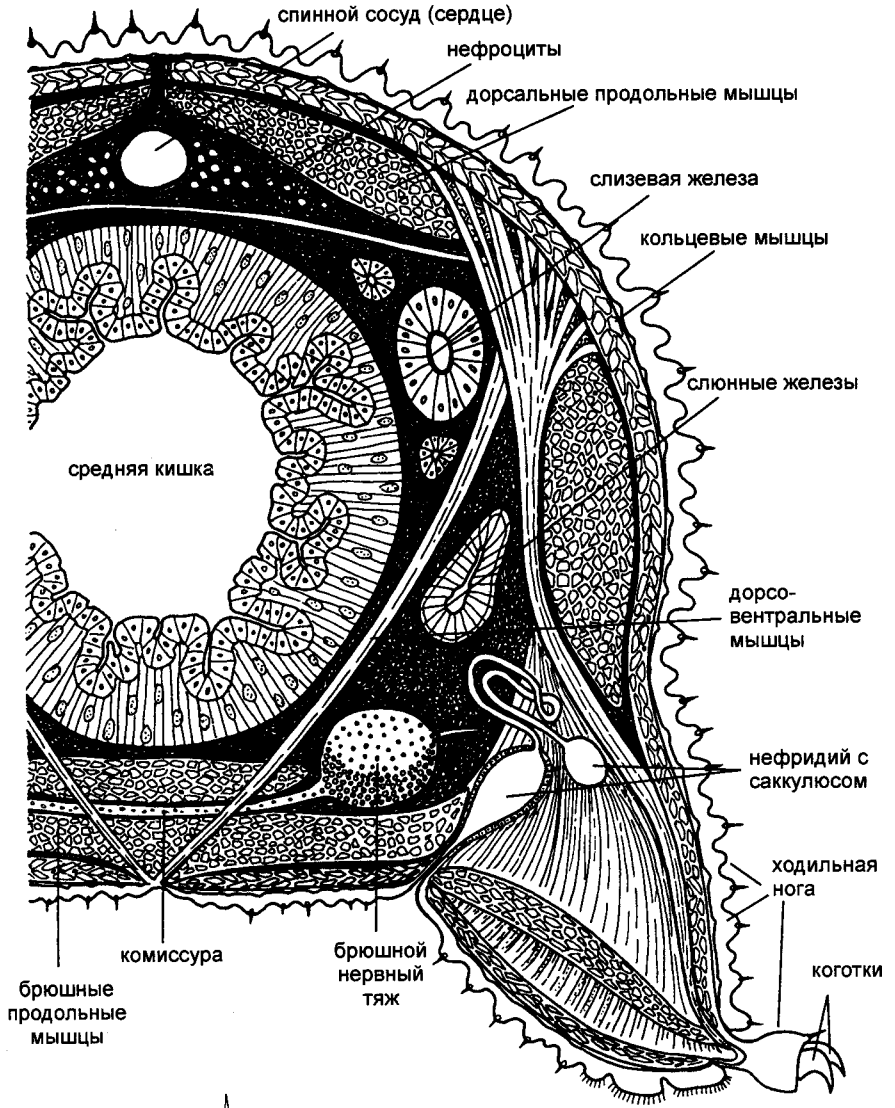
Клеточные тела вентральных нейронов распределены более или менее регулярно над продольными стволами; над ними находится система нервных волокон, среди которых и гигантские волокна. Поэтому ганглии чётко не различаются. Тем не менее, нервная система состоит не из нервных тяжей, а разделена на нейромеры.

В онтогенезе нервная система формируется из парных сегментарных эктодермальных утолщений. Они отчётливо видны и у взрослых животных — посредине между ходильными ногами (так называемые «вентральные органы»), а также и под мозгом в качестве инфрацеребрального органа (гипоцеребрального тела); эти органы выполняют, в том числе, и нейросекреторную функцию. **Мозг** (надглоточный ганглий) состоит из трёх отделов: прото-, дейто- и тритоцеребрума. Имеются непарное центральное тело, три глобулы грибовидных тел (типичные для артропод ассоциативные центры) и мост протоцеребрума. Большой дейтоцеребрум образует второй отдел головного мозга; от него отходят нервы антенн, которые в онтогенезе закладываются позади рта. Сзади от дейтоцеребрума расположен существенно более мелкий тритоцеребрум. От него идут нервы ко рту и к передней кишке, образующие стоматогастрическую нервную систему. Под глоткой проходят комиссуры тритоцеребрума.

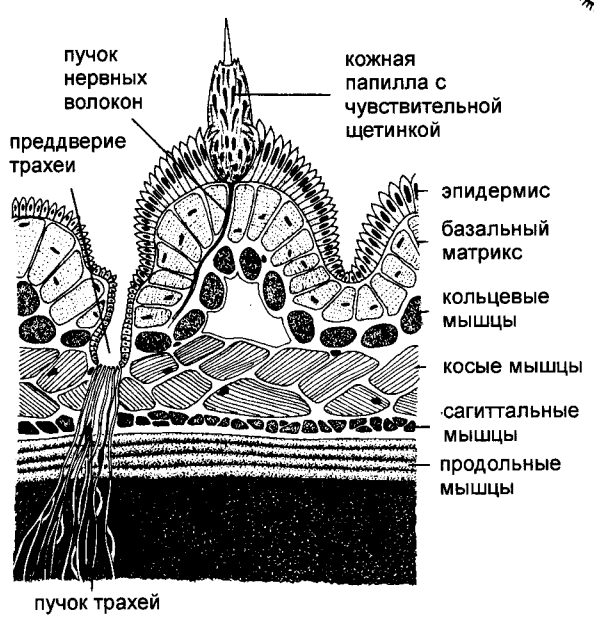
Два **пузыревидных глаза** с линзой (диаметром 0,2–0,3 мм) расположены дорсально у основания антенн (илл. 581A). Они иннервируются архицеребрумом. В онтогенезе глаза возникают из эктодермы: зачатки впячиваются и отшнуровываются.

Глаза онихофор служат, главным образом, для восприятия направления и интенсивности освещения, поскольку, будучи ночными животными, онихофоры избегают дневного света. *Typhloperipatus williamsoni* и *Tasmanipatus*

http://Jurassic.ru/



Илл. 576. Onychophora. Схематический поперечный разрез через середину туловища.
По Snodgrass (1938) и другим авторам, с изменениями.

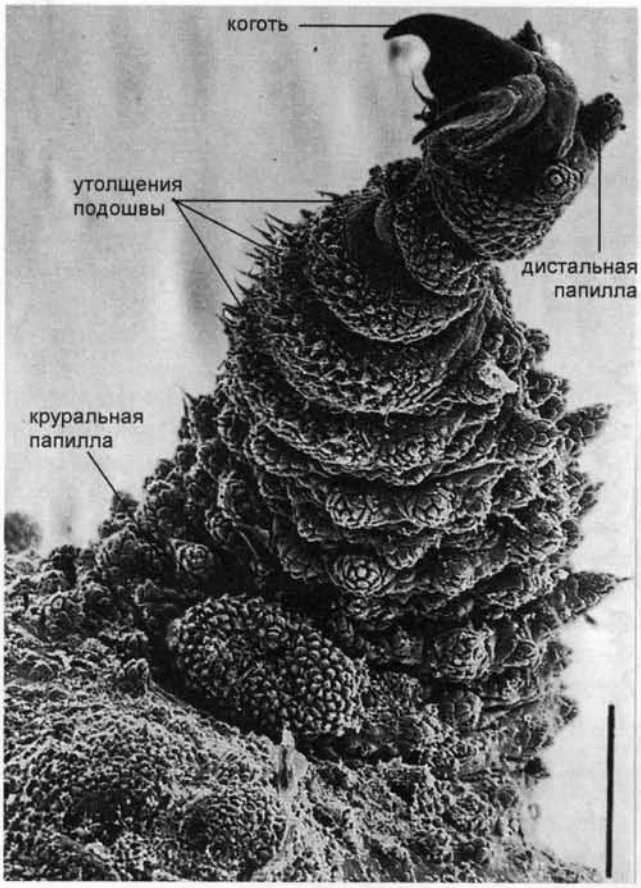


Илл. 577. Onychophora. Продольный разрез через покров тела с головной папиллой (механорецептор) и пучком трахей.
По Gaffron (1883) и Pflugfelder (1968).

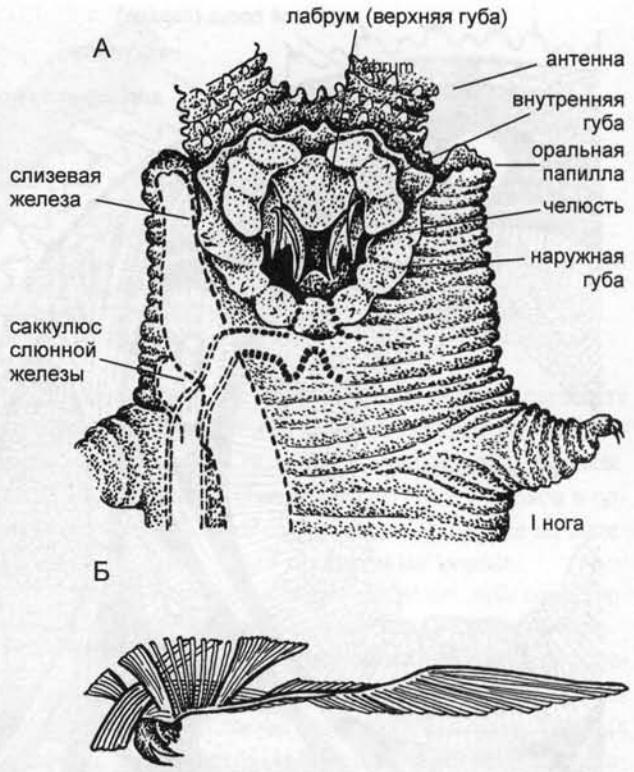
anophthalmus лишены глаз, так же как и пещерные виды *Peripatus alba* и *Speleoperipatus spelaeus*.

Покровы снабжены большим количеством **рецепторов**, некоторые из которых имеют сложное строение, особенно те, что расположены на антеннах (илл. 581Б), в преддверии рта и на подошве лапок. Тонкая структура рецепторов сходна с таковой у Euarthropoda. Наиболее часто встречающийся тип сенсилл находится в покровах спинной стороны. Эти так называемые кожные папиллы снабжены чувствительными щетинками, которые чувствуют прикосновение. На кольцевых бороздках кончиков антенн встречаются колбовидные сенсиллы, ограниченные нежной кутикулой, выпуклой, подобно часовому стеклу. На утолщённых губах преддверия рта расположены конические чувствительные почки с дистально видоизменённой кутикулой — вероятно, они являются хеморецепторами. Предполагается также наличие гигро- и терморецепторов. Кроме того, онихофоры весьма чувствительны к движению воздуха.

http://jurassic.ru/

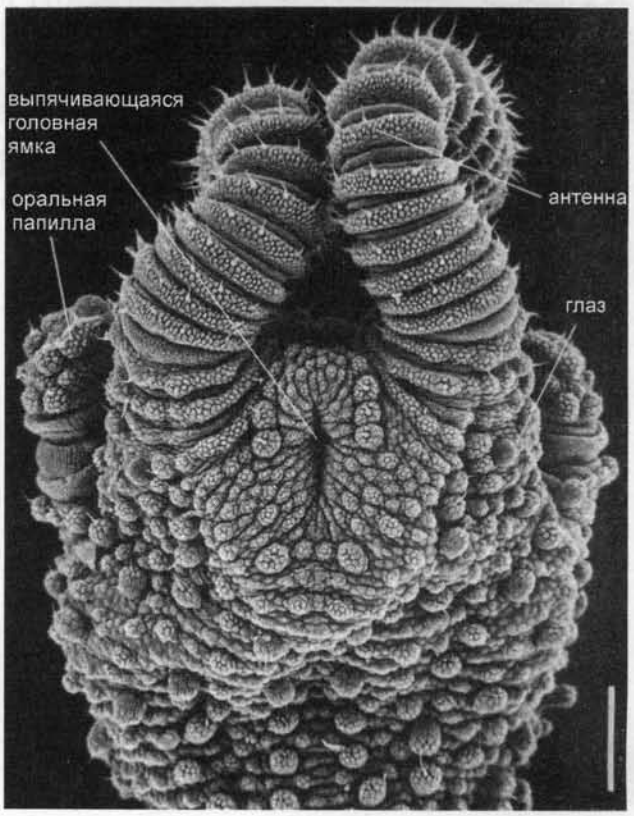


Илл. 578. Ходильная нога *Opisthopatus cinctipes* с круральной папиллой.
СЭМ, масштаб 100 мкм. Оригинал H. Ruhberg, Гамбург.



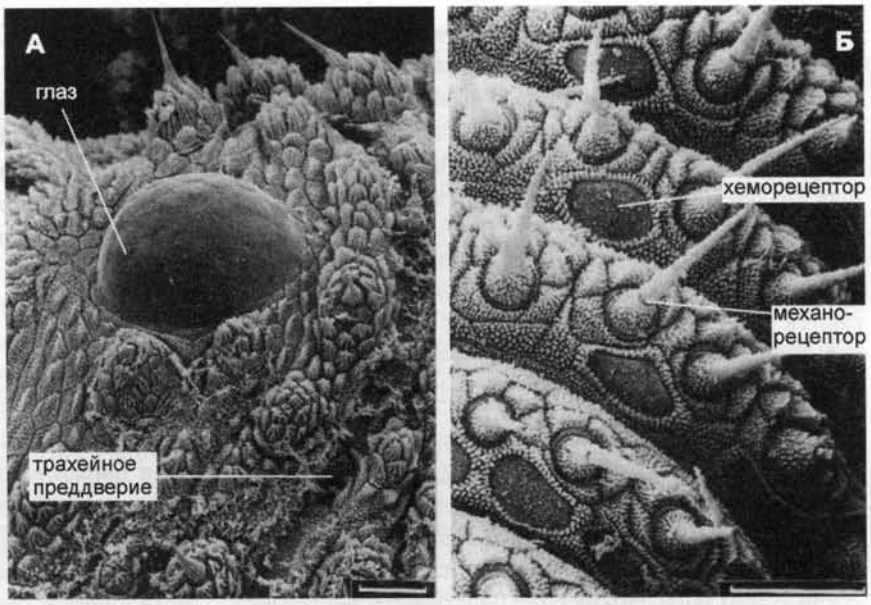
Илл. 579. Детали Peripatopsidae.
А — *Peripatopsis capensis*. Голова, вид снизу. Б — «мандибулы» (челюсти) с аподемой и мышцами. По Balfour (1883) и Purcell (1900), с изменениями.

Пищеварительная система просто устроена. Кишка, свободно расположенная в миксоцеле, протянута вдоль всего тела. Вентральный рот ведёт в мускулистую глотку, выстланную хитином. Далее следует пищевод, энтодермальная средняя кишка (где происходит пищеварение и всасывание) и эктодермальная задняя кишка. В преддверии рта расположены парные серповидные ротовые крючья (которые часто называют мандибулами или челюстями) (илл. 579А,Б), каждый на низком цоколе. В отличие от мандибул ракообразных, они представляют собой преобразованные **дистальные части конечностей**. Принцип их работы также иной: они двигаются вперёд и назад вдоль продольной оси тела. Трубковидные углубления эпидермиса (аподемы) позволяют ротовым крючьям закрепляться вплоть до II сегмента ходильных ног. В ротовую полость впадают парные **слюнные железы**, которые расположены по обеим сторонам от брюшной нервной цепочки и протянуты в туловище далеко назад. Они происходят от зачатков нефридиев сегмента ротовые папилл. Как остатки целома, слюнные железы обладают также



Илл. 580. *Cephalofovea tomahmontis*. Головной орган самца, вид сверху.
СЭМ, масштаб 30 мкм. Оригинал H. Ruhberg, Гамбург.

http://jurassic.ru/



Илл. 581. Onychophora. Органы чувств.
А — глаз одного австралийского вида. Б — фрагмент кончика антенны с рецепторами (Peripatopsidae). СЭМ, масштаб 30 мкм. Оригинал H. Ruhberg, Гамбург.

вместительным эпителиальным мешочком (саккулюсом) из подоцитов и ресничным нефростомом. В этих железах образуется слизь и ферменты для **внекишечного пищеварения**. Кроме того, железы выполняют выделительную функцию.

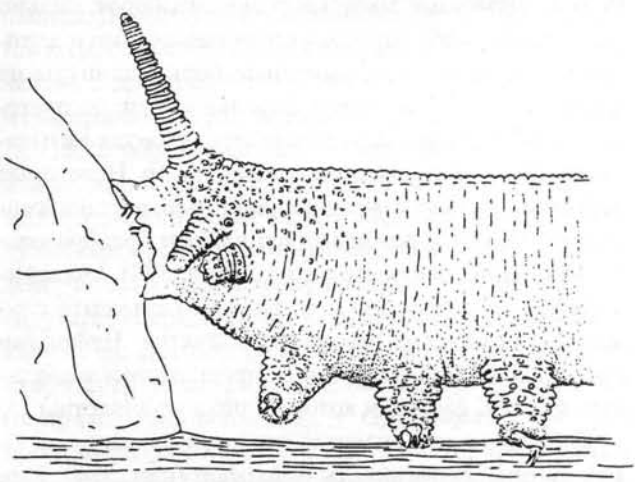
Биология питания онихофор характеризуется многими особенностями. Жертвы — подвижные наземные членистоногие (например, мокрицы, сверчки, тараканы, термиты, пауки, личинки жуков) сначала фиксируются клейкими выделениями слизевых желёз (см. ниже) (илл. 575). Эти выделения могут разбрызгиваться из **оральных папилл** на расстояние до 50 см. Количество выбрасываемого секрета зависит от размера жертвы. Секрет, это протеины в водном буферном растворе глициновой и глутаминовой кислот. На воздухе секрет утрачивает клейкость в течение 10 минут, застывает и становится ломким. Пополнение количества секрета происходит в течение 24 часов. Местонахождение жертвы определяется с помощью разнообразных сенсилл (например, антеннальных). Вздутые губы ротовой полости, снабженные хеморецепторами, прочно прикрепляются к жертве (илл. 582), ротовые крючья распарывают её кутикулу, и затем в рану поступают ферменты слюнных желёз, с помощью которых идёт **наружное переваривание**. Пищевая кашица — внутренности жертвы — засасывается в пищеварительный канал и затем переваривается и накапливается в средней кишке. Очевидно, онихофоры могут заглатывать и твёрдую пищу, поскольку в их кишечнике находили полные покровы пауков и непереваренные части тела других онихофор.

Эпителий средней кишки выполняет функции, которые у Euarthropoda разделены между различными органами: секреции, всасывания, накопления и выделения. Эти функции осуществляются клетками всего двух типов.

Онихофоры могут голодать до трёх месяцев, но при наличии доступной пищи могут поглощать её в большом количестве. Неусвоенные остатки заключаются в перитрофическую мембрану и выводятся наружу.

Внутренние органы прямо снабжаются кислородом с помощью многочисленных **трахей** (воздушно-сосудистая система). Соответственно, **кровеносная система** может иметь простое строение. Артерии и вены отсутствуют, за исключением одного крупного сосуда, снабжающего кровью антенны. Гемолимфа («кровь») перетекает прямо в полости тела. **Сердце** — почти такая же длинная, как тело, мускульная трубка, подвешенная дорсально под стенкой тела и вентрально связанная мышечными волокнами с перикардиальной септой. Перикардиальный синус сообщается отверстиями с остальной полостью тела. В каждом метамере у сердца есть пара щелевидных остий.

Гемолимфа содержит, минимально, пять типов гематоцитов: прогемоциты, гиалоциты, макрофаги, сферулоци-



Илл. 582. Питание онихофоры.
По Manton (1977).

http://jurassic.ru/

ты и гранулоциты. Они различаются, прежде всего, своими размерами и характером зернистости.

В отличие от Antennata, у онихофор отверстия трахей (илл. 577) расположены на теле нерегулярно, по 19–75 на сегмент. У некоторых видов есть головные трахеи, находящиеся вблизи глаз.

Трахеи онихофор появляются обычно только в постэмбриональном развитии. У ювенильных особей их отверстия находятся ещё на поверхности тела, а позднее впячиваются таким образом, что образуют трахейные сумки, преддверия которых неправильно называют стигмами. Далее от трахейных сумок характерными пучками отходят многочисленные тонкие дыхательные трубочки. Они неразветвлённые и могут быть такой же длины, как тело. Наряду с пучками трахей, имеется большое число одиночных трахей, в которых каждой трубке соответствует одна конечная клетка. Поскольку трахеи онихофор не могут самостоятельно закрываться (а только пассивно, при изменении формы тела), потери воды при сравнительно низкой влажности велики, в связи с чем животные постоянно привязаны к биотопам с высокой влажностью воздуха.

Как и у аннелид, в каждом сегменте закладывается одна пара **нефридиев** (сегментарных органов — илл. 574, 576). Они снабжены (как у Euarthropoda) целомическими мешочками (**саккулюсами**), чей эпителий из подоцитов (так же, как в целомических полостях аннелид) функционирует как поверхность фильтрации. Ресничный канал нефридия ведёт из мешочка в сократимый мочевой пузырь и далее — в выводной проток, выстланный тонкой хитиновой кутикулой, открывающийся обычно вентрально в основании ноги.

В качестве дополнительных органов выделения служат нефроциты, расположенные в различных местах полости тела, например в области сердца. Стенки кишки также выделяют соединения азота.

Нефридии первых трёх сегментов ходильных ног мельче и лишены нефростомов — возможно, они функционируют как экзокринные железы. Нефридии IV и V сегментов ходильных ног, наоборот, сильно увеличены, снабжены большими мешочками и длинными каналами, а их выводные поры сдвинуты на подошвы. От VI сегмента ходильных ног до прегенитального сегмента располагается ряд так называемых «типичных» нефридиев онихофор. Некоторые нефридии сильно изменены, например, расположенные в сегменте с ротовыми папиллами преобразованы в большие слюнные железы (илл. 574). Модифицированные нефридии генитального сегмента служат для выведения половых продуктов. Нефридии последнего сегмента у самцов превратились в анальные железы, функции которых пока не известны.

Обширные **слизевые (защитные) железы** — характерная особенность онихофор (илл. 574). Они сильно разветвлены и тянутся через центральную часть туловища поверх кишки. По своему происхождению слюнные железы являются впячиваниями эктодермы. Производящая секрет часть железы находится в задней половине туловища и состоит из длинного, трубковидного отдела с кустистыми разветвлениями. Он продолжается вперёд в виде разветвлённого мускулистого канала, который служит для накопления секрета. Выводное отверстие каждой из двух слизевых желёз находится на **оральной папилле**. Эти папиллы представляют собой короткие, изменённые ходильные ноги без коготков; они расположены рядом со ртом.

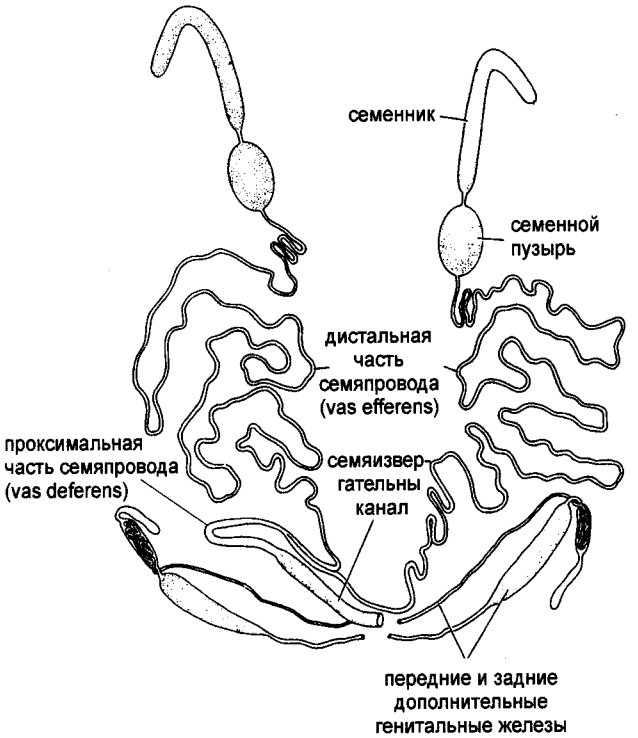
Онихофоры **раздельнополы**. Правда, известна одна партеногенетическая популяция *Epiperipatus imthurni* на Тринидаде. Самки крупнее, шире и тяжелее, чем самцы того же вида; часто у самок больше ходильных ног. Гонады формируются путём слияния парных дорсальных участков целома нескольких сегментов в единый мешок. Женские половые пути (илл. 574) состоят из первоначально парных **яичников**, которые могут срастаться целиком или частично. Они подвешены связками к перикардиальной септе. Яйца в яичнике крепятся к фолликулярному стебельку, они могут свисать в полость тела («экзогенные») или оставаться в яичнике («эндогенные»). Отходящие от места прикрепления яиц длинные парные яйцеводы имеют форму петли и занимают большую часть тела самки. Вблизи от яичников образуется ресничный семяприёмник, а также яйцевой мешок (receptaculum ovorum). Задняя часть яйцеводов живородящих видов выполняет функцию матки, содержащей в узловатых вздутиях эмбрионы на разных стадиях развития. Яйцеводы впадают в непарное мускулистое влагалище эктодермального происхождения, чьё отверстие находится вентрально перед анусом.

У яйцекладущих форм (например, *Ooperipatus*, *Ooperipatellus*), а также у одного яйцеживородящего вида (*Austroperipatus eridelos*), имеется яйцеклад длиною с ходильную конечность.

Трубковидные, всегда парные **семенники** самцов находятся в передней части туловища (илл. 583). Каудально за ними следуют семенные пузыри (vesiculae seminalis), в которых происходит сперматогенез. Далее следуют трубковидные участки семяпроводов, где идёт последовательное формирование сперматофоров: парные тонкие, извитые и сжатые в клубки каналы vasa efferentia соединяются в непарный, более короткий и прямой канал vas deferens. Толстостенный конечный отдел непарного канала часто дифференцирован в мускулистый семяизвергательный канал ductus ejaculatorius.

У самцов онихофор всегда есть дополнительные генитальные органы — передняя пара эктодермальных же-

http://jurassic.ru/



Илл. 583. *Opisthopatus cinctipes*. Мужская половая система. По Purcell (1900), с изменениями.

лёз и задняя пара целомических желёз в задней части тела, а также часто имеются эктодермальные круральные железы во многих сегментах туловища, открывающиеся характерными порами вентрально вблизи основания ног. О функциях этих желёз пока известно немногое. Вполне возможно, что при переносе сперматофоров передаются также аттрактанты (феромоны) и смазочная жидкость.

Размножение и развитие

Спаривание наблюдали лишь у немногих видов. Так, самцы *Peripatopsis* прикрепляют сперматофоры без разбора к поверхности тела самок.

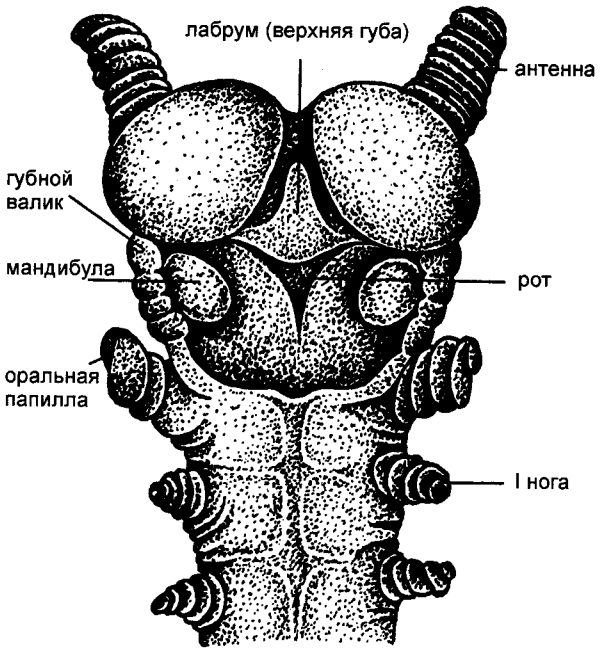
К месту прикрепления сперматофора собираются гемоциты, вероятно, руководствуясь хемотаксисом. Далее, в течение десяти дней покров перфорируется; выходящие из сперматофора сперматозоиды пучками проходят через полость тела, попадают в яичники и оплодотворяют яйца.

Однако у неотропических видов сперматофоры или сперматозоиды передаются в половое отверстие самки. Так, спаривание самок *Peripatus acacioi* происходит по достижении ими пяти–девяти месяцев, а у *Macroperipatus torquatus* — уже на третьем месяце жизни. В последнем случае самец производит один крупный и сложный овальный сперматофор, который приклеивается у полового отверстия самки. В это время длина ещё несформированных половых путей самки достигает всего 4–5 мм. Через короткую матку спермии из сперматофора попадают в семяприёмник, где они сохраняются, вероятно, в течение всей жизни, чтобы вовремя обеспечивать оплодотворение зрелых яиц.

В Австралии недавно было найдено много новых видов онихофор, самцы которых имеют своеобразные органы на голове (илл. 580). Это либо поля папилл и выпячивающиеся головные ямки, либо сложные органы, где из головной борозды выворачиваются наружу крючья или иглы. По первым наблюдениям, эти головные органы служат для хранения сперматозоидов. Однако пока неясно, как происходит передача сперматозоидов от самцов к самкам, поскольку между головными и половыми органами нет прямой связи — половые отверстия расположены у обоих полов вентрально между ногами последней пары, перед анусом. Головные органы есть лишь у немногих самок, и в этом случае их строение очень простое (например, в форме обычного углубления); таким образом, эти структуры отчётливо демонстрируют половой диморфизм. Он выражается ещё и в том, что у самцов есть вторичнополовые генитальные железы и генитальные папиллы (круральные и анальные железы).

С малым числом видов и однотипной внешностью онихофор контрастирует удивительное разнообразие способов их развития. Решающим в определении способа дробления является количество желтка в яйце. Дробление яйца может быть полным равномерным (у *Epiperipatus trinidadensis*) или поверхностным (у *Peripatoides novaezealandiae*). Между этими двумя типами дробления существуют переходы. Дальнейшее развитие демонстрирует большое разнообразие вариантов. У *Paraperipatus amboinensis* образуется не бластопор, а первичная бороздка, в то время как у *Peripatopsis balfouri* происходит закладка бластопора и его постепенное вытягивание в длину. Далее путём медианного слияния возникают ротовое отверстие и анус. Важные филогенетические свидетельства даёт развитие целомических мешков в туловищном отделе. К сегменту антенн относится особенно крупная пара целомических мешков, закладывающаяся впереди других. К этим передним мешкам присоединяются целомические мешки сегмента с ротовыми крючьями и сегмента оральных папилл. Далее следуют целомические мешки сегментов ходильных ног. Особенностью онихофор по сравнению с другими членистыми является положение мезодермальной иммиграционной зоны позади ануса. Здесь образуется эктодермальная зона роста — довольно поздно погрузившиеся телобласты, то есть мезодерма. Различий между ларвальными и последующими постларвальными сегментами не установлено, вместо чего мезодермальные полоски сегментируются спереди назад. В то время как все исследованные до сих пор онихофоры формируют тело из «короткого зачатка» путём образования сегментов (например, Malacostraca), у *Opisthopatus cinctipes* происходит закладка тела, длина которого сходна с дефинитивной («длинный зачаток»!), причём очевидно, что фаза «короткого зачатка» пропущена.

http://Jurassic.ru/



Илл. 584. *Peripatus edwardsii*. Передняя часть эмбриона, вид снизу.
По Manton (1977), с изменениями.

Питание эмбрионов **внутри матки** (илл. 584) может осуществляться с помощью трофических пузырьков (у *Paraperipatus*), затылочного пузыря (желточного мешка) эмбриона (у *Peripatopsis*) или даже через плаценту (у неотропических Peripatidae). Эти органы обеспечивают питанием эмбрионы только на сравнительно ранних стадиях развития, позднее питание осуществляется внутри матки с помощью специальных эмбриональных оболочек и/или бахромчатых придатков конечностей. Яйцекладущие виды (например, *Ooperipatus*) откладывают свои яйца с прочной скорлупой в субстрат, вылупление происходит только через 17 месяцев. Развитие живородящих и яйцеживородящих видов длится около 6–13 месяцев. У разных видов рождается от 4 до 96 потомков. Рождение происходит в течение короткого периода в определённое время года или в течение всего года. У новорожденных полное число сегментов (эпиморфоз).

Сразу после рождения молодь напоминает взрослых особей, но тоньше и светлее окраской. Самки некоторых видов вынашивают новорожденных несколько дней на спине.

Систематика

Онихофор считают «живыми ископаемыми»: современные формы представляют таксон, в прошлом богатый видами, который лишь немного изменился за последние 500 млн. лет. Считают также, что распространение современных видов отражает их древнее происхождение (илл. 585).

После открытия онихофор их систематическое положение часто подвергали пересмотру. В оригинальной публикации (Guilding, 1826) первый описанный вид *Peripatus juliformis* был отнесён к моллюскам. В течение последующих лет онихофор относили то к аннелидам, то к членистоногим, то к гусеницам бабочек или плоским червям.

В качестве «Malacopoda», «Oncopoda» или «Pararthropoda» онихофор часто объединяли с Tardigrada и Pentastomida. Теперь эта концепция отвергнута, поскольку Pentastomida признаны одной из групп Euarthropoda. Для того чтобы считать онихофор и Tardigrada сестринскими группами, не хватает хорошо обоснованных синапоморфий. Мантон создала для онихофор, многоножек и насекомых таксон «Uniramia» («одноветвистые»). Но и для этого недостаточно однозначных синапоморфий, поэтому указанное объединение не обоснованно (см. обсуждение гипотезы «Uniramia»).

В своем плане строения онихофоры объединяют ряд признаков аннелид и членистоногих. К **симплезиоморфиям** с аннелидами относятся, прежде всего, гомономное расчленение тела и сегментарные нефридии. Общими с членистоногими признаками (**синапоморфиями**) являются α-хитиново-протеиновая кутикула, сменяемая при линьке, гемоцель с перикардиальной перегородкой и дорсально расположенное сердце в виде трубки. По особенностям развития онихофоры тоже сходны с членистоногими. Очевидные **аутапоморфии** — длинные слизевые железы с оральными папиллами, ротовые крючья, нерегулярно расположенные пучки трахей, многочисленные комиссуры нервной системы в каждом сегменте и различная дифференциация нефридиальных органов. Онихофоры воплощают в себе первый этап артроподизации.

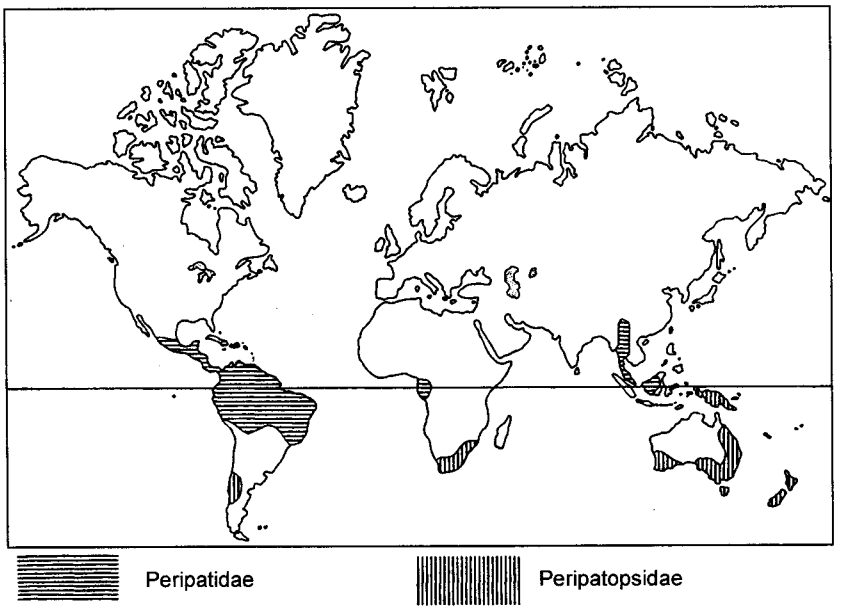
Различают два таксона онихофор: Peripatidae и Peripatopsidae (илл. 585).

Peripatidae. — Окраска обычно коричневая или красноватая; 19–43 пары ног, их число сильно варьирует в пределах вида. Половое отверстие расположено вентрально между ногами предпоследней пары. Все виды живородящие; эмбрионы неотропических видов питаются с помощью подобия плаценты. Распространены прерывисто в экваториальном поясе: Центральная и Южная Америка, Западная Африка, Малайзия, Ассам, Борнео. Большинство видов населяют Неотропическую область.

Peripatus juliformis, длина около 10 см. — *Typhloperipatus williamsoni*, около 7 см. — *Macroperipatus torquatus*, около 15 см.

Peripatopsidae. — Окраска яркая, с голубыми, жёлтыми, красными и чёрными компонентами, часто со сложным узором. Число пар ног от 13 до 29. Если число пар ног не более 17, то в пределах вида их число не изменяется,

http://jurassic.ru/



Илл. 585. Распространение онихофор.
Есть и находки на Галапагосских, а также Больших и Малых Антильских островах. Оригинал H. Ruhberg, Гамбург.

если более 17 — незначительно варьирует. Половое отверстие расположено вентрально между ногами последней пары или позади них. Живородящие (с затылочным желточным мешком или трофическим пузырём), некоторые виды яйцеживородящие или яйцекладущие. Распространены исключительно в южном полушарии (в пределах древней Гондваны): Чили, Южная Африка, Австралия, Тасмания, Новая Зеландия и Новая Гвинея.

Peripatopsis moseleyi, длина около 5 см. — *Paraperipatus amboinensis*, около 5 см. — *Peripatoides novaezealandiae*, около 6 см.

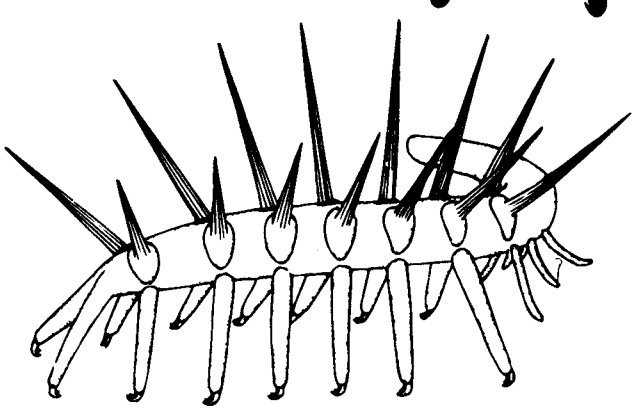
† Xenusia

Существует несколько ископаемых форм из нижнего и среднего кембрия (570 млн. лет назад), близких к онихофорам. Их положение в предковой линии пока точно не установлено и они объединены в плезион* †Xenusia, например, †*Aysheaia pedunculata* (сланцы Бэрджес/Burgess Shale, Британская Колумбия), †*Hallucigenia sparsa* (сланцы Burgess, Британская Колумбия) (илл. 587), †*H. fortis* (южный Китай), †*Xenusion auerswaldae* (дилювиальные наносы, Mark Brandenburg и Hiddensee), †*Luolishania longicruris*, †*Onychodictyon ferox* (илл. 586), (Chengjiang, южный Китай).

Все эти виды были найдены в морских отложениях. В отличие от них, похожий на онихофор вид *Helenodora inopinata* из так называемого продуктивного карбона (около 350 млн. лет; фауна Mazon Creek, Чикаго) был найден, предположительно, в пресноводных отложениях.



Илл. 586. †*Onychodictyon ferox*.
Chengjiang (южный Китай). Нижний кембрий. Оригинал J. Bergström, Стокгольм



Илл. 587. †*Hallucigenia sparsa*.
Новая реконструкция (кембрий, сланцы Бэрджес/Burgess Shale, Британская Колумбия, Канада). Из Ramsköld (1992).

* Плезион — специальная надродовая категория для ископаемых групп, которая достаточно хорошо опознаётся, но не относится ни к одному из высших таксономических таксонов (*ред.*)

http://Jurassic.ru/

2. Tardigrada, Тихоходки

Тихоходки — мелкие (обычно менее 1 мм) водные многоклеточные с прямым развитием. Они населяют как постоянно влажные системы пустот (в морях, солоноватых и пресных водах), так и пустоты, временно содержащие воду, где эти организмы часто достигают высокой численности. Морские тихоходки живут на поверхности или в толще осадков, от песчаных побережий (мезопсаммон*) до больших глубин: на водорослях, на других беспозвоночных животных, иногда даже как паразиты (например, *Tetrakentron synaptae*). Пресноводные тихоходки населяют береговую зону озёр, держатся на гниющих листьях, стеблях растений и погружённых в воду подушках моха. «Наземные» тихоходки обычны на влажных моховых кочках, лишайниках и в почве, в субстратах, которые периодически высыхают и хорошо аэрируются. Плотность популяций тихоходок, например в подушках мха, варьирует от 5 до 200 экз./см^2 и коррелирует с климатическими условиями, прежде всего с влажностью, температурой и количеством пищи. На сегодня известно около 600 видов, многие из которых эврибионтные космополиты, разносимые на большие расстояния птицами и насекомыми в виде яиц и покоящихся стадий.

Строение

Тело цилиндрической формы, состоящее из обычно нечётко отграниченной головы и четырёх туловищных сегментов (илл. 588); тело покрыто кутикулой (илл. 591), которая отделяется от однослойного эпидермиса при каждой линьке. Иногда кутикула утолщена местами, часто скульптурирована специфично для вида, снабжена нитевидными и крыловидными придатками и шипиками (илл. 589, 590В). Проницаемая для воды кутикула состоит из склеротизированных протеинов и липидов и структурно делится на слои эпикутикулы, интракутикулы и содержащей хитин прокутикулы (илл. 591). У видов родов *Florarctus* и *Wingstrandarctus* эпикутикула образует на голове углубления в виде сумки, содержащие (симбиотические?) бактерии.

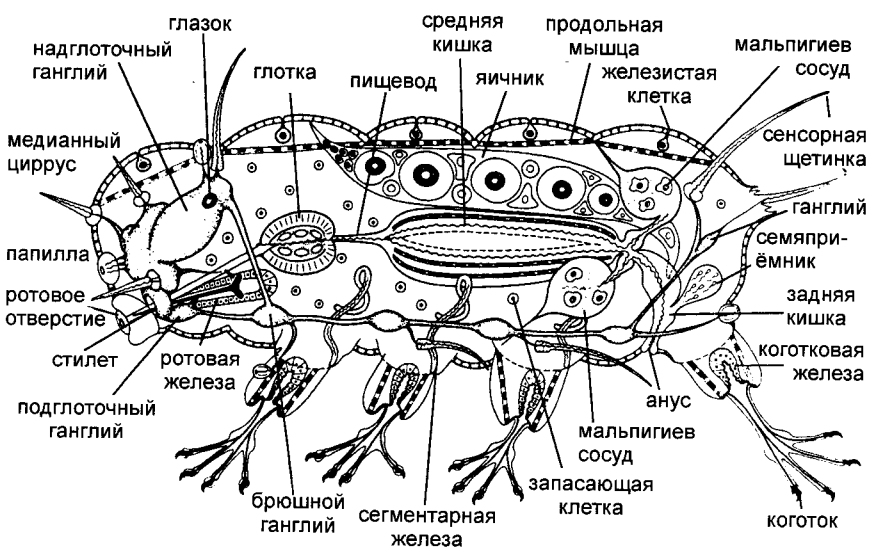
Четыре пары **ходильных ног** не имеют обычно каких-либо внешних признаков расчленения. На их концах расположены пальцы с коготками (илл. 588) или прикрепительными пластинками (илл. 588, 589В). В других случаях одинаковые или различные коготки, которые образованы эпидермальными коготковыми железами, находятся непосредственно на вершине конечности (илл. 589Б). При передвижении нога сначала втягивается при сокращении мышц конечности; вслед за этим нога снова вытягивается за счёт высокого внутреннего давления в полости тела.

У видов рода *Hexapodius* (Macrobiotidae) задние ноги редуцированы до маленьких обрубков, иногда ещё снабжённых крошечными коготками или уже без них.

Метамеры в группах мышечных волокон несут признаки как гладких, так и косоисчерченных **мышц**.

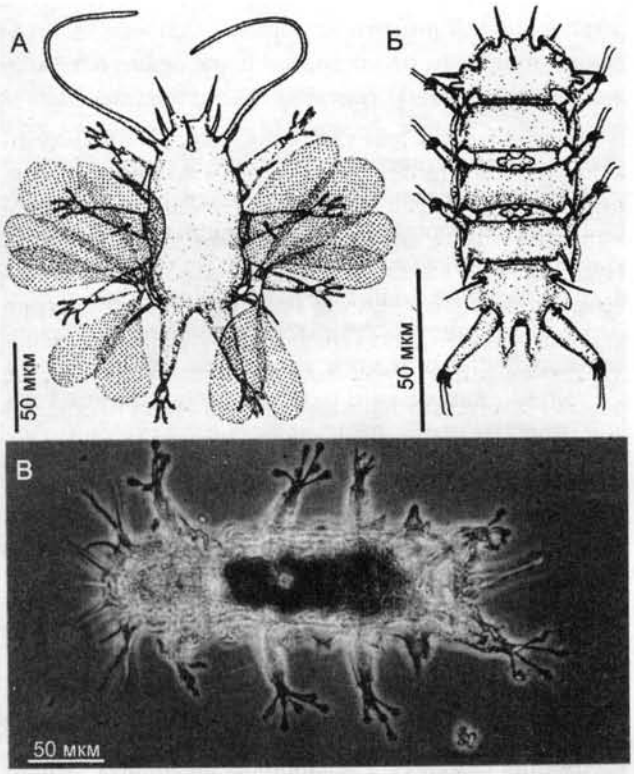
Hartmut Greven, Дюссельдорф

* Мезопсаммон — микроскопические животные, обитающие в промежутках между песчинками пляжей морей и пресных водоёмов. Мезопсаммаль — совокупность капиллярных пространств между песчинками, то есть биотоп мезопсаммона (*прим. ред.*).



Илл. 588. Строение тихоходок. Синтетическая схема, включающая признаки нескольких таксонов. Оригинал R.M. Kristensen, Копенгаген.

http://Jurassic.ru/



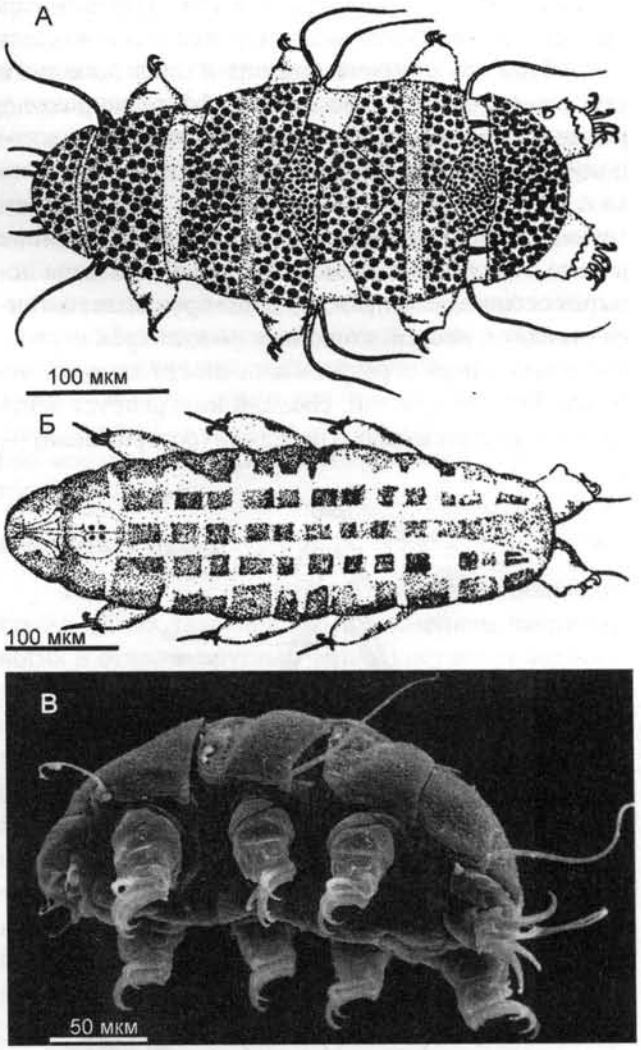
Илл. 589. Heterotardigrada.
А — *Tanarctus velatus*, мезопсаммон, Галапагосские острова. Б — *Stygarctus*, многочисленный вид. В — *Batillipes* sp., мезопсаммон, восточное побережье США. А, Б — по данным различных авторов из Greven (1980); В — оригинал R.M. Rieger, Инсбрук.

Мышцы стилетов (см. ниже) и некоторые продольные мышцы тела и мышцы конечностей у Heterotardigrada поперечнополосатые; однако проходящие вдоль средней кишки внутренностные мышцы у Eutardigrada гладкие.

Кишечный тракт начинается с расположенного терминально или субтерминально ротового отверстия, часто окружённого кутикулярными ламеллами. В следующую за ртом трубку с каждой стороны впадает по крупной железе с образованным ею обызвествлённым **стилетом** (илл. 588, 592). Стилеты служат для прокалывания пищи растительного (водоросли, листочки мха) и животного (коловратки, нематоды, энхитреиды, а также другие тихоходки) происхождения. Подвижность стилетов обеспечивается несколькими специальными мышцами (илл. 592). Происхождение ротовых желёз от коготковых желёз и стилетов от коготков редуцированных конечностей допускается, но до сих пор не доказано.

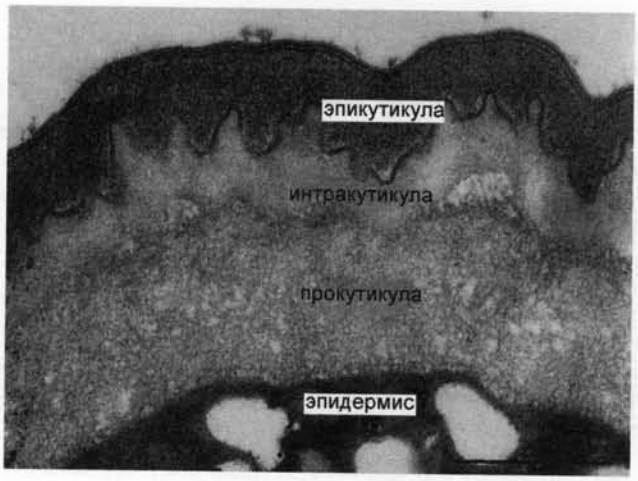
Мускулистая глотка (**фаринкс**) работает как насос; она может быть снабжена кутикулярными пластинками или утолщениями (плакоидами). Тонкий и также выстланный кутикулой пищевод переходит в среднюю кишку. У Mesotardigrada и Eutardigrada в месте её перехода в заднюю кишку имеются две латеральные и одна дорсальная «железа» с клетками, осуществляющими активный транспорт веществ (клетки отличаются многочисленными митохондриями и увеличенными поверхностями). Эти железы называются **мальпигиевыми сосудами;** вероятно, они выполняют функции осморегуляции и выделения. Выстланный кутикулой эпителий задней кишки местами утолщён и образует ректальные папиллы. У Heterotardigrada конечная кишка проходима только во время дефекации, которая всегда сопряжена с линькой.

Животные могут быть бесцветными и прозрачными, а также жёлтыми, коричневыми, кирпично-красными или зелёными. Окраска в большой степени зависит от содержимого кишечника и от пигментов, в том числе и каротиноидов.



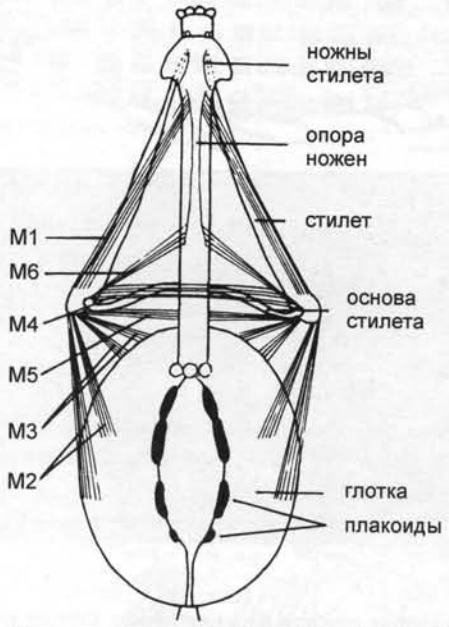
Илл. 590.
А — *Echiniscus trisetosus* (Heterotardigrada). Обычен во мхах и лишайниках. Б — *Ramazzottius oberhaeuseri* (Eutardigrada). Часто встречается во мхах и лишайниках. В — *Echiniscus testudo* (Heterotardigrada). Часто встречается в подушках мха и лишайниках, ксерофил. СЭМ. А, Б — по данным различных авторов из Greven (1980); В — оригинал H. Greven, Дюссельдорф.

http://jurassic.ru/



Илл. 591. Спинная кутикула *Macrobiotus hufelandi*. ТЭМ. Масштаб 0,4 мкм. Оригинал H. Greven, Дюссельдорф.

Нервная система состоит из надглоточного ганглия, который неодинаково дифференцирован у различных групп, и подглоточного ганглия, к которому присоединена двойная брюшная нервная цепочка с четырьмя парами ганглиев (илл. 588). Надглоточный и подглоточный ганглии и окологлоточное кольцо объединяют элементы нервной системы четырёх сегментов. От каждой пары брюшных ганглиев отходят с каждой стороны не менее трёх нервов. Каудальный нерв образует в конечности данного сегмента боковой ганглий, средний иннервирует вентральную группу мышц, а передний (ростральный) — дорсальную. Коннективы нервной цепочки оканчиваются по бокам от четвёртой пары брюшных ганглиев в двух боковых ганглиях, расположенных вблизи ануса.



Илл. 592. Буккальный аппарат *Macrobiotus hufelandi*, вид с брюшной стороны.
M1–M6 — мышцы. M1 выдвигает стилет вперёд, M2 и M3 — ретракторы стилета, M4–M6 препятствуют срыву стилета. Из Greven (1980), по Marcus (1929).

У Heterotardigrada надглоточный ганглий иннервирует «головные придатки» — обычно расположенные с обеих сторон щетинки, папиллы и шишковидные образования (илл. 589, 590B). На голове у Eutardigrada есть не менее четырёх сенсорных полей (хемо- и механорецепторы?). Последние представлены трубчатыми телами, которые до сих пор найдены только у артропод. В надглоточном ганглии с каждой стороны часто находится простой глазок с пигментным бокалом, содержащий одну зрительную клетку.

Свободно плавающие в полости тела клетки (гемоциты) служат для запасания резервных веществ (липидов, гликогена), а также, вероятно, для защиты от проникающих чужеродных веществ. Органы кровообращения и дыхания отсутствуют.

Самцы обычно меньше самок и отличаются формой коготков передних ног, приспособленных для удержания самки (у *Pseudobiotus megalonyx*, *Milnesium tardigradum*). У самцов имеется гонопор в форме розетки (у Heterotardigrada) и всегда парные гонодукты. У некоторых видов (*Hypsibius*, *Macrobiotus*), а также у многих морских Heterotardigrada имеются семяприёмники.

Гонада — дорсально расположенный, непарный мешок (остаток вторичной полости тела?), открывающийся в преанальный гонопор (Heterotardigrada) или в заднюю кишку (Eutardigrada).

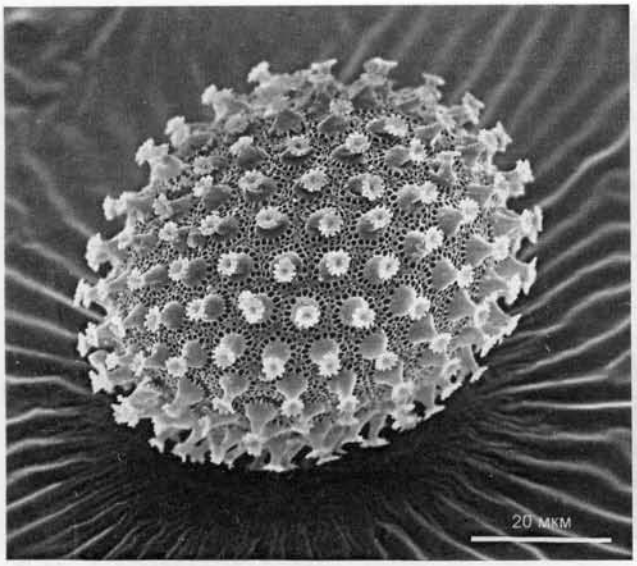
Яичник по своему строению напоминают мероистический-политрофный тип яичников насекомых. Яйца откладываются либо свободно, либо в сброшенную во время линьки старую кутикулу. В первом случае оболочка яйца снабжена особыми выростами хориона, имеющими также важное таксономическое значение (илл. 593). Оплодотворение яиц происходит почти всегда прямо в яичнике, реже после откладывания.

Размножение и развитие

Тихоходки раздельнополы, за исключением некоторых Eutardigrada (например, виды *Isohypsibus* — синхронные гермафродиты). У пресноводных и «наземных» видов распространён **партеногенез**, как мейотический, так и, прежде всего амейотический телитокный, связанный с полиплоидией.

Так, возможно одновременное существование диплоидных бисексуальных и триплоидных или полиплоидных партеногенетических популяций. Подобные цитотипы, очень сходные морфологически, обнаружены, например, в родах *Ramazzottius* и *Macrobiotus*. Самцы неизвест-

http://jurassic.ru/



Илл. 593. Яйцо *Macrobiotus hufelandi* с выростами хориона. СЭМ. Масштаб 20 мкм. Оригинал D. Nelson, Johnson City.

ны у многих Echiniscidae. Распространение партеногенеза тесно связано со способностью к ангидробиозу (см. ниже).

Дробление голобластических яиц полное и равномерное. Согласно старым исследованиям, закладка мезодермы происходит путём отделения от кишки (энтероцельно) пяти пар дивертикулов (одна пара в голове и четыре пары в туловищном отделе). Дивертикулы вырастают из зачатка кишки и считаются целомическими мешками. Задняя пара объединяется и становится непарной закладкой гонад. Недавнее исследование подтвердило наличие таких мешков, но остаётся неясным, существует ли их связь с первичной кишкой. Кроме того, клетки презумптивной мезодермы оказываются уже развитыми к более раннему моменту времени.

Продолжительность эмбрионального развития зависит от температуры и засушливых периодов (см. ниже). У Heterotardigrada описаны так называемые личиночные стадии, у которых, однако нет настоящих личиночных органов. Рост этих животных с постоянным числом клеток (эвтелия) достигается в основном за счёт увеличения размеров клеток. Митозы в различных соматических тканях объясняются физиологической регенерацией у животных, не способных к другим видам регенерации. Линьки происходят периодически в течение всей жизни.

При более или менее периодических пересыханиях небольших водоёмов животные сжимаются и образуют **бочонки** (илл. 594), с уменьшенной поверхностью. В таком обезвоженном состоянии (**ангидробиозе**) тихоходки способны переносить экстремальные внешние воздействия, например пребывать 30 минут при +96°C, 21 месяц в жидком воздухе (от –190°C до –200°C), семь месяцев при –272°C или выдерживать высокие дозы радиации (D50 при 570 000 рентген). Высушенные *Macrobiotus hufelandi* потребляют при относительной влажности воздуха около 0,4 мкл x 10^{-6} O_2, а животные в активном состоянии — около 1130 мкл x 10^{-6} O_2.

Вероятно, в таких условиях, как потеря 98% воды и более, регулируемый ферментами обмен веществ становится невозможным. Однако высыхание должно происходить медленно, поскольку при этом животные образуют за счёт имеющихся в организме свободной глюкозы и запасов липидов свободный глицерин (действует как антиоксидант) и трегалозу (стабилизирует биомембраны). Скорость, с какой тихоходки возвращаются после ангидробиоза к активной жизни, зависит от вида и длительности периода покоя, а также от содержания кислорода в воде и физического состояния организма. Например, виды рода *Macrobiotus* способны вернуться к жизни через шесть лет.

Морские Arthrotardigrada, а также облигатные пресноводные виды, не способны к ангидробиозу; пресноводные виды, а также некоторые почвенные и моховые виды, переживают неблагоприятные периоды в **цистах**. При образовании цисты животное при линьке не вылезает из старой кутикулы; новая кутикула более устойчива, а под ней формируется ещё одна кутикула, которая и остаётся на животном, позже покидающем цисту. В целом, цисты не столь устойчивы, как высушенные бочонки.

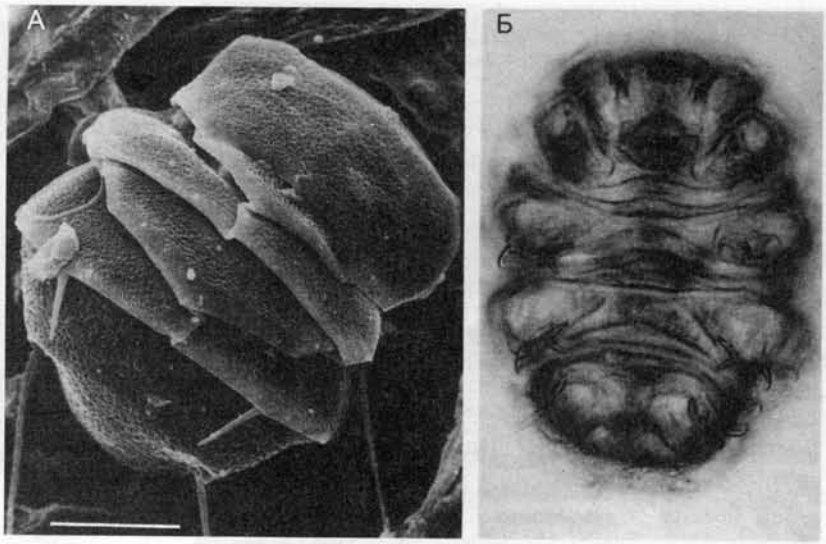
О способности противостоять замерзанию известно меньше. Тихоходки переживают зиму в виде устойчивых к холоду высохших животных, т.е. без воды, либо в замёрзшем состоянии (криобиоз), понижая при этом точку замерзания тканевой жидкости своего тела с помощью подходящих веществ (сахаров) и/или выдерживая образование внеклеточного льда.

Систематика

Родственные отношения тихоходок с большинством других таксонов (за исключением членистоногих и отчасти круглых червей) остаются недостаточно изученными. На несомненную принадлежность тардиград к артикулятам указывают сегментация, двойная брюшная нервная цепочка, парные конечности и парные эмбриональные целомические мешки (?). Признаками артропод считаются гетерономная метамерия, эпикутикула без хитина, прокутикула с хитином, линьки с образованием заново всей кутикулы, положение и тонкая структура мальпигиевых сосудов, ректальные папиллы и способ прикрепления мышц.

Существует несколько аргументов, которые привлекают для доказательства родства с первичнополостными червями, прежде всего с Nematoda и Lorifciera, и они не особенно убедительны. Это сходство в строении миоэпителиальной глотки, наличие стилетов, внешнее сходство некоторых кутикул, эвтелия. Можно предположить конвергенцию призна-

http://jurassic.ru/



Илл. 594. Высохшие особи тихоходок (бочонки).
А — *Echiniscus testudo*, высушенный на фильтровальной бумаге. Масштаб 50 мкм. Б — *Macrobiotus* sp. Длина около 200 мкм. А — оригинал H. Greven, Дюссельдорф. Б — оригинал W. Westheide, Оснабрюк.

ков у тихоходок и нематод на основе сходного образа жизни и часто одинаковых условий существования.

Hetero-, Meso- и Eutardigrada различаются по головным придаткам, прежде всего по наличию (или отсутствию) непарного медианного цирруса на голове, но также по различно устроенным окончаниям конечностей и наличию или отсутствию мальпигиевых сосудов. Для диагнозов родов и видов используют признаки буккального аппарата (ротовое отверстие, ротовая полость, буккальная трубка и фаринкс), скульптуры кутикулы, формы пальцев и коготков.

2.1. Heterotardigrada

Очень разнообразны (илл. 589, 590А,В); с различным числом головных придатков (до 11); глотка с продольными укреплениями или без них; ноги или с пальцами, или с разделёнными до основания коготками, которые прямо крепятся к ноге; дистальная часть ноги может втягиваться; мальпигиевы сосуды отсутствуют; отдельный гонопор перед анусом.

2.1.1. Arthrotardigrada

Имеется непарный медианный циррус. Ноги с пальцами или без них, в последнем случае с коготками, которые прикрепляются прямо к ноге. Все морские, за исключением *Styraconyx hallasi* (Stygarctidae).

Tetrakentron synaptae (Halechiniscidae), 230 мкм; эктопаразит; высокая численность только у бретонского побережья на голотуриях *Leptosynapta galliennei* (может быть более 300 особей на одном хозяине); прокалывают с помощью стилетов клетки голотурии и высасывают. Приспособления к эктопаразитическому образу жизни: уплощённое тело с ногами по бокам, длинные коготки, анус расположен почти на спине, обширная липкая кутикула. Самки и карликовые самцы ведут практически сидячий образ жизни, но наряду с ними имеются крупные подвижные самцы с тесно прилегающей кутикулой. — * *Batillipes mirus* (Batillipedidae) (илл. 589В), 720 мкм, обитает на литорали между песчинками (мезопсаммальный вид), имеет на ногах шесть пальцев с лопатковидными окончаниями. Род *Batillipes* — самый богатый видами и наиболее широко распространённый среди Arthrotardigrada. Его виды распространены в соответствии с солёностью воды и размерами песчинок. Часто каждый вид населяет строго определённую зону, так что получается специфическая картина распределения по горизонтали вдоль поверхности и по вертикали в песке до глубины 1,5 м. — * *Stygarctus bradypus* (Stygarctidae), до 150 мкм; в мезопсаммоне; ноги с коготками, прикреплёнными прямо к основанию конечностей. Кутикула разделена на дорсальные пластинки; голова отделена от туловища переходом (илл. 589Б).

2.1.2. Echiniscoida

Медианный циррус отсутствует; обычно десять коротких головных придатков. Коготки сидят в небольших углублениях конечностей.

* *Echiniscoides sigismundi* (Echiniscoididae), 340 мкм; космополитический вид с многочисленными подвидами. Встречается в приливной зоне на балянусах или в плотных зарослях зелёной водоросли *Enteromorpha*; на ноге до одиннадцати коготков; выдерживает опреснение биотопа дождевой водой (осмобиоз) и способен к ангидробиозу. — * *Echiniscus testudo* (Echiniscidae), 360 мкм; космополитический вид; «наземная» форма встречается в мхах и лишайниках (илл. 590В). Виды *Echiniscus* имеют характерный и даже причудливый облик из-за дорсальных (иногда и вентральных) кутикулярных щитков. Часто окрашены в красный цвет, благодаря каротиноидам. Длина и число латеральных цирр демонстрируют возрастную и межпопуляционную изменчивость. Кутикулярные щитки обладают

http://jurassic.ru/

сложившейся системой полостей (возможно, эти ёмкости жидкости служат для замедления испарения).

2.2. Mesotardigrada

Вокруг ротового отверстия расположены боковые цирры и папиллы; глотка с плакоидами; коготки одинаковые, мальпигиевы сосуды имеются.

Thermozodium esakii (Thermozodiidae), 490 мкм; обнаружен в Японии, в водорослевых матах по краям горячих источников (около 40°C). Со времени открытия в 1930 г. не было ни одной повторной находки: типовое местонахождение было разрушено землетрясением. По своей морфологии занимает промежуточное положение между Heterotardigrada и Eutardigrada.

2.3. Eutardigrada

Довольно однородная группа; преимущественно, без головных придатков; мальпигиевы сосуды имеются; анальное и половое отверстия соединены в клоаку; на каждой ноге два двойных коготка, каждый из которых состоит из главной и дополнительной ветвей; глотка обычно с плакоидами.

2.3.1. Parachela

Головных придатков нет; главная и дополнительная ветви коготка соединены.

Macrobiotus hufelandi (Macrobiotidae), длина до 1,2 мм; космополитический эврибионтный вид; назван в честь врача Хуфеланда, опубликовавшего классическую работу по долгожительству (макробиозу) «Искусство продления человеческой жизни» (1797). У самцов наружная сторона ног четвёртой пары с уплощённым краем. Как и большинство видов *Macrobiotus*, откладывает одиночные яйца со скульптурной оболочкой (илл. 593). — * *Pseudobiotus megalonyx* (Hypsibiidae), 900 мкм; широко распространённый вид, населяет только пресные водоёмы, весной и осенью достигает высокой численности; самка откладывает до 60 яиц в старую кутикулу, которую после линьки долгое время носит с собой (забота о потомстве?). — * *Ramazzottius oberhaeuseri* (Hypsibiidae), 500 мкм; очень часто встречается во мхе на крышах; отличается девятью коричневыми поперечными поясами; у самцов внешняя сторона ног четвёртой пары с уплощенным краем (илл. 590Б). — * *Halobiotus crispae* (Hypsibiidae), 665 мкм; морской (!) вид, встречается на бурых водорослях в приливной зоне о-ва Диско (Гренландия); хорошо выраженный цикломорфоз зависит от времени года. Эти вторично перешедшие к жизни в море Eutardigrada отличаются предельно увеличенными мальпигиевыми сосудами.

Ископаемые представители: *Beorn leggi* (Beornidae), 300 мкм; единственный вид, хорошо сохранившийся в течение 60 млн. лет в канадском янтаре; очень похож на рецентные виды *Hypsibius*.

2.3.2. Apochela

Вокруг ротового отверстия расположены иннервируемые папиллы; глотка без плакоидов; главная и дополнительная ветви коготка разделены.

* *Milnesium tardigradum* (Milnesiidae), 1 мм, эврибионтный космополитический вид; его пища, преимущественно, животного происхождения.

http://Jurassic.ru/

Euarthropoda, Настоящие членистоногие

За исключением малой группы Onychophora и, вероятно, Tardigrada (чьё систематическое положение трудно установить из-за их мелких размеров, все другие членистоногие относятся к Euarthropoda, т.е. настоящим членистоногим. Такой уровень организации («вторая ступень артроподизации») был достигнут ими, вероятно, уже в кембрии. К этому выводу можно прийти, рассмотрев общие признаки и уровень организации и формы, признанные самыми примитивными. Поэтому для Euarthropoda характерны прежде всего:

1. **скелет**, состоящий из соединённых друг с другом **склеритов** (пластинок, щитков) и связанная с этим редукция **кожно-мускульного мешка**,

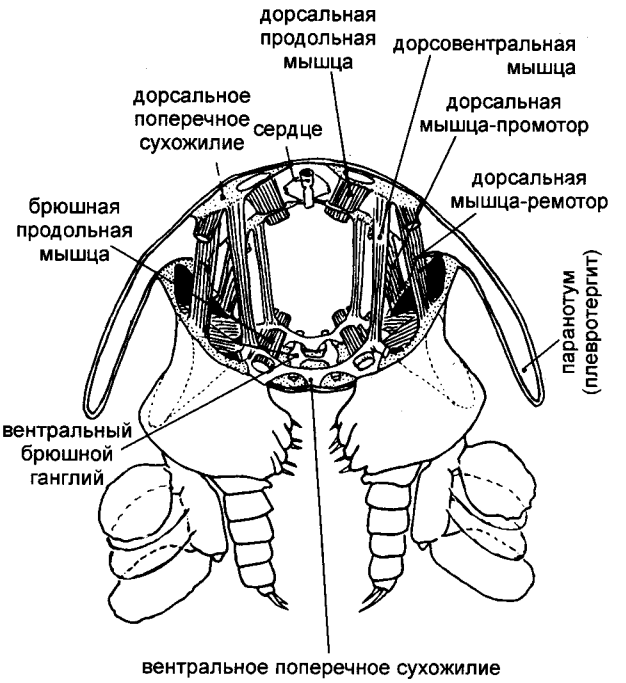
2. **цефалон** (голова) из **акрона** и, вероятно, пяти первичных сегментов, с которыми позднее сливается шестой; первый из головных сегментов, так называемый преантеннальный сегмент лишён парных придатков (возможно, остатки его конечностей слились с образованием лабрума — верхней губы); за ним следует одна пара предротовых членистых антенн и три (четыре) пары других конечностей (илл. 568, 607),

3. **членистые конечности** в виде расщеплённых ног (двуветвистых) (илл. 596),

4. одна пара боковых **фасеточных глаз** (илл. 599, 602) и исходно четыре **медианных глаза**,

5. **нефридии** исходно, видимо, в четырёх головных сегментах и двух следующих за ними туловищных сегментах.

Кутикула состоит из участков, часть из которых сильно склеротизирована, часть — слабее или вообще не склеротизирована. В результате возникает **скелет, состоящий из склеритов** или щитков. Начиная с мандибулят, каждый сегмент имеет одну сильно склеротизированную дорсальную пластинку (**тергит**), одну вентральную (**стернит**) и слабо склеротизированные мягкие плевры по бокам, в которых могут быть твёрдые плевриты (отчётливо выраженные, например, у многих насекомых). Между сегментами расположены мягкие кутикулярные сочленовные мембраны (межсегментные покровы), обеспечивающие подвижность или вытягивание туловища при заглатывании пищи и при образовании большого количества половых клеток. Эти сочленовные мембраны не маркируют, как правило, границы первичных сегментов, а расположены впереди или позади этих границ. В тех местах, которые должны быть эластичными, например, в сочленениях крыльев или



Илл. 595. Распад кожно-мускульного мешка у Euarthropoda в отдельные пучки мышц.
Схематическое изображение сегмента с конечностями. По публикациям различных авторов.

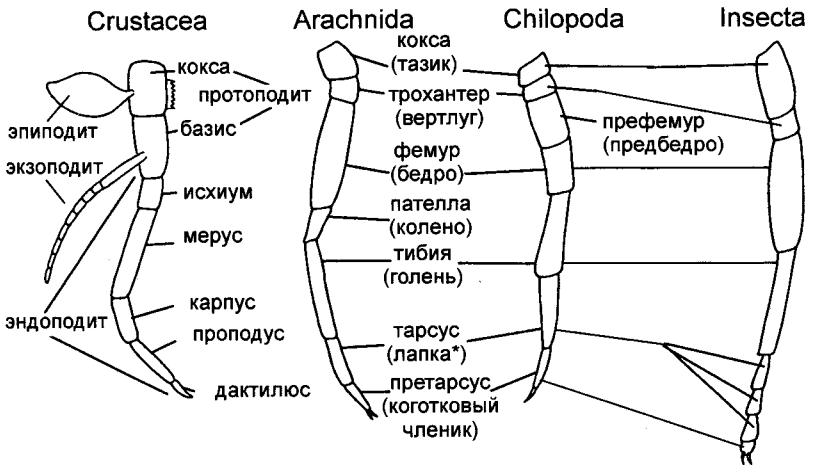
суставах ног для прыгания (у блох), откладывается резилин — протеин, напоминающий резину.

Одним из следствий образования щиткового скелета была **редукция кожно-мускульного мешка** до отдельных пучков поперечнополосатых мышц (илл. 595). Первоначально тело состояло из равноценных (гомономных) сегментов, следующих один за другим. Более или менее отчётливо такое состояние наблюдается у многих вымерших трилобитов, у Progoneata, Chilopoda и у некоторых ракообразных (Remipedia и Cephalocarida). Однако у большинства Euarthropoda сегментация тела гетерономная. Сегменты объединены в несколько функциональных единиц — **тагм**. На переднем конце акрона и несколько (пять?) следующих за ним сегментов всегда сливаются с образованием головы (цефалон). Вероятно, голова является гомологичным у всех Euarthropoda отделом, однако в сформированном состоянии в ней уже нельзя найти следов первичной сегментации. Туловище также делится на тагмы, которые возникли у различных групп независимо и объединяют в своем составе различное число сегментов.

У хелицеровых всего две тагмы: (1) просома, образованная из головы и двух туловищных сегментов, и (2) опистосома. У большинства ракообразных и насекомых туловище состоит из торакса и абдомена. Тагмы могут объе-

Hannes Paulus, Вена

http://jurassic.ru/



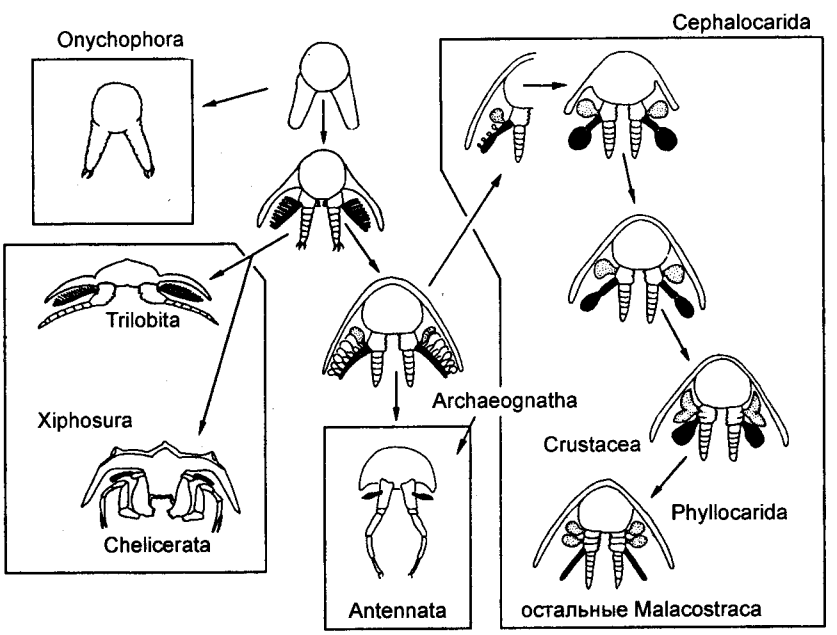
Илл. 596. Схема расчленения конечностей в основных группах Euarthropoda.
* Лапка паукообразных часто подразделена на два (у пауков — предлапка и лапка) или несколько члеников. Коготковый членик, как правило, сильно редуцирован (*прим. ред.*).

диняться и образовывать новые функциональные единицы, например туловище у клещей (относящихся к хелицеровым) и головогрудь у многих ракообразных. На конце тела образуется несущий анус тельсон, который гомологичен пигидию аннелид. Тельсон может также сливаться с предшествующими ему сегментами и образовывать, например, плеотельсон у Isopoda или «пигидий» у трилобитов (илл. 607).

Компактная тагма **головы Euarthropoda** несёт важнейшие органы чувств, рот с придатками и мозг в качестве важнейшего центра координации. На голове находится несколько пар преобразованных конечностей (не считая лабрума) (илл. 568). У трилобитов перед ртом расположены антенны I, за ними следуют три пары слабо изменённых ходильных конечностей. У мандибулят также перед ртом пара антенн I, далее пара антенн II, пара мандибул и две пары максилл; при этом VI сегмент, конечности которого преобразованы в максиллы II, присоединился к голове независимо у Crustacea и Antennata.

Надглоточный ганглий — сложный мозг (синцеребрум), состоящий из нескольких отделов (илл. 568): (1) протоцеребрум, в который входят чувствующие нервы от фасеточных или боковых и медианных глаз, (2) дейтоцеребрум, который иннервирует антенны I, и (3) тритоцеребрум, который исходно иннервирует антенны II. Мандибулы и максиллы у мандибулят иннервирует подглоточный ганглий (4), образованный при слиянии трёх пар ганглиев.

Происхождение головных структур проще всего представить на примере мандибулят. Согласно гипотезе Вебера, подтверждённой ходом эмбрионального развития, антенны I, их ганглии и относящиеся к ним мезодермальные сомиты возникают в одной сериальной последовательности вместе с зачатками последующих конечностей. Это указывает на гомономность (равноценность) этих сегментарных структур. Антенны I и зачатки их ганглиев на ранних стадиях находятся далеко позади ротового впя-



Илл. 597. Схематическое изображение гипотезы эволюции конечностей членистоногих, согласно представлениям Лаутербаха.
Оригинал H. Paulus, Вена.

http://Jurassic.ru/

чивания. В процессе дальнейшего развития рот и верхняя губа смещаются в направлении, противоположном движению зачатков антенн I и их пар ганглиев, в результате рот оказывается перемещённым вниз и назад. Комиссура дейтоцеребрума возникает только тогда, когда зачатки ганглиев антенн I отодвигаются ото рта. Отсюда следует, что антенны I по происхождению являются настоящими сегментарными конечностями.

На ещё более ранней стадии, перед зачатками антенн I появляется другая пара сомитов, которая (прежде всего, у ракообразных) тоже может иметь целомические полости. Эта мезодерма обеспечивает мускулатурой верхнюю губу и стомодеум и участвует в образовании передней аорты в области головы. Её считают признаком наличия ещё одного, так называемого **преантеннального сегмента**. У него ныне нет конечностей; однако, возможно, из них произошла верхняя губа (лабрум), которая многократно образуется из парных или двухлопастных закладок. Если это предположение правильное, протоцеребрум также образуется из двух частей: из отдела мозга акрона, архицеребрума и из пары ганглиев преантеннального сегмента, прозоцеребрума. Вместе с тем, у рецентных Euarthropoda чёткое разграничение двух этих отделов невозможно. Они образуют единый функциональный блок; но вполне возможно, что боковые лопасти со своими комиссурами являются остатками прозоцеребрума.

Согласно этой точке зрения, которая также положена в основу описания сложного мозга, голова мандибулят возникла из акрона и, вероятно, шести настоящих, расположенных исходно позади рта сегментов, которые сливались вместе, обычно не оставляя следов швов (илл. 568, таблица 4).

Вероятно, тело предкового вида Euarthropoda состояло из многочисленных, одинаковых (гомономных) сегментов с такими же одинаковыми конечностями. Исходно они были мультифункциональными и служили для передвижения, добывания пищи и дыхания. Но возможно, что пара конечностей второго сегмента (антенны I) уже была специализирована в качестве органа осязания: такие преоральные (предротовые) антенны были у всех трилобитов (илл. 607). У большинства рецентных Euarthropoda туловище разными способами разделено на функциональные отделы (тагмы). Поэтому конечности также преобразованы по-разному и служат для хождения, плавания, прыгания, лазания, хватания, ловли или копания (илл. 846). Остальные конечности несут органы чувств, служат для жевания, хватания и чистки. Для размножения служат гоноподии, конечности для вынашивания яиц и т.п.

Многообразие структур и конструкций конечностей Euarthropoda является следствием склеритного построения кутикулы. Это **членистые конечности** (артроподии), части которых образованы из прочных трубок (экзокутикулы). На концах членики снабжены суставами для прикрепления к туловищу и связаны между собой мягкими, не склеротизированными участками кутикулы. Членики приводятся в движение мышцами, сгибателями и разгибателями, которые начинаются в туловище или в проксимальных частях члеников конечностей и сухожилия которых прикрепляются прямо за соответствующим суставом.

Число члеников конечностей может быть увеличено вторично путём образования ложных суставов. У таких суставов нет собственных мышц; сухожилия проходят сквозь них (без прикрепления) и заканчиваются у ближайшего настоящего сустава. Лапки насекомых и некоторых паукообразных, а также многие экзоподиты ракообразных, часто подразделены вторично таким образом. У некоторых хелицеровых и губоногих в определённых суставах ног нет разгибателей; распрямление таких конечностей достигается путём повышения давления гемолимфы. Последний членик эндоподита первоначально заканчивался в виде простого коготка (дактилюс или дактилоподит). У насекомых, пауков и симфил он сильно редуцирован и снабжён двумя коготками (у кивсяков — одним), а часто ещё и прикрепительными лопастями (аролий, пульвиллы) (илл. 844).

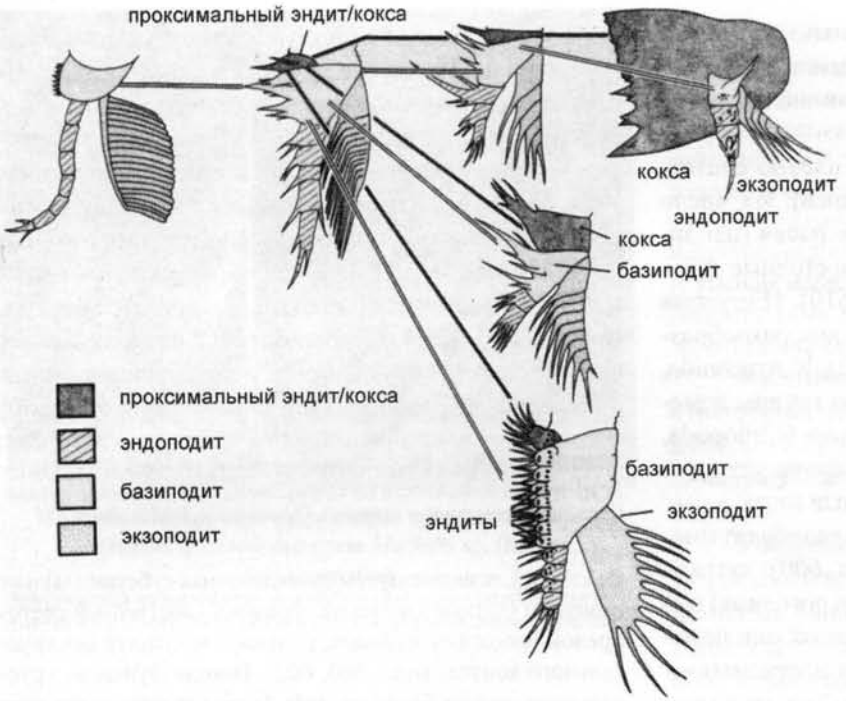
Традиционно членики ног Euarthropoda называют по-разному в разных группах (илл. 596).

Гомология этих члеников не всегда доказана: неизвестно, например, какой членик отсутствует у ракообразных и насекомых в сравнении с паукообразными или «Myriapoda» (возможно, пателла). Поэтому основной план строения членистой ноги Euarthropoda не общепризнан, а его возникновение в филогенезе — предмет различных гипотез.

Исходный пункт рассуждений — прежде всего, решение вопроса о том, были ли у последнего общего предка аннелид и членистоногих конечности. (1) Если предположить, что у предкового вида конечностей не было, то ноги членистоногих и параподии аннелид следует считать конвергентными образованиями (возникшими независимо). (2) Если всё же у предкового вида уже были конечности, напоминающие параподии, тогда можно считать примитивные параподии аннелид и первичные членистые ноги гомологичными образованиями.

Мы считаем вероятным, что предковый вид членистых уже обладал конечностями, напоминающими параподии. Далее, у полихет (аннелид) образовались типичные латеральные параподии, которые были затем модифицированы и редуцированы у Clitellata. Эти параподии служили полихетам уклонившейся ветви для ползания, плавания и дыхания. Из них у предкового вида членистоногих образовались

http://jurassic.ru/



Илл. 598. Гипотеза эволюции разделенной ноги членистоногих по Walossek.
А — основной план (прототип) двуветвистой ноги трилобитов, с базиподитом (ранее — «коксой»), эндоподитом и экзоподитом (ранее «преэпиподитом»). Б — конечность представителя предковой линии ракообразных из верхнего кембрия († *Martinssonia elongata*) с базиподитом, эндо- и экзоподитом и дополнительными мелкими «проксимальными эндитами» на внутренней стороне базиподита. В, Г — антенны II и мандибулы личинки-науплиуса морского жёлудя (Cirripedia). Кокса и базиподит обеих конечностей очень сходны по форме и величине. Д — мандибула взрослой особи как пример конечности, у которой проксимальный эндит вытянут в виде лопасти и развит в самостоятельный членик, коксу. Базиподит, эндоподит и экзоподит редуцированы (например, у взрослых Branchiopoda) или сохранились в виде трёхчленной структуры (у Malacostraca). Е — листовидная нога Branchiopoda с сильно удлинённым базиподитом, однако с мелким, как у прототипа, проксимальным эндитом. Оригинал D. Waloßek, Ульм.

конечности, которые крепились к нижней стороне тела и из которых затем развились онкоподии онихофор и артроподии Euarthropoda. Такие артроподии, вероятно, были расчленены с самого начала, но были настолько «тонкокожими», что в качестве антагонистов мышцам-сгибателям было достаточно только давления гемолимфы («тургорные конечности»). Первые этапы этой эволюции проходили в море, поэтому можно предположить, что артроподии сначала сохраняли те же функции, что и параподии, т.е. передвижение и дыхание — последнее также с помощью жабр у основания ног, что известно у трилобитов, мечехвостов и различных ракообразных. При использовании некоторых из этих конечностей ещё и для обработки пищи на их базисах имела место дифференциация жевательных лопастей (эндитов).

А) Старые гипотезы исходят из того, что протоподит членистой конечности был с самого начала трёхчленным и обладал на внутреннем крае эндитами, а на наружном — экзитами. Эти экзиты называют, согласно терминологии для ракообразных, преэпиподитами (придаток самого базального членика, прекоксы), эпиподитами (придаток коксы) и экзоподитами (придаток базиса).

Б) Согласно представлению Лаутербаха и других исходная артроподия представляет собой двуветвистую ногу с первично нерасчленённым протоподитом, единственный членик которой должен соответствовать коксе (илл. 597). К этому основному членику прикреплены эндоподит (телоподит) в качестве ходильной ветви и экзоподит в качестве плавательной ветви. Поскольку, согласно этому мнению, такие ноги образуют сложный аппарат для добывания и транспорта пищи, первоначальная расчленённость протоподита в функциональном отношении лишена смысла. На экзоподитах первоначально должны были находиться жабры, часть которых у ракообразных в виде эпиподитов должна была переместиться на базальный отдел протоподита. Для обоснования этой гипотезы приводят строение ноги, вероятно, самой примитивной группы современных ракообразных (Cephalocarida), от которой можно вывести остальные типы ног ракообразных.

В) Следующий вариант интерпретации строения ног разработан Мюллером и Валоссеком, изучившими очень хорошо сохранившиеся ископаемые формы мелких членистоногих из кембрия (илл. 598). Исходным состоянием и в этом случае является разделённая нога с первично нерасчленённым протоподитом. Поскольку на нём крепятся эндоподит и экзоподит, этот основной членик гомологизируют с базиподитом ракообразных. В предковой линии ракообразных от этого основного членика отделяется эндит («проксимальный эндит»), который в дальнейшем претерпевает всё большие изменения в зависимости от своих функций. В конечностях личинки-науплиуса этот эндит особенно сильно увеличен и образует ниже базиса коксу. Далее эндит разрастается и дифференцируется в мандибулу. Но и на постмандибулярных конечностях этот эндит может быть хорошо развитым в качестве гнатобазы.

У Euarthropoda в качестве органов, воспринимающих свет, первично есть пара латеральных сложных **фасеточных глаз** и **четыре простых** медиан-

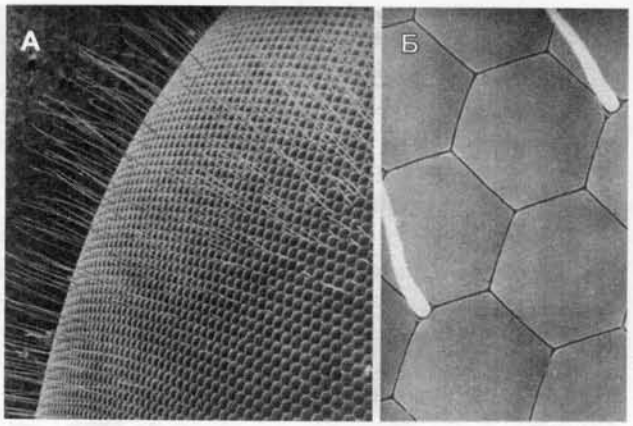
http://jurassic.ru/

ных **глаза**. Их считают особенно важной аутоморфией таксона; свидетельство гомологии глаз у различных групп Euarthropoda — решающий аргумент против «унирамной» гипотезы.

Фасеточные глаза состоят из плотно составленных отдельных глазков (омматидиев). Их число изменяется от нескольких до многих тысяч (например, 20 000 у стрекоз) (илл. 897). Фасеточные глаза характерны для †Trilobita (илл. 607, 610), †Euryptera и Xiphosura (илл. 614А), так же как для ракообразных (илл. 702) и насекомых (илл. 602). У Arachnida, Chilopoda и Diplopoda они разбиты на группы изменённых омматидиев. У Notostigmophora (Chilopoda, *Scutigera*) из них возникают новые, иначе устроенные так называемые псевдофасеточные глаза.

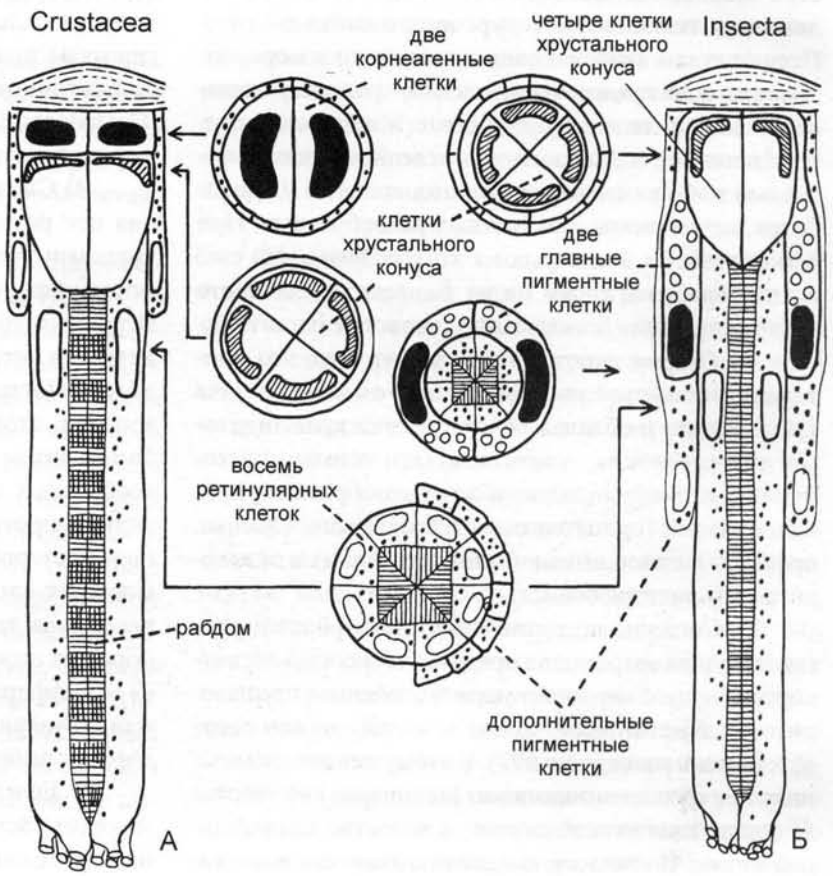
Омматидии различных групп мандибулят имеют сходное до деталей строение (илл. 600): кутикулярная корнеальная линза (**cornea** или роговица) выделяется двумя клетками: у ракообразных они называются **корнеагенными клетками**, у насекомых — **главными пигментными клетками**. Только у мандибулят имеется второй светоулавливающий аппарат — **хрустальный конус**. Первоначально его образуют всегда четыре клетки (илл. 600).

У насекомых хрустальный конус называют в зависимости от внешнего вида настоящим конусом или эуконусом (светопреломляющая конусовидная субстанция внутри клеток), псевдоконусом (внеклеточная субстанция) или акономусом (четыре клетки не образуют собственной светопреломляющей субстанции, поэтому омматидий без хрустального конуса) (илл. 600, 602). Иногда функцию хрустального конуса берёт на себя кутикулярное удлинение роговицы, имеющее форму шишки (экзоконус, у некоторых жуков).



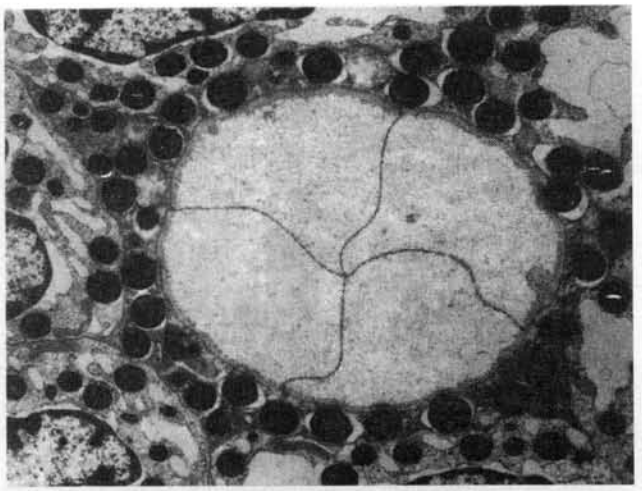
Илл. 599. Фасеточный глаз Syrphidae (Insecta, Diptera). А, Б — части поверхности (секторы). Между роговицами омматидиев расположены тонкие щетинки. Оригинал H. Paulus, Вена.

К клеткам хрустального конуса присоединяются обычно восемь сенсорных **ретинулярных клеток** (клетки сетчатки, или ретинулы), которые образуют в центре палочковидный проводник света —



Илл. 600. Схема строения омматидиев. Продольные и поперечные срезы на различных уровнях. А — Crustacea. Б — Insecta. Обе группы имеют гомологичные клетки каждого типа: две корнеагенные клетки (ядра отмечены чёрным цветом) ракообразных соответствуют двум главным пигментным клеткам насекомых; хрустальный конус из четырёх клеток и восемь первичных клеток ретинулы имеют место в обеих группах, последние образуют у ракообразных так называемый слоистый рабдом, который встречается и у некоторых насекомых. Оригинал H. Paulus, Вена.

http://jurassic.ru/



Илл. 601. Поперечный разрез через хрустальный конус омматидия фасеточного глаза *Machilis* sp. (Insecta, Archaeognatha).
Хрустальный конус состоит из четырёх секторов и окружен пигментными гранулами двух главных пигментных клеток. Оригинал H. Paulus, Вена.

рабдом. Он состоит из плотно и регулярно упакованных микроворсинок, вытянутых перпендикулярно по отношению к направлению падения света. Сектор рабдома одной клетки ретинулы называется рабдомером.

Все рабдомеры обычно образуют сомкнутый рабдом; у некоторых насекомых (например, у Heteroptera, Diptera) бывают и открытые рабдомы, когда все или некоторые рабдомеры расположены изолированно.

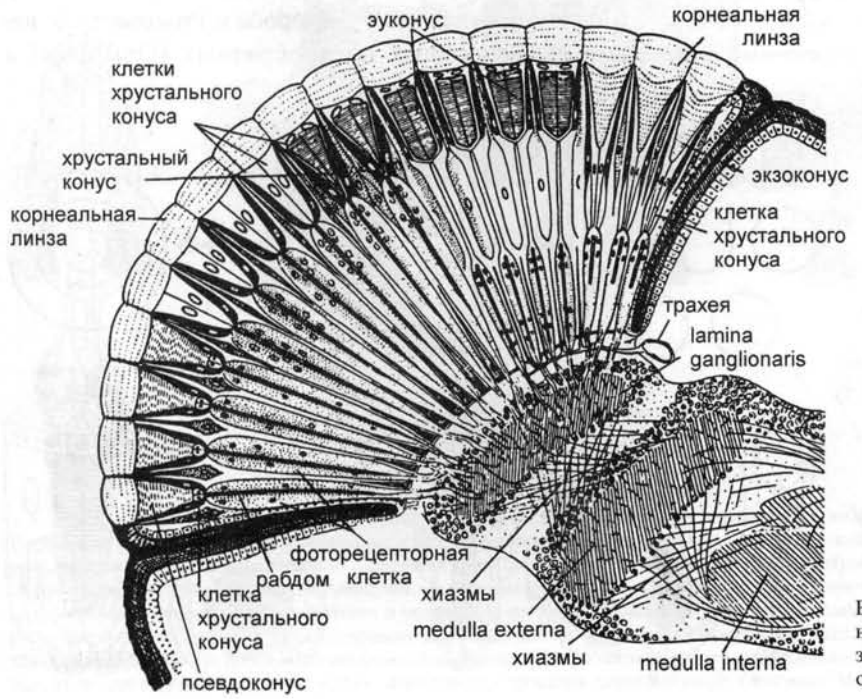
Омматидии оптически изолированы друг от друга **пигментами** ретинулярных клеток, а также дополнительными пигментными клетками, которые окружают в виде венка каждый омматидий (илл. 602).

Аксоны некоторых чувствительных клеток (обычно шесть из восьми одного омматидия) заканчиваются в первой оптической доле (lobus opticus, lamina ganglionaris) протоцеребрума. Оттуда аксоны вставочных нейронов проходят через хиазму во второй центр, medulla externa, и, наконец, через ещё одну хиазму в третий центр, medulla interna (у высших насекомых называемый также lobula) (илл. 569). Два остальных аксона ретинулярных клеток доходят только до medulla externa.

Фасеточный глаз Xiphosura устроен проще в том отношении, что в омматидиях нет хрустального конуса, а число ретинулярных клеток подвержено индивидуальной изменчивости (от четырёх до 20) (илл. 623Б).

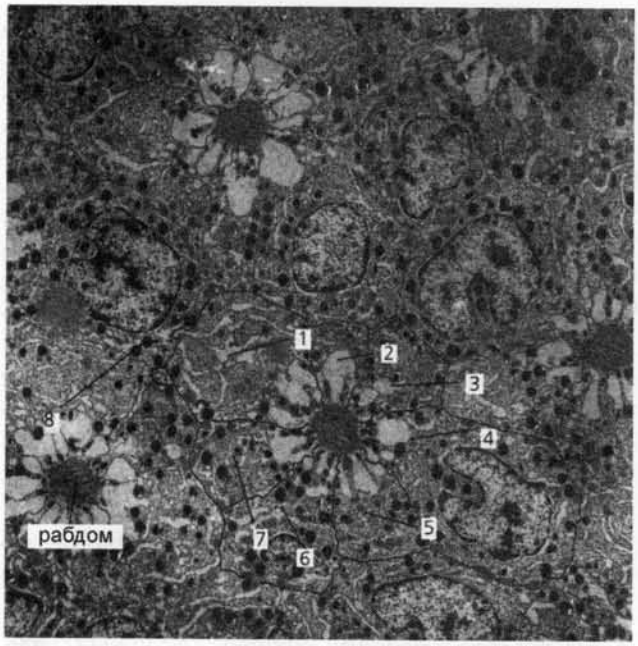
У некоторых групп мандибулят фасеточные глаза сильно изменены: (1) вследствие разъединения немногих единичных омматидиев (Collembola, мокрицы, гусеницы бабочек, личинки Trichoptera) (илл. 604, левая половина), (2) путём объединения всех корнеальных линз в одну общую линзу (голометаболических) или несколько таких линз (скорпионы) над примитивной ретинулой в качестве «уникорнеального фасеточного глаза» (илл. 604, правая сторона) или (3) путём разделения омматидиев на группы с последующим их слиянием (Arachnida, Diplopoda, Chilopoda, большинство личинок) (илл. 604).

Возникающие таким способом группы боковых одиночных глазков называются у личинок насекомых **стеммами**; у насекомых с полным превращением (голометаболических) они всегда перестраиваются на стадии куколки и



Илл. 602. Фасеточный глаз насекомого, продольный срез.
В различных частях глаза разные типы хрустальных конусов. Омматидии верхнего ряда суперпозиционные, омматидии нижнего ряда аппозиционные. По Weber (1933), с изменениями.

http://jurassic.ru/



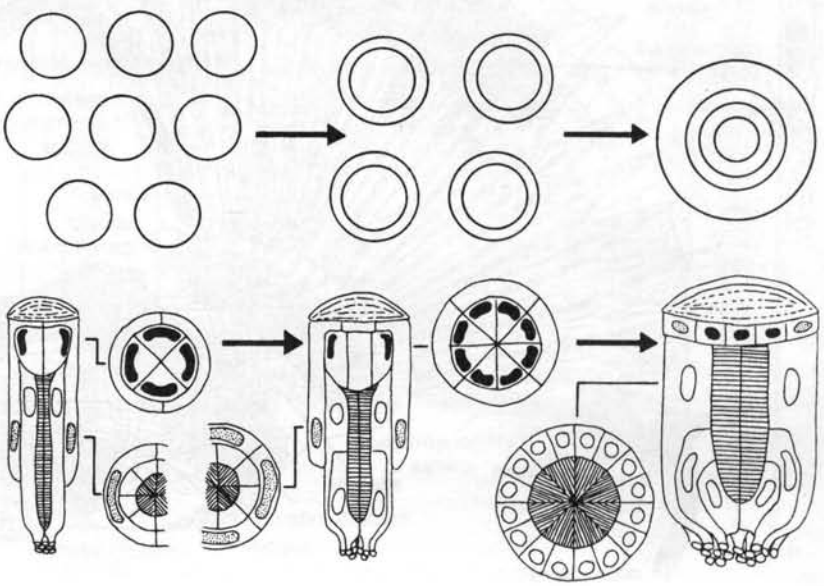
Илл. 603. Поперечный срез через несколько омматидиев фасеточного глаза *Machilis* sp. (Insecta, Archaeognatha).
На этом уровне рабдом состоит из кромок микроворсинок (рабдомеров) семи клеток ретинулы. В клетках 4 и 6 видны ядра. Рабдомер клетки 8 находится дистально выше плоскости среза, разрезанным оказался отросток его нерва. Оригинал H. Paulus, Вена.

замещаются имагинальными фасеточными глазами. Только у некоторых насекомых с неполным превращением (гемиметаболических), а именно у тлей, оба типа глаз встречаются вместе у взрослых особей.

Фасеточные глаза и некоторые глаза с линзами — высокоэффективные органы. Их разрешающая способность зависит (при прочих равных условиях) от числа омматидиев и угла входящего пучка света. Однако разрешающая способность фасеточных глаз намного уступает глазам с хрусталиком у головоногих и позвоночных. Неподвижные кутикулярные линзы лишают фасеточные глаза также способности к аккомодации. Некоторые виды все же могут смещать свои ретинулы с помощью мышечной ретиномоторики (Salticidae /Araneae/ и Phyllopoda). Особенное достоинство рабдомов членистоногих — их способность воспринимать поляризованный свет. Некоторые высокоорганизованные членистоногие (многие насекомые) имеют хорошо развитое цветовое зрение, часто с охватом ультрафиолетовой области спектра.

Для повышения количества получаемого света ракообразные с ночной активностью и высшие насекомые выработали так называемые **суперпозиционные глаза** (илл. 602). В отличие от первичных аппозиционных глаз, каждый омматидий которых отделён от соседнего пигментом, у суперпозиционных глаз отсутствуют эти препятствия прохождению света. В таких глазах лучи света проникают сквозь расположенные рядом омматидии. Многие высшие раки выработали ещё один «трюк» для повышения количества получаемого света: их хрустальные конусы представляют собой четырёхугольные полые цилиндры с отражающими внутренними поверхностями (зеркальные линзы). Такие фасеточные глаза состоят из квадратных, а не шестиугольных корнеальных линз.

Второй тип глаз членистоногих представлен **медианными глазами**. Они иннервируются от центральной части протоцеребрума (центр науплиальных глаз и глазков). Первично имеется четыре отдельных глаза (у Pantopoda, примитивных ракообразных и Insecta/Collembola), которые многократно конвергентно уменьшались в числе до трёх и менее. Эти медианные глаза называются у пауков **главными** или срединными **глазами**, у ракообразных — **науплиальными глазами**, у насекомых — **лобными глазами** (простыми глазками). Часто все медианные глаза имеют сходное строение, но коренным образом отличаются от латеральных одиночных глаз (см. выше). Медианных глаз нет у Chilopoda и Progoneata. У некоторых взрослых паукообразных (Opiliones) и



Илл. 604. Отдельные омматидии сливаются в двойные омматидии (у личинок насекомых они называются двойными стеммами, поскольку все клетки в них в двойном наборе) или путём дальнейшего слияния — в сложный глаз более высокого порядка.
Глаза таких типов встречаются у всех Chilopoda, Diplopoda и многих личинок насекомых с полным превращением. В нижнем ряду показаны продольные срезы приведённых в верхнем ряду глаз с линзами, условно обозначенных кружками. Оригинал H. Paulus, Вена.

http://jurassic.ru/

Pantopoda, а также у науплиальных личинок ракообразных (илл. 706) они представляют собой единственные органы зрения.

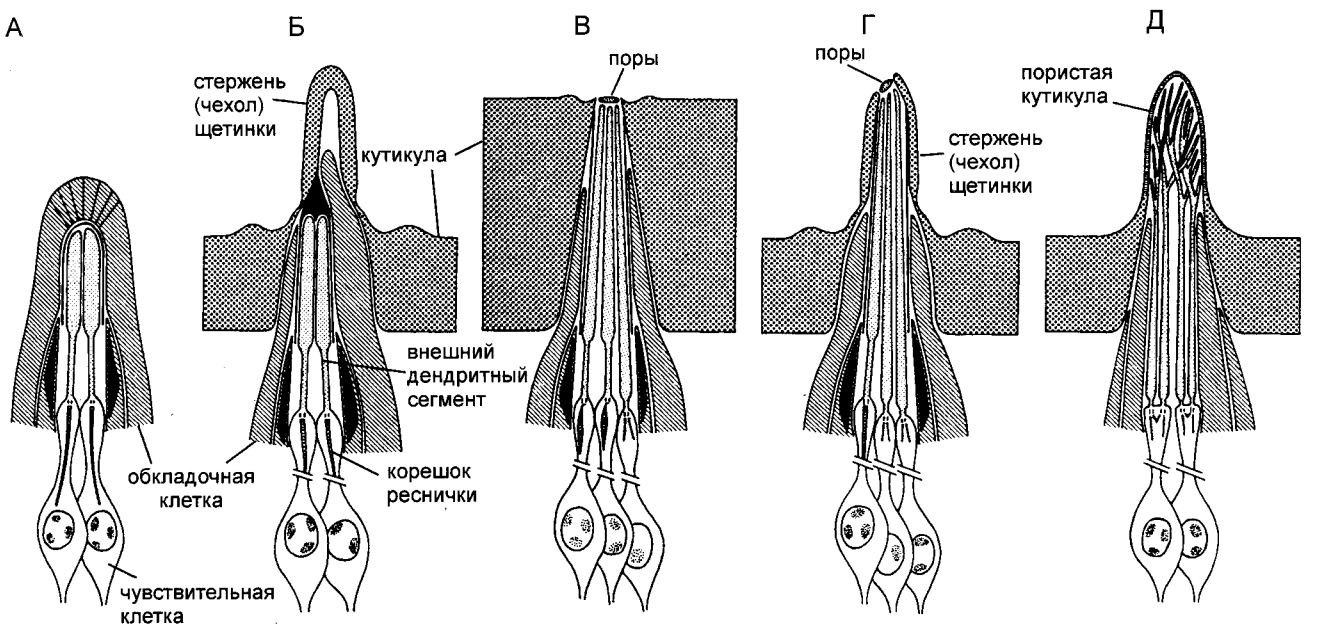
Функции медианных глаз не выяснены до сих пор. Возможно, наряду с регулировкой фотопериодизма животного, они используются как «фотометр», который путём определения окружающей освещённости регулирует чувствительность ретинулярных клеток в омматидиях.

Кроме того, у эуартропод известны и другие фоточувствительные органы, которые часто называют **фронтальными** (лобными) **органами**. У ракообразных (например, Notostraca) это расположенная выше (дорсальный лобный орган) или ниже науплиального глаза (вентральный лобный орган) пара светочувствительных клеток, у которых нет кутикулярной линзы. Фронтальные органы встречаются и у примитивных насекомых (Collembola) и, предположительно, у Xiphosura (у *Limulus*, так называемые брюшные глаза), но их не следует путать с негомологичными синусными железами или Х-органом ракообразных или с церебральными железами Chilopoda, которые тоже называют фронтальными органами.

Другими широко распространёнными **органами чувств** являются расположенные по всему телу сенсиллы (илл.605), которые часто оканчиваются кутикулярными щетинками. Типичными для Euarthropoda сенсорными структурами (аутапоморфия) являются модифицированные реснички (стереоцилии), представляющие собой терминальный дендритный отросток чувствительных клеток. В этих ресничках не бывает обеих центральных трубочек (формула 9 × 2+0). Эти сенсиллы выполняют различные функции в качестве механо- и хеморецепторов.

Хеморецепторные сенсиллы обладают особенно тонкими стенками, часто пронизанными мелкими порами, под которыми проходят выросты ресничек чувствительных цилиарных клеток в виде тонких дендритных отростков (илл. 605). **Механорецепторы** часто представляют собой простые щетинки. Путём преобразования простой механорецепторной щетинки возникают разные другие типы сенсилл, прежде всего у насекомых. Особые органы механорецепции, **трихоботрии**, снабжены тонкими, очень подвижными щетинками, которые находятся в бокаловидных структурах кутикулы (илл. 606А, 624Д–Ж). Они часто встречаются у наземных членистоногих, но возникают также многократно и независимо (у многих паукообразных, Symphyla, Diplopoda и насекомых); их функция — восприятие слабых движений воздуха.

В результате другого преобразования возникают так называемые **сколопидии** или сколопофоры (илл. 605). Рецепторная клетка сколопидия находится в соединении с погружёнными эпидермальными клетками, её апикальная часть (неподвижный жгутик или жгутики) окружена плотным кутикулярным цилиндром (штифт или сколопс), секретированным обкладочной клеткой. Сколопидии встречаются в столь специфичной форме только у ракообразных и



Илл. 605. Эпителиальные типы сенсилл ракообразных.

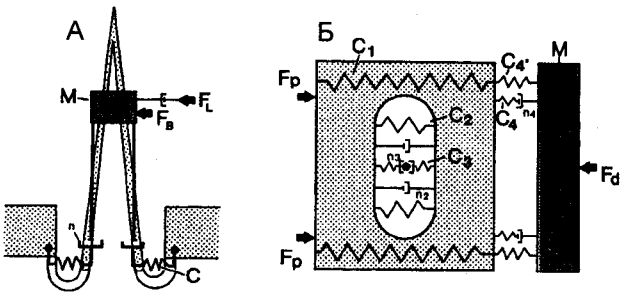
Первичные (биполярные) чувствительные клетки с ресничками-рецепторами. Сильно схематизировано. Кутикула показана плотным пунктиром, внешние дендритные сегменты — редкими точками, обкладочные клетки — косой штриховкой. Соответствующие органы чувств встречаются также у паукообразных и Antennata. А — сколопидий — погружённая щетинковая сенсилла. Б — сенсорная щетинка (волосок) с подвижным стержнем (чехлом) щетинки и механорецепторными чувствительными клетками. В — сенсилла с воронковидным каналом внутри кутикулы; с механо- и хеморецепторными клетками. Г — бимодальная щетинковая сенсилла с подвижными стержнем щетинки, механо- и хеморецепторными клетками и терминальными порами. Д — эстетаск, щетинковая сенсилла с пористой кутикулой и неподвижным стержнем; внешние отделы хеморецепторных дендритных отростков разветвлённые. Оригинал M. Schmidt и W. Gnatzy, Франкфурт.

http://jurassic.ru/

насекомых, но не у хелицеровых и, вероятно, не у «Myriapoda». Сколопидии часто расположены на подвижных частях тела (конечностях, члениках усиков, между туловищными сегментами). Иногда они входят в состав сложных **хордотональных органов** (илл. 909), которые воспринимают давление, движение и напряжение кутикулы и вибрации. Особой разновидностью хордотонального органа является джонстонов орган во II членике антенн (педицеллюс) эктогнатных насекомых (илл. 864). Сколопидии представлены и в **тимпанальных органах** насекомых, где они могут воспринимать вибрации с помощью чувствительных палочек, прилегающих к барабанной перепонке (tympanum). Тимпанальные органы есть только у насекомых (в различных участках тела) (илл. 909). Только у паукообразных есть **чувствительные щели** и лировидные органы — погруженные в кутикулу удлинённые щели, с отростками чувствительных клеток (илл. 624А). К органам восприятия собственных движений относятся также **статоцисты** (только у некоторых Malacostraca).

Звучание широко распространено и служит для нахождения половых партнёров, защиты своего участка или отпугивания. Наиболее часто распространенный способ звучания — стридуляция (стрекотание). **Органами стридуляции** являются кутикулярные образования, где друг против друга расположены ребристая или зубчатая поверхность (pars stridens) и острый край или выступ (plectrum). Они могут находиться в различных местах тела, которые при движении соприкасаются друг с другом — у скорпионов, сенокосцев (*Histricostoma*), многих тенетных пауков, десятиногих раков, некоторых мокриц, но прежде всего у разнообразных насекомых (в том числе — Orthoptera, Hemiptera, Coleoptera). Цикады и некоторые бабочки-медведицы издают звуки с помощью барабанных мышц. Настоящие звуки, издаваемые путём колебаний частей тела под давлением воздуха, характерны для некоторых насекомых, например бражника мёртвая голова (*Acherontia*) (парусовидный эпифаринкс приводится в колебательное движение путём выдавливания воздуха из преддверия рта), или тараканов (выдавливание воздуха через стигмы).

Пищеварительный тракт состоит из трёх отделов, которые, в свою очередь, могут быть подразделёнными. Он начинается с эктодермальной передней кишки (стомодеум), выстланной изнутри кутикулой, которая у растущих животных сменяется при линьке. Передняя кишка состоит из ротовой полости и продолжается в пищевод. Пищевод может быть расширен на конце с образованием зоба (у насекомых), жевательного желудка (Xiphosura, Crustacea-Malacostraca, насекомые) или всасывающего желудка (пауки) на границе со средней кишкой. В таких отделах кутикула может быть преобразована в сложные лопасти, зубчики, жевательные пластинки или фильтрационный аппарат (илл. 855).



Илл. 606. Основные типы механорецепторных кутикулярных сенсилл членистоногих.
А — щетинковая сенсилла. Механическая чувствительность определяется массой и длиной (M) кутикулярного чехла, подвижностью (жёсткостью) его крепления (C, обозначена пружиной) и демпфирующим компонентом n. Сила F_b действует непосредственно на тактильный рецептор. В случае щетинковых сенсилл отношение между движениями среды и воздействием на щетинки существенно сложнее и требует рассмотрения таких аэрогидродинамических закономерностей, как образование пограничных слоёв над поверхностями. Зависимость от частоты действующих при этом сил трения показана на схеме символом F_1 (вязкость). Б — сенсиллы с отверстием, например колоколовидные сенсиллы насекомых и чувствительные щели паукообразных. Их деформация под действием соответствующих сил в окружающей их кутикуле и тем самым — их чувствительность к механическим воздействиям определяются следующими величинами: жёсткостью окружающей кутикулы (C_1), жёсткостью отверстия в экзоскелете (C_2), и жёсткостью покрывающей отверстие кутикулярной мембраны (C_3). В этом процессе важную роль играют демпфирующие компоненты: они находятся в форме содержимого щели (n_2) и покровной мембраны (n_3). Поскольку в сенсилле с отверстием адекватное раздражение часто передаётся через соединение, следует также учитывать его механические свойства: жёсткость соединения (C_4) и демпфирование этим соединением (n_4). Действующие дистально и проксимально силы обозначаются, соответственно, F_d и F_p. M обозначает массу сегмента ноги, расположенного дистально от сенсиллы. А — по Tautz (1979), Humphrey и др. (1993) и Barth и др. (1993); Б — по Blickhan и Barth (1985).

К стомодеуму присоединяется энтодермальная **средняя кишка**. Она ведет к задней кишке. У многих видов задняя кишка извитая и заканчивается ректальным пузырём, служащим для накопления фекалий и экскретов. Спереди в среднюю кишку впадают железы, которые у большинства видов образуют сильно разветвлённые слепые мешки, где происходит секреция, всасывание и частично также запасание. Наличие желёз средней кишки доказано даже у трилобитов.

У некоторых ракообразных энтодермальная часть кишки почти полностью сведена до желёз средней кишки, так что передняя и задняя кишка почти контактируют между собой (у Isopoda, Tanaidacea, Cumacea и некоторых Decapoda). У мелких форм железы средней кишки часто редуцированы до одной или нескольких пар неразветвлённых трубок. У Antennata им соответствуют только небольшие выросты.

Как и стомодеум, **задняя кишка** (проктодеум) также выстлана кутикулой. Как правило, задняя кишка образует только короткий мускулистый конечный отдел кишечника и анус. Задняя кишка насекомых снабжена ректальными папиллами, пронизанными кровеносными сосудами и служащими для обратно-

http://jurassic.ru/

го всасывания воды (илл. 281). У таких групп ракообразных, как Isopoda, Tanaidacea и Cumacea, задняя кишка сильно удлинена и спереди почти достигает передней кишки.

У Onychophora, некоторых Crustacea, Chilopoda, Progoneata и Insecta пищевая кашица окружается **перитрофической мембраной**. Она состоит из протеинов и сети тончайших хитиновых фибрилл. Перитрофическую мембрану производит либо весь эпителий средней кишки, либо её передний отдел, либо специализированные клетки в начале средней кишки (valvula cardiaca).

Систематика

Euarthropoda состоит из трёх больших рецентных таксонов (илл. 572), считающихся монофилетическими: **Chelicerata**, **Crustacea** и **Antennata**. Ракообразных и антеннат объединяют в большую группу **Mandibulata**. Хелицеровые — сестринская мандибулятам группа. Кроме того, имеется много ископаемых Euarthropoda, и их число постоянно растёт благодаря новым находкам. Большинство из них можно отнести к рецентным таксонам или их предковым линиям (илл. 573, 611, 614). Остальные относятся к полностью вымершим группам, из которых здесь представлены только наиболее хорошо изученные †Trilobita. (Обоснование монофилии Euarthropoda — см. в обсуждении «унирамной» гипотезы)

Дополнения (с. 896).

http://jurassic.ru/

†Trilobita, трилобиты

Трилобиты — одни из древнейших известных Euarthropoda. В палеозое (в течение приблизительно 350 млн. лет) они населяли моря различных регионов. Трилобиты были особенно многочисленны в кембрии (570–500 млн. лет назад), а в конце перми (250 млн. лет) вымерли их последние представители. Палеонтологи описали несколько тысяч видов; многочисленные таксоны трилобитов служат руководящими окаменелостями в биостратиграфии. Примечательно, что в течение длительного периода их существования морфология трилобитов оставалась довольно постоянной. Длина тела трилобитов составляла обычно 3–6 см, кроме того, встречались и карликовые формы длина которых измеряется миллиметрами, и гиганты до 75 см. Большинство видов были морскими хищниками или падальщиками и держались вблизи дна; предполагают, что многие трилобиты обладали способностью активно плавать. В пользу того, что некоторые виды населяли также пелагиаль, свидетельствуют прежде всего аналогии с современными планктонными ракообразными (прежде всего, очень крупные глаза) и геологические особенности отложений, где встречаются их остатки.

Строение

Типичное разделение тела на голову (цефалон) и туловище (торакс) и хвост (**пигидий**) сложилось только в ходе исторического развития группы (илл. 607). Это деление стало особенно чётко выражено на дорсальной стороне, которая покрыта панцирем из кутикулы, укрепленной карбонатом кальция (в виде кальцита); однако брюшная сторона оставалась необызвествленной. Для дорсального панциря характерно срединное осевое вздутие и широкие латеральные **плевротергиты**, что придаёт торакальным сегментам трёхлопастную форму (илл. 609).

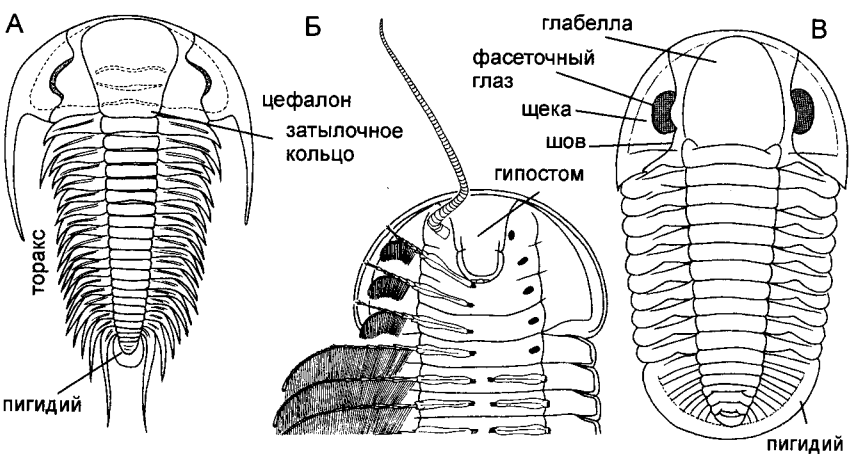
Голова покрыта сверху округлой пластиной (головным щитом). В осевой части головной щит вздут в виде **глабеллы**, на которой имеются борозды и отпечатки мышц. Это указывает на наличие сегментов, слитых с образованием головы, и их конечностей. По бокам расположены щёки, отделённые от глабеллы лицевыми швами (илл. 607). Считается доказанным наличие многочисленных линек панциря; вероятно, швы облегчали процесс линьки. У самых ранних представителей швы и, вероятно, глаза отсутствуют. Позади глабеллы располагается затылочное кольцо, ширина которого соответствует осевому участку первого торакального сегмента. Головной щит снабжён шиповидными выростами на осевом участке, щёки часто тоже вытянуты в длинные, направленные назад шипы (илл. 607А).

Основной план строения трилобитов включает также два крупных, направленных в стороны **фасеточных глаза** в форме полумесяца на дорсальной стороне щита (илл. 607Б), которые, вероятно, были гомологами сложных глаз рецентных Euarthropoda.

Первоначальный тип глаз — **голохроический**. Их поверхность составлена из круглых или многоугольных линз, расположенных вплотную друг к другу и покрытых общей корнеальной мембраной (роговицей). Диаметр линз составляет 30–200 мкм, у кембрийских форм они были тонкими и двояковыпуклыми, у ордовикских — длинными и призматическими. Каждая линза состоит из одного кристалла кальцита. Вокруг глаз проходит окулярный шов.

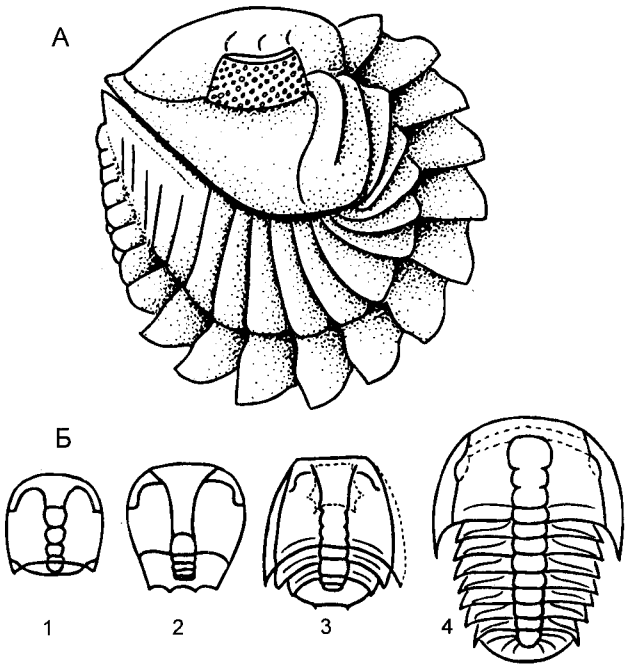
Другой тип строения представлен **шизохроическими** глазами (илл. 610) у видов рода *Phacops* (с ордовика по девон). Их линзы существенно крупнее (120–750 мкм) и расположены далеко друг от друга, так как разделены нормальной кутикулой (склерой). По своему строению эти гла-

Wilfred Westheide, Оснабрюк



Илл. 607. †Trilobita.
А — *Paradoxides gracilis* (Redlichiida). Длина около 50 мм. Средний кембрий, Богемия. Представитель, вероятно, примитивного, очень рано вымершего таксона. Б — *Triarthrus eatoni* (Ptychopariidae). Передний конец тела, вид снизу; конечности левой стороны тела удалены, но показаны места их прикрепления. Общая длина около 18 мм. В — *Proetus bohemicus* (Proetida). Вид со спины. Длина около 30 мм. Нижний девон, Богемия. Представитель таксона, вымершего последним из трилобитов. А — по Levi-Setti (1975), Б — по Whittington и Almond (1987), В — по публикациям различных авторов.

http://Jurassic.ru/

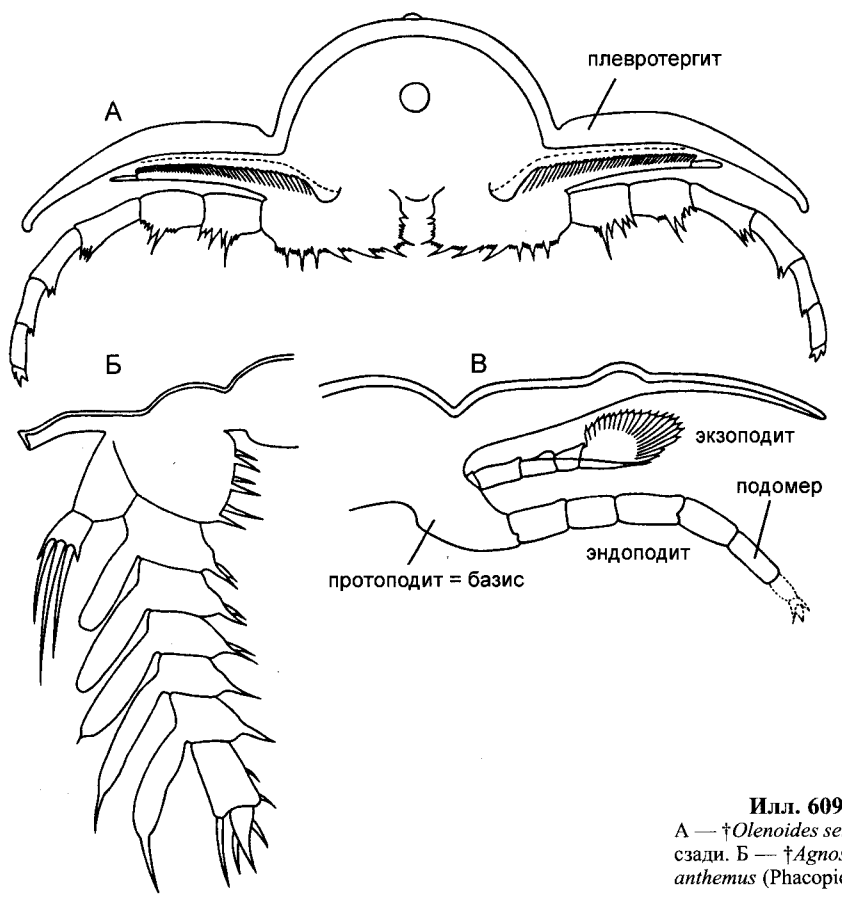


Илл. 608. †Trilobita.
А — †*Acaste downingiae* (Phacopida). Силур, Англия. Свернувшаяся особь, вид сбоку Б — †*Sao hirsuta*. Стадии развития: 1–3 — протаспис, 4 — мераспис. А — по Clarkson (1993); Б — по Barrande (1959).

за очень сложные, каждая линза состоит из одного кальцитового кристалла. Часто глаза утрачены вторично, например у Agnostida.

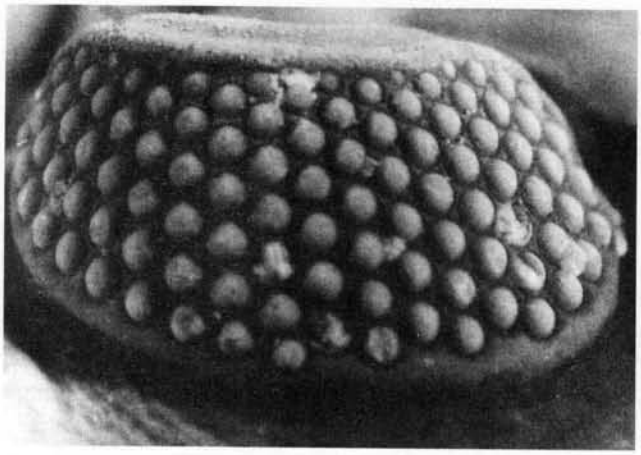
На брюшной стороне цефалона расположены четыре пары **конечностей**. Самые передние — одноветвистые антенны, состоящие из удлинённой базальной части и многих более или менее одинаковых члеников. Они прикреплены рядом с **гипостомом** — крупной, сильно склеротизированной пластиной, которая расположена перед ртом под головным щитом и сильно различается по форме у разных таксонов. Следующие три пары конечностей более или менее однородны и сходны с конечностями торакса и пигидия.

Торакс обычно составлен из 10–15 свободных сегментов, максимально из 40. Их плевротергиты могут быть макроплевральными, т.е. оканчиваться длинными шипами (илл. 607А). Нередко также вторичное слияние сегментов. У *Naraoia* (которую не все специалисты относят к трилобитам) всё туловище образует единый шлем. **Пигидий**, если он развит, имеет вид плоской пластины, образованной из нескольких или многих сегментов, не полностью отделённых друг от друга. Сегменты пидигиального щита также могут нести по одной паре конечностей. Различные виды, например Phacopida, могли свора-



Илл. 609. †Trilobita. Торакальные конечности.
А — †*Olenoides serratus* (Corynexochida). I торакальный сегмент, вид сзади. Б — †*Agnostus pisiformis* (Agnostida). В — †*Ceraurus pleurexanthemus* (Phacopida). По Müller и Waloβek (1987).

http://jurassic.ru/



Илл. 610. †Trilobita. †*Eophacops trapeziceps*. Шизохроические фасеточные глаза.
Оригинал E.N.K. Clarkson, Эдинбург.

чиваться и таким образом защищать брюшную сторону (илл. 608А).

Только у приблизительно 20 видов известны постантеннальные конечности (илл. 609). В своей основе они двуветвистые. Обе ветви выходят из одного крупного основного членика, который, вероятно, гомологичен базису разделенной ноги ракообразных.

У *Olenoides serratus* внутренняя сторона базальных члеников с шипиками, как гнатобазы у Xiphosura; эти членики служили для схватывания, раздавливания и переноса жертв.

Внешняя ветвь (экзоподит) у *Olenoides serratus* состоит из двух или трёх члеников (илл. 609А), у *Ceraurus pleurexanthemus* — из пяти члеников (илл. 609В), у *Triarthrus eatoni* — из нескольких члеников (илл. 607Б). У *Olenoides* и *Triarthrus* экзоподит снабжён различными мелкими, параллельно расположенными структурами в форме иголок или щетинок, у *Ceraurus* — веслообразной лопастью с тонкими филаментами на V членике, а у *Angostus pisiformis* — несколькими щетинковидными придатками (илл. 609Б).

Такое многообразие форм экзоподитов позволяет сделать предположение о разнообразии функций. Чаще всего считают, что они дополнительно функционировали как жабры. Однако относительно твёрдые структуры филаментов указывают на то, что взмахи экзоподитов вызывали водообмен под плевротергитами; местом газообмена, вероятно, могла служить тонкая брюшная сторона животного.

Внутренняя ветвь (эндоподит) состоит из семи члеников (подомеров) и, по всей видимости, служила ходильной ногой. Дистальный членик обычно преобразован в коготок.

Развитие

У нескольких видов были найдены серии стадий развития. Самой ранней стадией является **протаспис** — уплощённая или яйцевидная личинка диаметром около 1 мм, с сегментированными дорсальными вздутиями, из которых развивается глабелла, часто с игловидными выростами и крошечными глазами (илл. 608Б). Как и у взрослых трилобитов, её голова состоит из четырёх сегментов (каждый со своей парой конечностей) и чётко отличается от науплиальной личинки ракообразных (у которой только три сегмента) (илл. 706).

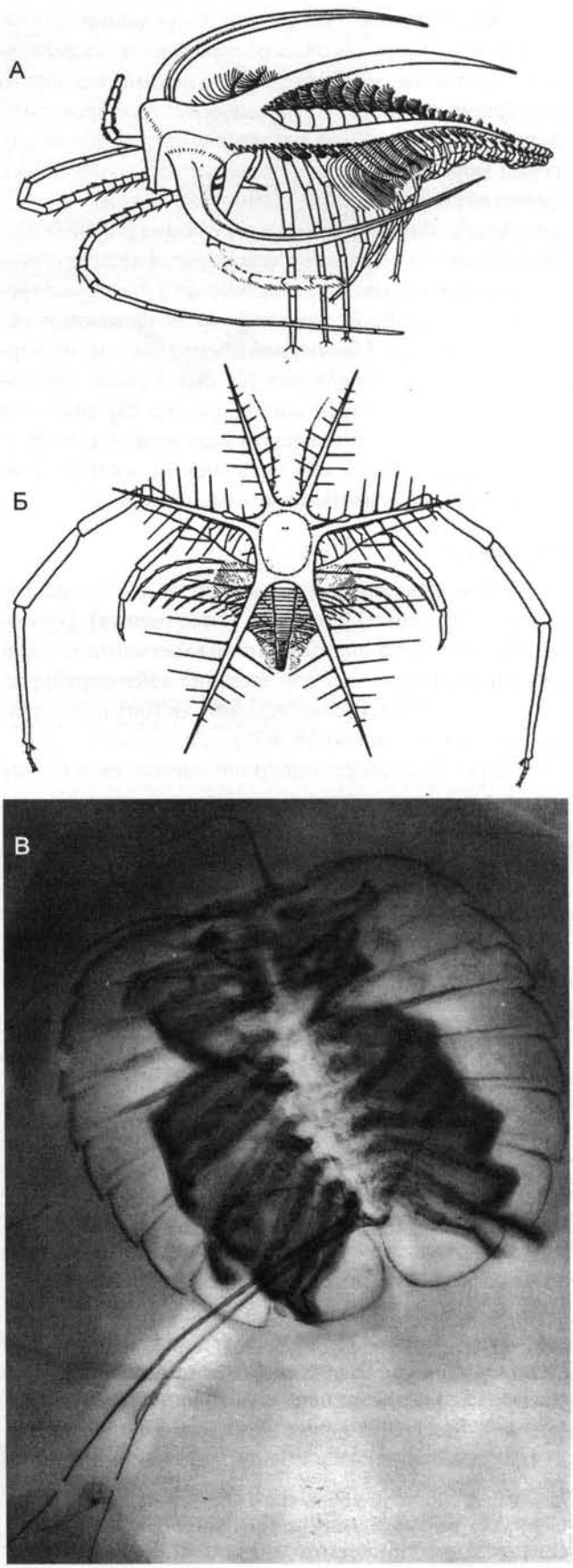
Систематика

Обычно гомономная сегментация придаёт трилобитам очень примитивный, по сравнению с другими членистоногими, облик — даже в том случае, когда появление пигидия уже приводит к формированию тагм. С одной парой предротовых антенн и тремя парами головных конечностей, не преобразующихся в ротовой аппарат, но обычно идентичных торакальным конечностям, изменение функций их передних конечностей даже ещё менее выражено, чем у онихофор. Принадлежность трилобитов к типичным Euarthropoda доказывается наличием массивной кутикулы в форме склеритного скелета, которая остаётся после линьки как твёрдый покров, а также наличием пары фасеточных глаз, членистых двуветвистых конечностей, образованием хорошо выраженного цефалона с единым головным щитом. Традиционно (однако, мало убедительно) трилобитов относили к предковой линии хелицеровых — прежде всего из-за внешнего сходства с Xiphosuren, например, по сильному расширению передней части тела. Следует признать, что вопрос о близости трилобитов к хелицеровым или мандибулятам остаётся открытым.

Также и Olenellida (илл. 609А), временами считавшиеся особенно близкими родственниками хелицерат, не обнаруживают с ними однозначных синапоморфий. Отсутствие швов на головном щите, строение глаз, многочисленные сегменты и другие признаки скорее указывают на базальное положение оленеллид среди трилобитов. Строгая монофилия таксона трилобитов выводится на основе, как минимум, одного признака — **кальцифицированной** дорсальной кутикулы; ещё одной возможной апоморфией является пигидий. Вне таксона могут находиться только Agnostida; на это указывает, например, сильное отклонение в строении их конечностей (илл. 609Б), которые своими щетинковидными придатками напоминают известные образования в эволюционной линии ракообразных. Кроме того, у агностид сравнительно сильно дифференцированы головные конечности.

http://jurassic.ru/

†*Olenellus thompsoni* (Redlichiida), длина 10 см; нижний кембрий, например, Шотландии. Крупный цефалон в форме полукруга с длинными щёчными шипами; глабелла чётко сегментированная; дорсальных лицевых швов нет; плевротергиты с шипами; 15 торакальных сегментов, каждый с длинным аксиальным шипом; пигидий очень маленький, без конечностей. — †*Olenoides serratus* (Corynexochida), длина 10 см; средний кембрий, из сланцев Бэрджес/ Burgess Shale, Британская Колумбия. — †*Acaste downingiae* (Phacopida), длина 3 см, силур, Уэльс. Сильно отличается по многим признакам. Цефалон с сильно выдающейся вперёд глабеллой; шизохроические глаза содержат около 100 линз, чётко выражены дорсальные лицевые швы. Торакс с одиннадцатью сегментами; пигидий состоит из нескольких сегментов. Способен сворачиваться в шар, так что цефалон прижимается сверху к пигидию. — †*Triarthrus eatoni* (Ptychopariida), длина 3 см; нижний ордовик. Торакс крупный, пигидий маленький. — †*Agnostus pisiformis* (Agnostida), длина около 1,5 мм; верхний кембрий, Швеция. Цефалон и пигидий сходны по размеру и форме. Глаза и дорсальный лицевой шов отсутствуют; рот позади гипостома. Имеется только два свободных торакальных сегмента. Пигидий с четырьмя (?) парами конечностей. Антенны I без органов чувств, приспособлены для сбора пищи. Наружная ветвь плавательных ног короткая, двучленистая и несёт придатки в форме щетинок (илл. 609Б).



Илл. 611. В палеозое существовали многие вымершие членистоногие неясного систематического положения. Три изображённых здесь вида чаще всего считают близкими к трилобитам.

А — †*Marrella splendes*. Реконструкция, вид сбоку. Жаберные ветви 1–4 и 10–26 отрезаны. Клиновидный головной щит с четырьмя длинными направленными назад шипами. На брюшной стороне губа с двумя зубцами и рядом две пары многочленных антенн. Туловище с 25 сегментами, каждый с одной парой двуветвистых придатков (ходильная нога и жаберная ветвь). Длина 2,5–19 мм. Из сланцев Бэрджес/ Burgess Shale, Британская Колумбия, средний кембрий, около 550 млн. лет назад. Б — †*Mimetaster hexagonalis*. Реконструкция, вид со спины. Головной щит с длинными шипами; два стебельчатых глаза и два глазка; одна пара антенн, две пары больших ног и более 30 пар двуветвистых придатков. Длина около 2,5 см. Сланцы Hunsrück, нижний девон, около 400 млн. лет назад. В — †*Cheloniellon calmani*. Снимок в слабых рентгеновских лучах. Дорсальная сторона с десятью пластиновидными тергитами с широкими плеврами, из которых два передних относятся к голове; одиннадцатый тергит маленький, цилиндрической, с двумя длинными придатками; конец тела образован тельсоном, лишённым придатков. Вентрально расположены одна пара антенн и ещё одна пара предротовых придатков; четыре предположительно простые ноги с гнатобазами; восемь пар двуветвистых конечностей, где наружная ветвь с ламеллярными придатками. Длина 6,5–11 мм. Сланцы Hunsrück, нижний девон, около 400 млн. лет назад. А — по Whittington (1971); В — по Stürmer и Bergström (1976); В — оригинал W. Stürmer, Эрланген.

http://jurassic.ru/

3. Chelicerata, Хелицеровые

Хелицеровые насчитывают примерно 60 000 рецентных видов, которые распределены по двенадцати субтаксонам. Кроме того, известно несколько вымерших групп. Хелицеровые ведут своё происхождение из морской среды, однако из современных групп морской образ жизни ведут только Xiphosura (мечехвосты) и Pantopoda (морские пауки). Эволюция Arachnida (паукообразные) связана с сушей. Самым большим по размеру ископаемым хелицеровым является эвриптерида (ракоскорпион) *Pterygotus rhenaniae* 1,8 м длиной; крупнейшие современные виды — мечехвост *Limulus polyphemus* (60 см) и скорпион *Hadogenes troglodytes* (21 см). Самые маленькие виды — некоторые клещи, размер которых едва достигает 0,1 мм. В основном хелицераты хищники, только среди клещей есть потребители мёртвой органики, а также паразиты животных и растений.

Строение

Тело хелицеровых разделено на две тагмы, переднюю (**просома**) и заднюю (**опистосома**). Просома образована, по-видимому, семью сегментами с шестью парами конечностей; наличие дейтоцеребрума не доказано. Опистосома исходно состоит из двенадцати сегментов (илл. 619, 637).

Просома несёт многочисленные сенсорные органы, ротовые придатки и ходильные ноги. Её сегменты сливаются друг с другом и обычно покрыты цельной пластиной (скутум, карапакс, пельтидий). Только у Schizomida, Palpigradi, Solifugae и многих клещей скутум подразделён на про-, мезо- и метапельтидий. Пропельтидий достигает уровня IV пары конечностей и маркирует заднюю границу исходной артроподной головы.

Опистосома вмещает органы пищеварения, кровообращения, дыхания и размножения. У мечехвостов и скорпионов опистосома заканчивается хвостовым шипом (илл. 614, 628), у Uropygi и Palpigradi — хвостовой нитью (илл. 632, 628). И хвостовой шип, и хвостовая нить ранее гомологизировались с тельсоном — однако, скорее всего, они соответствуют тергальному шипу редуцированного тринадцатого сегмента.

Самые передние **конечности** просомы — **хелицеры**, исходно трёхчлениковые клешненосные придатки (илл. 627Б). Они закладываются постерально, однако затем в развитии смещаются в преоральную позицию. Хелицеры иннервируются от тритоцеребрума, что показывает их гомологию антеннам II у Mandibulata. У многих арахнид клешни хелицер настоящие двучлениковые (Pseudoscorpiones, Solifugae) или ложные, где конечный коготь сгибается вентрально, как складной нож (Uropygi, Amblypygi, Araneae). II пара конечностей у мечехвостов в виде ходильных ног. II пара конечностей у арахнид — **педипальпы**, имеющие иные функции — они несут чувствительные органы, либо выступают как хватательные конечности при приёме пищи, либо как гоноподы. Следующие четыре пары конечностей исходно являются **ходильными ногами**.

Педипальпы и ходильные ноги разделены на членики: кокса (тазик), трохантер (вертлуг), фемур (бедро), пателла (чашечка), тибия (голень), тарсус (лапка) и претарсус (илл. 596, 637). Нередко число члеников ног вторично умножено. По-видимому, исходно конечности были двуветвистыми; из современных форм такие ноги известны только у мечехвостов.

Функции придатков опистосомы иные. Придатки I сегмента у мечехвоста называются хилярии*, они ограничивают сзади предротовую впадину. У паукообразных хилярий нет, возможно, они превратились в метастернум. Придатки II опистосомного сегмента имеют вид генитальных крышек. Далее следуют плавательные ноги со складчатыми жабрами («жабры в виде книжки»). В своём исходном виде эти конечности сохранились у современных Xiphosura. Их гомологами у паукообразных являются лёгкие, трахеи, паутинные бородавки; однако у Arachnida могут полностью отсутствовать следы конечностей опистосомы.

Хелицеровые (за исключением Solifugae) обладают мезодермальным **эндоскелетом** (эндохондрит). Он представляет собой V-образную пластину в просоме, оба угла которой начинаются по бокам надглоточного ганглия и сходятся позади мозга. К пластине прикреплены дорсальные и вентральные мускулы, которые соответствуют дорсо-вентральным мышцам задней части тела. Кроме того, к эндоскелетной пластине крепится часть мускулатуры конечностей. Остатки эндоскелетных пластин и дуг в опистосоме имеются у мечехвостов и скорпионов.

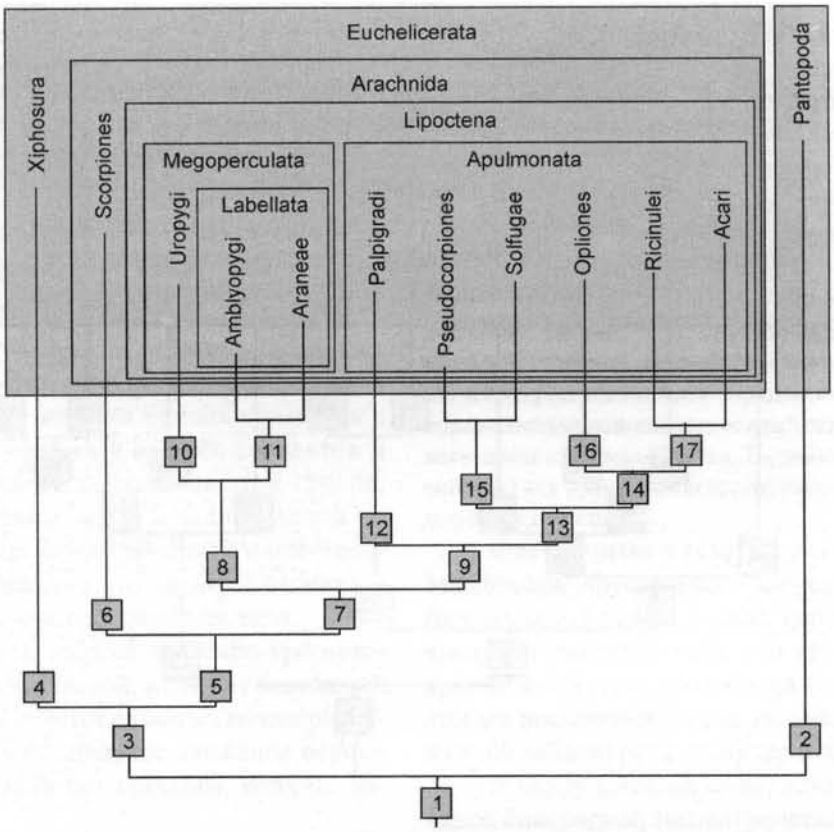
Для ориентации служат латеральные и медианные глаза, а также многочисленные механо- и хеморецепторы. Латеральные глаза исходные, ещё у мечехвостов они фасеточные, как у вымерших трилобитов. У паукообразных эти сложные глаза распались на несколько, максимально пять пар простых глаз.

Считается, что у предка хелицеровых было четыре медианных глаза (см. Pantopoda). У арахнид имеется только два функционирующих медианных глаза.

Peter Weygoldt, Фрейбург

* Сегмент хилярий обозначается как рудиментарный VII (последний) сегмент просомы либо как первый сегмент опистосомы (*прим. ред.*)

http://Jurassic.ru/



Илл. 612. Родственные отношения внутри Chelicerata по Weygoldt и Paulus (1979).

Апоморфии: [1] 1. Придатки сегмента антенн I редуцированы; придатки сегмента антенн II в виде хелицер. Тело поделено на просому и опистосому. [2] Хобот; опистосома редуцирована. [3] Конечности опистосомы плоские и широкие (?) [4] Сегменты мезосомы слиты друг с другом; хилярии. [5] Фасеточные глаза разбиты самое большее на пять боковых элементарных глаз; внекишечное пищеварение; щелевидные сенсорные органы; энтодермальные мальпигиевы сосуды (?) [6] Гребневидные органы и другие структуры. [7] Сетчатое расположение рабдомеров в боковых глазах; свёрнутые сперматозоиды. [8] Хелицеры в виде перочинного ножа (субхелатные, ложные клешни); у сперматозоидов аксонема с расположением микротрубочек $9 \times 2 + 3$. [9] Утрата веерных лёгких; редукция боковых глаз до трёх или двух пар. [10] Камаростом (предротовая полость со сросшимися коксами педипальп); в постэмбриональном развитии пренимфа и четыре стадии нимфы; при спаривании самка удерживает самца за заднюю часть тела. [11] Стебелёк; хорошо развитый постцеребральный сосательный желудок. [12] Упрощение коксостернального района. [13] Трубчатые трахеи; редукция хвостового жгута. [14] Вторая пара ног несёт органы осязания; сперматозоиды безжгутиковые, с впадиной, акросома на вогнутой стороне. [15] Хелицеры двучлениковые, в виде настоящих клешней. [16] Пенис или яйцеклад; только медианные глаза. [17] Шестиногая личинка и три стадии нимфы.

Хелицеровые типичные хищники (за исключением многих клещей).

Для **выделения** служат коксальные железы (преобразованные нефридии в просоме, открывающиеся на коксах ходильных ног), нефроциты, задний отдел средней кишки и мальпигиевы сосуды.

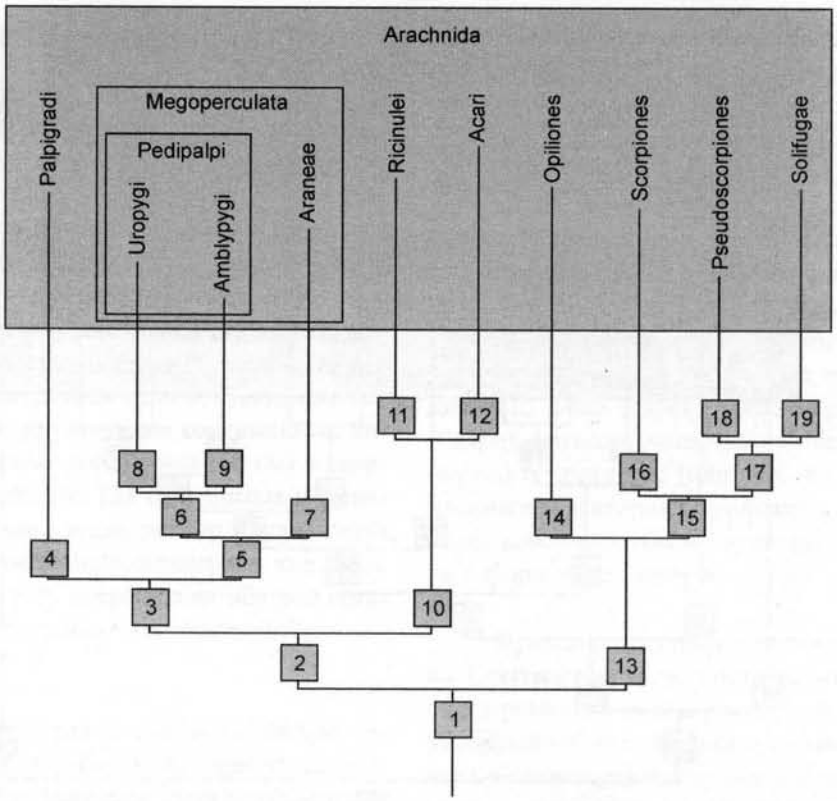
Кровеносная система незамкнутая. У первичноводных мечехвостов дыхание осуществляется тесно прилегающими друг к другу жаберными листками («книжка») на наружных ветвях конечностей опистосомы. Наземные арахниды дышат с помощью трахей или веерообразных лёгких.

Гонады первично парные и открываются на II сегменте опистосомы. Половые отверстия, ещё парные у мечехвостов и одно непарное у паукообразных, прикрыты генитальной крышкой, образованной сильно преобразованными конечностями этого генитального сегмента. Исходно водные хелицеровые имели наружное оплодотворение, которое сохранилось у морских мечехвостов.

Систематика

Возможно, Chelicerata являются сестринской группой по отношению к †Trilobita. Вот важнейшие события в ранней эволюции Chelicerata: (1) утрата первых антенн, (2) преобразование первых головных конечностей в хелицеры, (3) оба первых торакальных сегмента сливаются с головой, в результате чего образуется просома, (4) редукция последнего опистосомного сегмента, от которого остаётся только тергальный шип в качестве хвостового жала (по Lauterbach, эта структура не соответствует тельсону). Первые хелицераты, ещё похожие на трилобитов, появились в позднем кембрии. Их история отмечена появлением эффективных хищников. Начальная эволюция хелицеровых разворачивалась в море, где доныне живут **Xiphosura**, и далее в солоноватых и пресных водах, где на переднем плане оказались скорпионообразные †Eurypterida (илл. 618). (Обе группы на основании многих плезиоморфий объединяли в «Merostomata»). Сестринской группой по отношению

http://jurassic.ru/



Илл. 613. Альтернативное представление о родственных отношениях таксонов Arachnida по Shultz (1990).
[1] Плевротергит редуцирован; рот смещён вперёд; депрессор тарсуса простирается в тибию или пателлу; на I сегменте опистосомы нет придатков; жгутик сперматозоида обёрнут вокруг ядра или редуцирован. [2] Тритостернум выражен; постгенитальные рудименты конечностей (лёгкие, паутинные бородавки, вентральные мешочки); три последних сегмента опистосомы уменьшены; ядро сперматозоида окружено манжетой из микротрубочек; одна пара коксальных желёз открывается на первых ходильных ногах. [3] Большая генитальная крышка; дорсальный эндостернит-суспензор, прикреплённый медианно к задней части карапакса; неразделённый фемур; стебелёк. [4] Парный антеромедианный сенсорный орган; сустав трохантер–фемур ходильных ног образован из дорсального шарнира. [5] Лёгкие типы «книжка» во II и III сегментах опистосомы; большой постцеребральный сосательный желудок; хелицеры субхелатные (в виде перочинного ножа); сперматозоиды с расположением микротрубочек 9 x 2 + 3 в акросоме жгутика. [6] Педипальпы хватательные; ходильные ноги I удлинённые (осязательные); сперматофоры на стебельках; выводная камера. [7] Камаростом; многочленистый жгут; защитные железы на заднем конце тела; специфическое брачное поведение. [8] Тибия дополнительно подразделена на членики; сустав пателла–тибия неподвижный, служит как место слома для автотомии. [9] Копулятивный орган на педипальпах самца; ядовитые железы в хелицерах; паутинные железы; паутинные бородавки. [10] Камаростом; подвижный субкапитулюм; трахеи; шестиногие личинки. [11] Подвижный кукуллюс; копулятивный орган на III ходильных ногах. [12] Безжгутиковые сперматозоиды; сперматофоры на стебельках; яйцеклад. [13] Мускул-экстензор (разгибатель) и специализированное сочленение в суставе фемур–пателла; поперечная борозда на карапаксе; предротовая полость образована эндитами пальп и ходильных ног. [14] Пенис или яйцеклад. [15] Сустав пателла–тибия позволяет сгибание-выпрямление вместо выдвижения-втягивания (новое колено); педипальпы с клешнями; неподвижные коксы; стебельчатые сперматофоры. [16] Гребневидные органы и другие структуры. [17] Хелицеры в виде двучленистых клешней; антеро-латеральное причленение хелицер к карапаксу; трахеи со стигмами на III и IV сегментах опистосомы. [18] Паутинные железы на хелицерах; ядовитые железы на педипальпах; выводковая камера. [19] Карапакс расчленён на сегменты; эндостернит отсутствует; сустав фемур–пателла одномыщелковый; маллеолы.

к Xiphosura являются **Arachnida**, чья эволюция проходила на суше. Клещи и скорпионы существовали в силуре и девоне; в карбоне были уже все современные субтаксоны Arachnida, причём в современном облике. Помимо рецентных групп, известно пять больших вымерших таксонов. Arachnida и Xiphosura объединяются в **Euchelicerata**, сестринскую группу по отношению к **Pantopoda**.

Система Arachnida до сих пор остаётся предметом дискуссий. Ныне принято рассматривать паукообразных как монофилетическую группу. **Scorpiones** с их четырьмя парами лёгких, другими примитивными чертами и столь характерными гребневидными органами и весьма похожие на †Eurypterida, противопоставляются всем другим паукообразным, лишённым гребневидных органов и формирующим сестринскую группу **Lipoctena**. Последние разделяются на **Megoperculata** (Araneae, Amblypygi и Uropygi) с двумя парами лёгких и многочисленными другими синапоморфиями, и безлёгочных **Apulmonata**, куда входят столь отличающиеся друг от друга Pseudoscorpiones, Solifugae, Opiliones, Acari и другие (илл. 612). По Шульцу (Shultz, 1990), проделавшему точный компьютерный анализ с использованием дополнительных признаков, Arachnida должны иначе подразделяться на две группы, первая с Palpigradi, Megoperculata, Acari и Ricinulei, вторая с Scorpiones, Pseudoscorpiones, Opiliones и Solifugae (илл. 613).

http://jurassic.ru/

3.1. Xiphosura, Мечехвосты

В этой группе очень крупных (до 60 см) морских хелицеровых до наших дней дожили всего четыре современных вида, которые обозначаются «живыми ископаемыми». Почти идентичные виды известны уже из третичного периода.

Строение

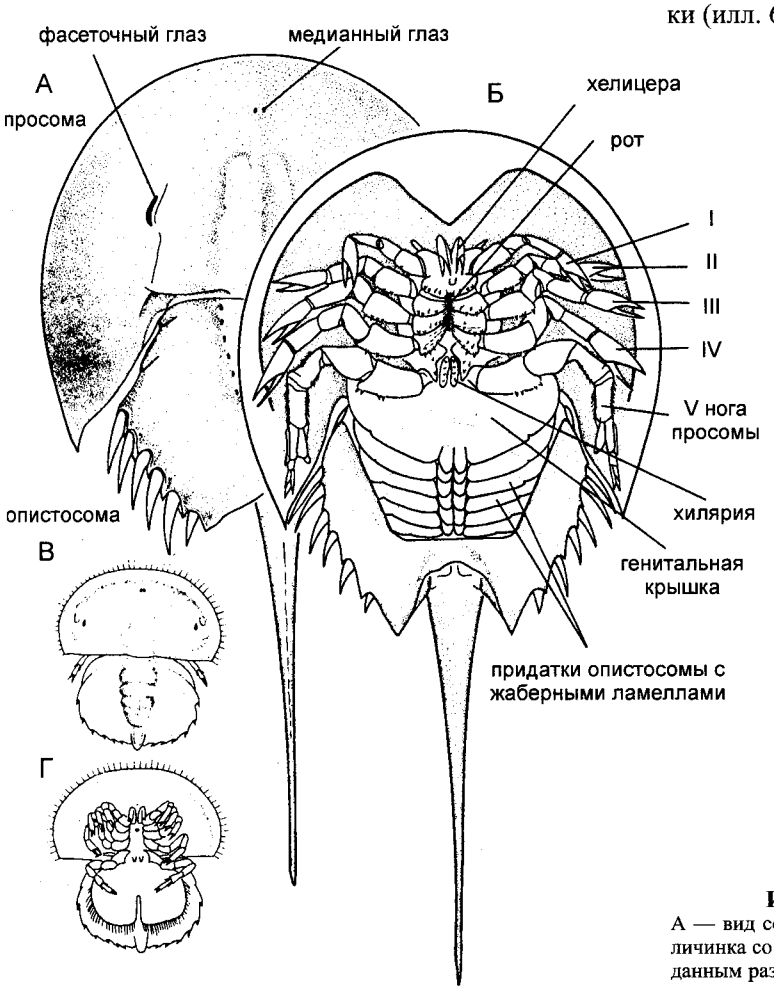
Мечехвосты сразу опознаются по габитусу с покрывающим просому широким подковообразным щитом и небольшой опистосомой (илл. 614). Последняя поделена на мезосому из семи слитых сегментов с плевротергитами и метасому из трёх сегментов и хвостового шипа, давшего название этой группе. Сустав между передним телом и задним телом не соответствует границе между просомой и опистосомой, в отличие от арахнид, поскольку I сегмент и часть II сегмента включены в переднее тело.

Кутикула толстая, твёрдая, от тёмно-краснокоричневой до чёрно-коричневой; в ней нет отложений извести. Внутри тела имеется развитый мезодермальный **эндоскелет**. Поступательное движение осуществляется пятью парами ног просомы, которые почти не видны из-под просомного щита. Первые четыре ноги несут на концах маленькие клешни. На конце ног пятой пары плоские щетинки, которые при ходьбе по мягкому осадку расходятся в стороны, образуя подобие кружков лыжных палок (илл. 615). Только ноги пятой пары имеют наружные ветви, флабеллюмы (илл. 615Б), за которыми следует уже жаберная полость заднего тела.

При ходьбе ноги каждой пары чередуются по фазам движения; плавают довольно тяжело, перевернувшись вентральной стороной вверх и гребя конечностями опистосомы в синхронном порядке. Продвигаясь в слое песка под поверхностью, используют острый передний край просомного щита наподобие плуга. Подвижный хвостовой шип работает как руль и помогает перевернуться, когда животное падает на спину.

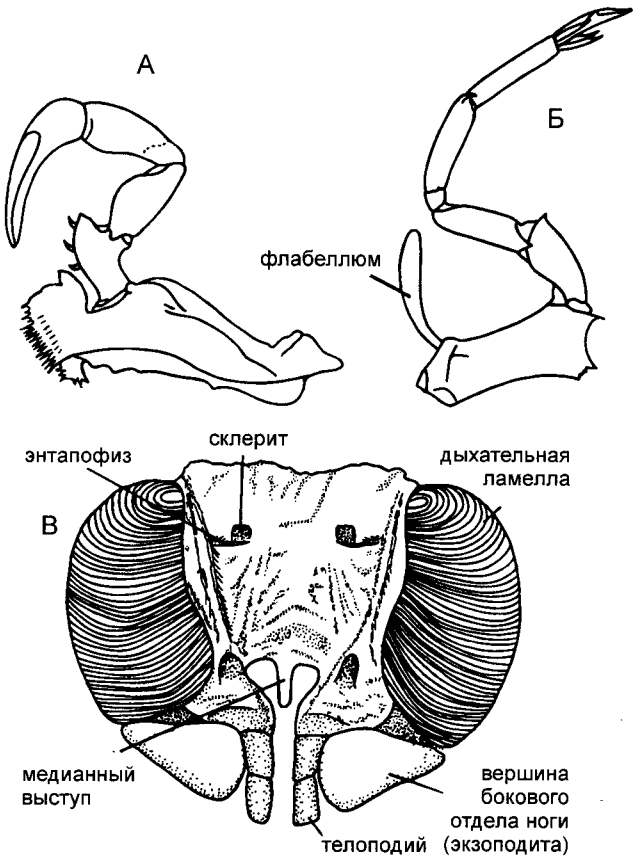
Фасеточные глаза устроены проще, чем у Mandibulata; хрустального конуса нет. Корнеальные (роговичные) линзы в виде направленных внутрь выступов (выпуклостей), они круглые, как в шизохроических глазах трилобитов (илл. 610, 623). Рабдом на поперечном срезе звездообразный, состоит из 8–20 рабдомеров ретинулярных клеток (илл. 616).

В центр рабдома омматидия вдаётся отросток одной биполярной эксцентрической сенсорной клетки (илл. 610, 623). Аксоны сенсорных клеток одного



Илл. 614. *Limulus polyphemus* (Xiphosura).
А — вид со спинной стороны. Б — вид с брюшной стороны. В — личинка со спинной стороны. Г — личинка с брюшной стороны. По данным разных авторов.

http://Jurassic.ru/



Илл. 615. *Limulus polyphemus*.
А — вторая конечность. Б — пятая нога. В — одна из пар конечностей опистосомы с жабрами «типа книжки», со спинной стороны. По Ray-Lankester и Hansen из Fage (1949) и Kaestner (1968).

омматидия прямо под глазом соединены посредством поперечно проходящих аксонов с соседними омматидиями. Некоторые из этих аксонов действуют как ингибиторы соседних омматидиев; они ответственны за латеральное подавление и таким образом за усиление контраста. На заднем крае каждого сложного глаза имеется незаметный снаружи рудиментарный глаз, вероятно, имеющий нейросекреторную функцию.

Оба дорсальных **медианных глаза**, расположенных по средней линии просомы (илл. 614), состоят из одной линзы, которую подстилает слабо упорядоченная ретина. Гуанофоры (содержащие гуанин) и глиальные клетки отделяют друг от друга группы сенсорных клеток.

Медианные глаза развиваются в центре локального впячивания, на вершине которого ретина с перевёрнутыми сенсорными клетками, эпидермис является хрусталиком.

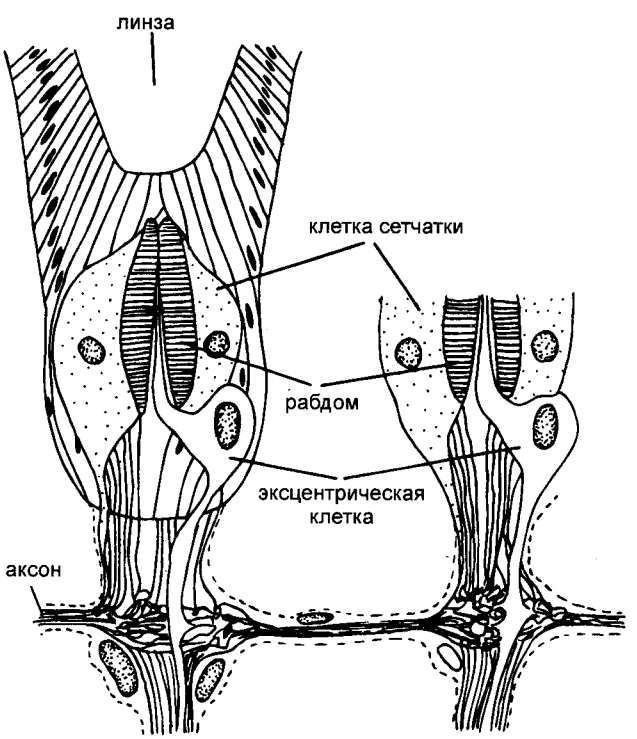
Под медианными глазами, невидимый снаружи, находится эндопариетальный глаз — это редуцированная вторая пара медианных глаз. Третья, вентральная пара медианных глаз помещается у основания верхней губы, сразу перед мозгом. У личинок и молодых животных она хорошо развита; у более взрослых эта пара глаз сливается с фронтальным органом, считающимся хеморецептором.

Кутикулярные чувствительные органы, осязательные щетинки и ямки со щетинками неизвестной функции распределены по всему телу, особенно густо по боковым краям просомного щита и на хвостовом шипе.

Мозг расположен не над пищеводом, а перед ним. Мозг снабжён очень большими стебельчатыми телами (corpora pedunculata), составляющими почти 80% всей массы мозга, и мощным центральным телом. К основному мозгу тесно прилегает тритоцеребрум, его подглоточная (субэзофагеальная) комиссура утрачена. Подглоточный ганглий включает также нейромеры I и II сегментов опистосомы.

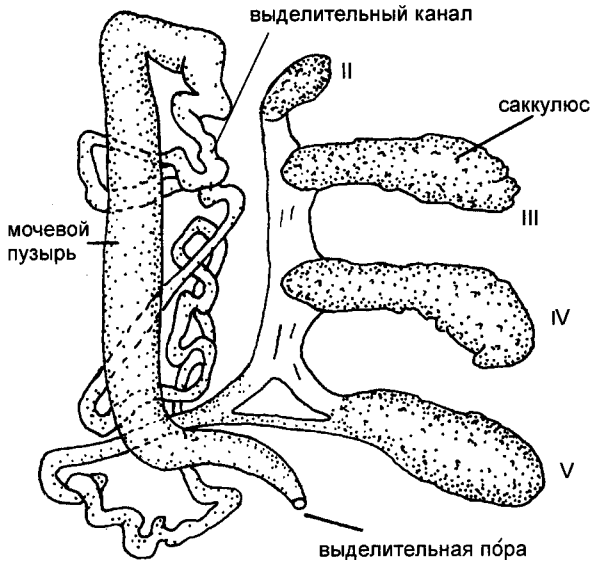
Рот в середине брюшной стороны переднего тела окружён мощными коксами ходильных ног.

Пища (мелкие ракообразные, черви, двустворчатые моллюски, падаль) опознаётся механо- и хеморецепторами конечностей и забирается в рот трёхчлениковыми хелицерами и клешненосными ходильными конечностями. Предротовая полость или впадина, остаток предковой пищевой борозды, спереди ограничена верхней губой, а сзади **хиляриями**, модифицированными конечностями I сегмента опистосомы (илл. 614Б). Пища далее измельчается в жевательном желудке. Твёрдые части выбрасываются обратно через рот. Далее клапан ведёт в среднюю киш-



Илл. 616. *Limulus polyphemus*.
Фрагменты двух омматидиев фасеточного глаза. По MacNichol из Barnes (1974).

http://Jurassic.ru/



Илл. 617. *Limulus polyphemus*.
Коксальная железа, II–V: четыре саккулюса (целомические мешочки), открывающиеся в общий выводной канал. По Patten и Hazen из Barnes (1974).

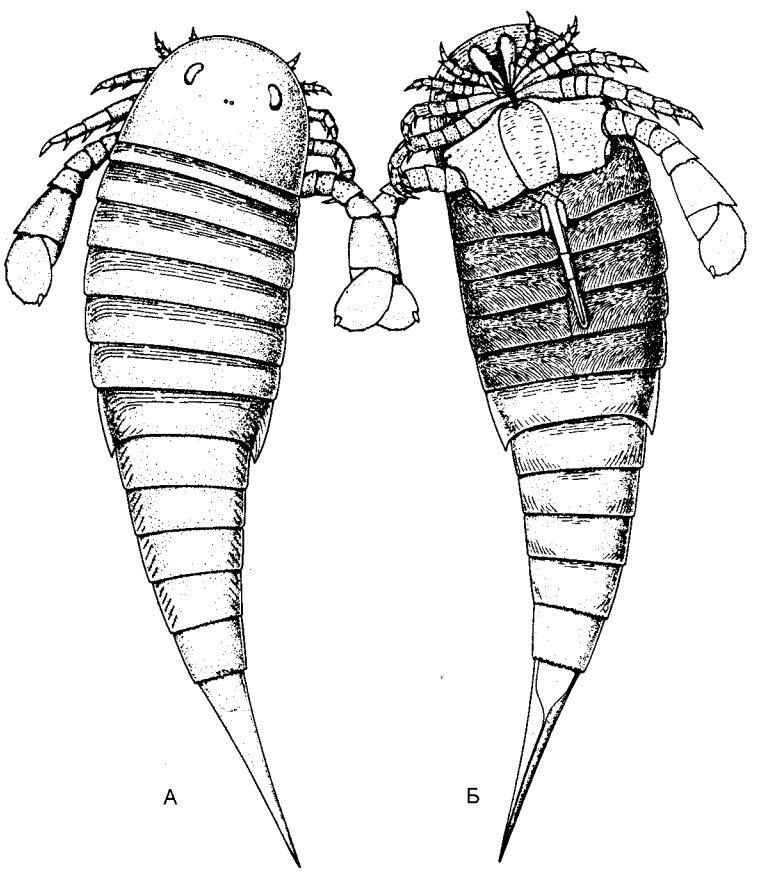
ку, которая спереди расширена и принимает протоки двух пар объёмистых разветвлённых желёз средней кишки (печени). Здесь секретируются энзимы и происходит всасывание. Пищеварение не полностью полостное; дипептиды расщепляются внутриклеточно. Сзади средняя кишка переходит в короткий проктодеум (заднюю кишку), анус на брюшной стороне основания хвостового шипа.

Органы дыхания — жабры «типа книжки», состоящие из многочисленных (до 150) тесно прилегающих друг к другу ламелл на плоской наружной ветви конечностей III–VII сегментов опистосомы (илл. 614В). Маленькие трёхчлениковые телоподиты этих конечностей служат для очистки жабр.

В вентиляции жабр участвует также флабеллюм, наружная ветвь V ноги просомы. При рытье животного флабеллюм закрывает спереди жаберную полость, предотвращая её загрязнение частицами грунта; кроме того, движения флабеллюма создают слабый поток воды.

Органы выделения представлены одной парой коксальных желёз в просоме. Каждая железа соединена с саккулюсами (целомические мешочки) II–V сегментов (илл. 617) и открывается между основаниями ног V и VI пар. В эмбриогенезе закладываются также саккулюсы I и VI сегментов, но в дальнейшем развитии они исчезают. От удлинённого сердца с восемью парами остий отходят три передние аорты и четыре пары латеральных артерий.

Гонады расположены в просоме, парные половые отверстия в задней части тела под **генитальной крышкой**, придатком II сегмента опистосомы.



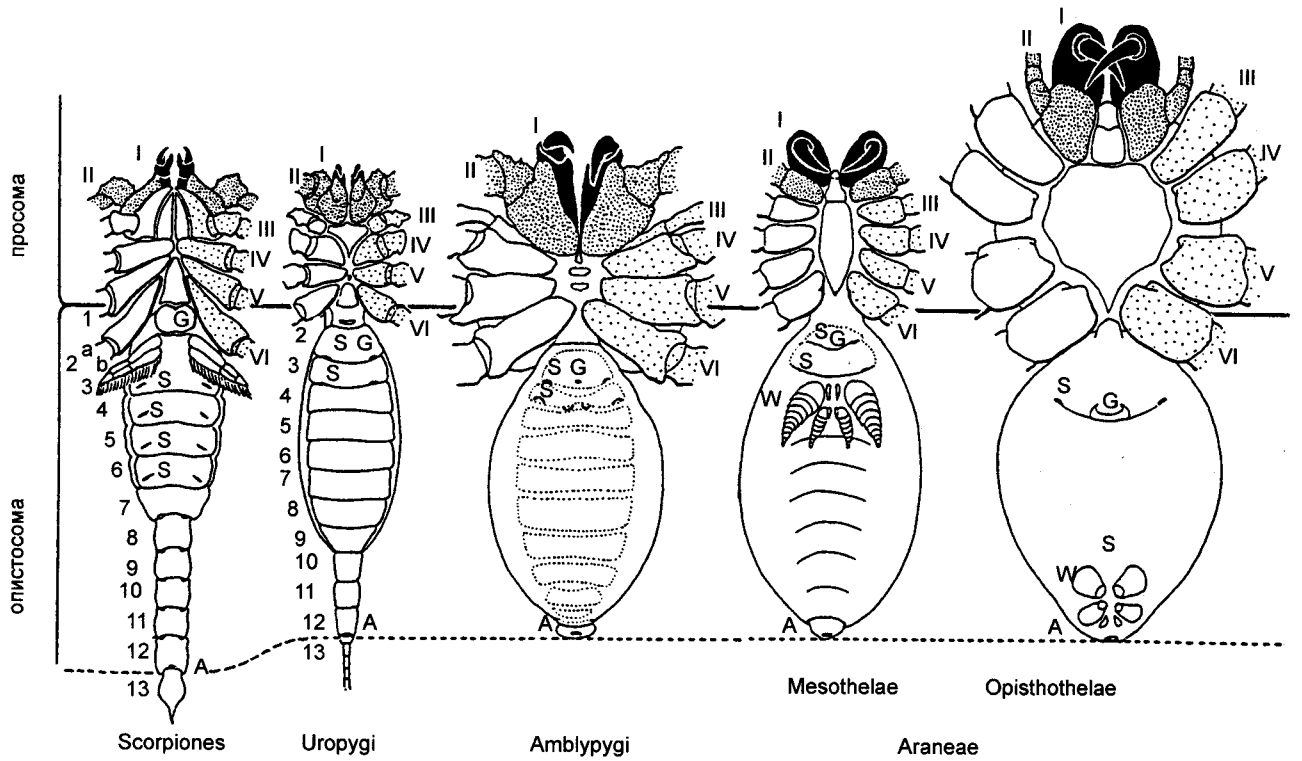
Илл. 618. †*Parahughmilleria hefteri* (Eurypterida).
Нижний девон, западная Германия.
А — вид со спины. Б — вид с брюшной стороны. По Störmer из Müller (1994).

Размножение и развитие

В начале лета животные поднимаются с нормальной глубины (10–40 м) своего обитания на литораль плоских морских побережий. Самцы крепко держатся на самках модифицированными ногами I пары. Яйца размером 2–4 мм в числе 200–1 000 откладываются в неглубокую ямку, осеменяются и покрываются песком.

Дробление полное, гаструляция иммиграционная. Первая свободноживущая стадия — трилобитная личинка, существует за счёт запаса желтка. Эта личинка имеет уже полное число сегментов, но только девять пар конечностей (илл. 614В,Г). Полное число придатков и длинный хвостовой шип появляются с первой постэмбриональной линькой. Половозрелыми становятся спустя девять–двенадцать лет.

http://jurassic.ru/



Илл. 619. Arachnida. Схема строения тела (вид с брюшной стороны) у различных таксонов. Сравнение сегментов и их придатков.
Римские цифры обозначают конечности просомы, арабские — сегменты опистосомы. A — анус, G — генитальная крышечка, S — стигмы, отверстия лёгких или трахей, W — паутинные бородавки. Оригинал W. Martinelli, Вена, дополнено по Kaestner (1965). Рисунок M. Mizzaro-Wimmer, Вена.

Систематика

Xiphosura уже в силурийских морях были представлены большим числом видом. Древние †Synxiphosura, как и Limilina, к которым относятся современные Limulidae, имели сегментированное заднее тело. Семейство Limulidae практически не изменилось со времени своего появления в третичном периоде. Группа из трёх родов и четырёх видов современных мечехвостов имеет прерывистое распространение: *Limulus* вдоль атлантического побережья Северной Америки, *Carcinoscorpius* и *Tachypleus* в Юго-Восточной Азии.

Limulus polyphemus, до 60 см длиной, обычный вид на атлантическом побережье Америки от Нью-Йорка до Флориды на глубинах от 5 до 40 м. В начале лета массами выходит в приливно-отливную зону, где происходят спаривание и откладка яиц. Вид интенсивно используется в экспериментальных исследованиях физиологии нервной системы и обмена веществ. Азиатские виды используются в пищу.

†Eurypterida (Gigantostraca), Ракоскорпионы

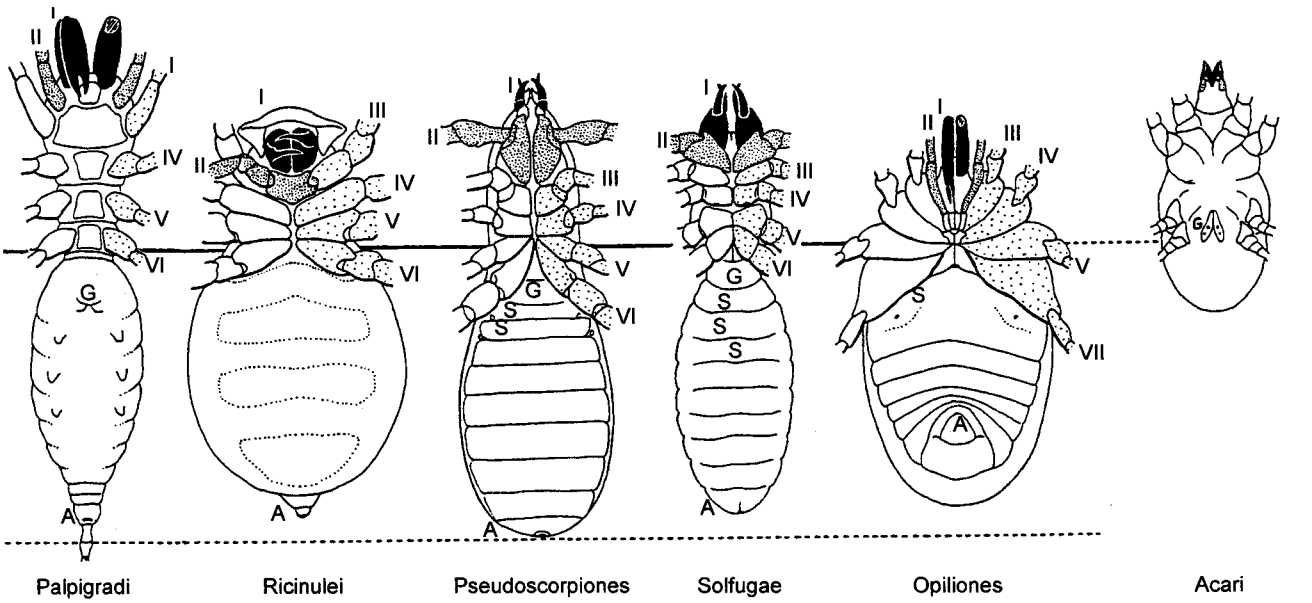
Эти вымершие хелицеровые достигали огромного размера (до 1,8 м длины), это самые большие из когда-либо существовавших артропод. По расчленению тела очень похожи на скорпионов (илл. 618). Опистосома, как у скорпионов, поделена на мезосому из семи сегментов и метасому из пяти сегментов и хвостового шипа. Конечности просомы — вооружённые шипами ходильные ноги; передние ноги у ряда видов специализированы как хватательные конечности. Ноги последней пары чаще всего дистально расширены, как плавники.

Светочувствительные органы представлены парой фасеточных глаз и парой медианных глаз. Органами дыхания были, видимо, жаберные книжки на плоских придатках опистосомы или тонкопокровные участки, прикрытые другими участками.

Генитальная крышка, а иногда и последующие придатки, несут удлинённые и превращённые телоподиты. Самые ранние известные стадии — личинки 2–3 мм длиной, с неполным числом сегментов.

Ракоскорпионы, появившись в ордовике (520 млн. лет назад), дали примерно 200 видов в прибрежных солоноватых водах и, прежде всего, в пресных водах. Для некоторых видов предполагается способность какое-то время передвигаться по суше. Находки известны в Европе, Северной Америке и Австралии. В перми ракоскорпионы вымерли.

http://Jurassic.ru/



†*Hughmilleria norvegica*, 30 см, в нижнем девоне Норвегии, очевидно, хороший пловец, плоский хвостовой шип использовался как руль. — †*Mixopterus kiaeri*, 1 м, из нижнего девона Норвегии.

3.2. **Arachnida,** Арахниды, или Паукообразные

Подавляющее большинство из почти 60 000 видов хелицеровых составляют сухопутные паукообразные. Среди них встречаются такие разные формы, как сравнительно крупные скорпионы и крошечные клещи. Наземный образ жизни обусловил глубокие изменения в строении этих исходно водных хелицеровых: редукция и утрата брюшных конечностей; преобразование складчатых жабр в лёгочные мешки; внекишечное пищеварение и сопряжённые с этим структуры; образование энтодермальных мальпигиевых сосудов, выделяющих гуанин и другие продукты обмена, не расходуя при этом воду; распадение фасеточных глаз на отдельные глазки; формирование таких кутикулярных органов чувств, как трихоботрии и щелевидные органы, развитие внутреннего (обычно непрямого) оплодотворения. Лишь относительно немногие виды (водяной паук *Argyroneta aquatica* и различные водяные клещи) вновь перешли к водному образу жизни.

Строение

Вытянутое тело скорпионов более всего напоминает первичных хелицеровых, обитавших в воде; у остальных Arachnida тело в ходе эволюции так или иначе отклоняется от исходного плана (илл. 619). (1) Туловище становится более коротким и компактным за счёт редукции и срастания задних сегментов опистосомы — особенно у Opiliones и Acari. (2) Первый опистосомный сегмент постепенно редуцируется. Его тергит ещё имеется у большинства групп, стернит же сохраняется только у Uropygi. У Amblypygi, Araneae и Ricinulei первый сегмент опистосомы вытянут в стебелёк (**петиолюс**)*, который сообщает всему брюшку повышенную подвижность, а также служит, например, важной предпосылкой для эффективного способа функционирования паутинных бородавок у пауков.

По своей функции стебелёк, кроме того, сходен с диафрагмой скорпионов и сольпуг. Он предотвращает резкое выравнивание давления гемолимфы между про- и опистосомой, что важно для локомоции. Мышцы-сгибатели есть не на всех сочленениях ног; они распрямляются благодаря давлению гемолимфы. Для этого в просоме давление гемолимфы должно поддерживаться более высоким, чем в опистосоме.

Исходно для **локомоции** служат четыре пары **ходильных ног** (илл. 619), но первая пара (у Uropygi, Amblypygi и Solifugae) или вторая пара (у некоторых Opiliones и Ricinulei) могут специализироваться как усики, из-за чего эти арахниды ходят лишь на трёх парах ног. Неблагоприятное распределение веса, возникающее из-за прикрепления ног к головогруди, во многих группах компенсируется укорочением опистосомы и перенесением центра тяжести вперёд. Благодаря этому Amblypygi, Araneae и Solifugae могли стать быстрыми и ловкими бегунами.

Большие изменения претерпела вентральная сторона просомы. Рот переместился вперёд. Коксы (тазики) ходильных ног и педипальп малоподвижны и более не могут использоваться как жевательные

* Часто стебелёк считается VII (последним) сегментом просомы (*прим. ред.*).

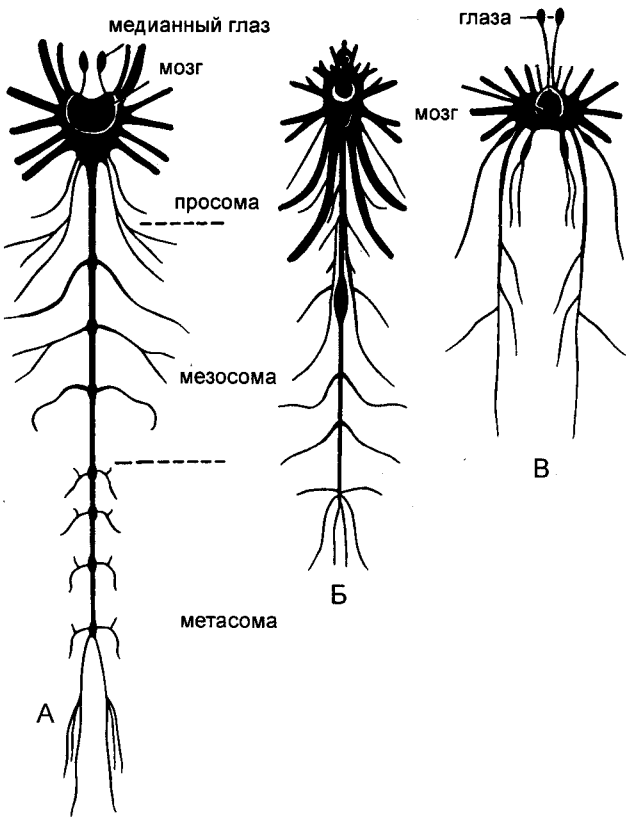
http://jurassic.ru/

органы. Они закрывают вентральную сторону просомы или оставляют свободное место для одного или нескольких стернитов (илл. 619). Коксальные эндиты (гнатококсы) педипальп или двух первых пар ног образуют предротовую полость в виде удлинённой ямки. Только у кенений (Palpigradi) и сольпуг (Solifugae) рот расположен терминально и свободно, между верхней и нижней губой. У всех арахнид рот настолько узок, что может принимать только жидкую пищу: пищеварение у паукообразных **внекишечное**. Передняя кишка позади рта функционирует как **всасывающая помпа** (глотка или фаринкс). Жевательный желудок отсутствует или (у фринов и пауков) преобразуется в **постцеребральный сосательный желудок**.

При **питании** жертва удерживается у предротовой полости. Хелицеры прорезают отверстие в теле жертвы, через которое внутрь вводятся пищеварительные ферменты, изливающиеся из желёз средней кишки; пища переваривается внекишечно. Волоски, расположенные у рта, а также грубые и тонкие бороздки между верхней и нижней губой, отфильтровывают мелкие частицы при всасывании. Жертва полностью мацерируется или, у видов с очень маленькими хелицерами (некоторые ложноскорпионы, пауки и клещи), высасывается.

Пища закачивается в среднюю кишку и **железы**, где она резорбируется. Эти железы открываются в переднюю часть средней кишки. Железы содержат секреторные клетки, выделяющие пищеварительные ферменты, всасывающие клетки, поглощающие переваренную пищу в крупные вакуоли, а также гуаноциты, образующие кристаллы гуанина, которые откладываются здесь же в гуаноцитах или выводятся в полость кишки. Переваренная пища собирается в железах средней кишки или перемещается в мезодермальное жировое тело. Многие паукообразные после сытной трапезы могут целый месяц жить без пищи. К заднему участку средней кишки присоединены мальпигиевы сосуды; на конце средняя кишка расширяется в ректальный пузырь, а затем соединяется с мускулистой задней кишкой, которая открывается наружу на последнем сегменте тела (илл. 638). **Мальпигиевы сосуды** паукообразных, в отличие от подобных органов у насекомых, энтодермальные. Их клетки, подобно клеткам ректального пузыря и задней части средней кишки, могут образовывать гуанин, аденин, гипоксантин и мочевую кислоту, которые в кристаллической форме выделяются в просвет и временно откладываются в ректальном пузыре.

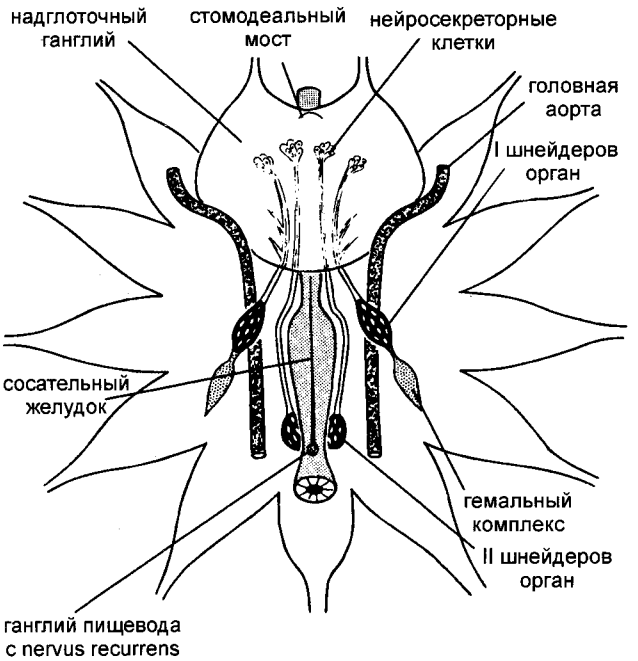
В качестве сегментарных **органов выделения** сохраняются только одна или две пары **коксальных желёз**, расположенные в сегментах I и/или III пар ходильных ног. **Нефроциты** — крупные клетки, накапливающие экскреты; эти клетки во время эмбрионального развития отделяются от целомических мешков передних сегментов просомы.



Илл. 620. Нервная система хелицеровых.
А — Scorpiones. Б — Solifugae. В — Opiliones. Из Millot (1949).

Центральная нервная система сильно концентрированная. Из-за перемещения рта вперёд структуры передней части головы сдвигаются дорсально и даже назад. Вследствие этого надглоточный ганглий расположен над подглоточным (илл. 620). Последний образует компактную массу из ганглиев просомы; межсегментные кровеносные сосуды в этой массе указывают на сегментарную природу нейромеров. Сюда же всегда присоединяются некоторые, а у многих таксонов и все опистосомные ганглии. В **надглоточном ганглии** не удаётся распознать никакого расчленения. Он состоит из протоцеребрума (дейтоцеребрум — нейромер I антенн — обнаружить не удаётся) и слитого с ним тритоцеребрума. Мозг принимает нервы от медианных и латеральных глаз (илл. 622), эти нервы расширены в две зрительные массы. Ассоциативными центрами служат **corpora pedunculata** (грибовидные тела), нижние концы которых образуют поперечный мост (балку). Они принимают нервные пути от боковых глаз и особенно сильно развиты у более подвижных видов, ориентирующихся при помощи зрения (например, у фринов и пауков-охотников), но, напротив, отсутствуют у пауков, строящих сети, ложноскорпионов и многих клещей. Следующий ассоциативный центр — **центральное тело** — расположен, в отличие от насеко-

http://Jurassic.ru/



Илл. 621. Araneae. Схема надглоточного и подглоточного ганглиев с важнейшими частями нейроэндокринной системы.

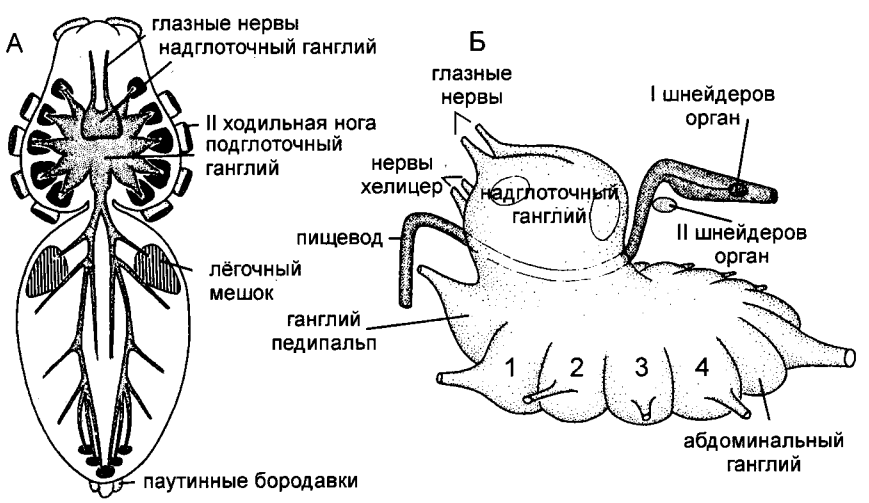
Вид со спинной стороны. Нейросекреты продуцируются в над- и подглоточном ганглиях, накапливаются в ретроцеребральном нейрогемальном органе, в первой паре шнейдеровых органов и в гемальном комплексе и выделяются в гемолимфу. Вторая пара шнейдеровых органов представляет собой мелкие ганглии возле сосательного желудка, они относятся к стоматогастрической нервной системе и также обладают секреторной активностью. По Foelix (1979), с изменениями.

мых, не в центре мозга, а на его задней стороне. Он принимает нервные волокна от медианных и боковых глаз и, например, у тенетных пауков развит сильнее, чем у пауков-охотников. Тритоцеребрум — это нейромеры хелицер. От него начинается стомодеальный мост, который, будучи гомологом фронтального ганглия Mandibulata, иннервирует рот, верхнюю губу и переднюю кишку. У ряда паукообразных комиссура тритоцеребрума встроена в надглоточный ганглий.

В центральной нервной системе образуются нейросекреты, которые собираются в ретроцеребральных **нейрогемальных органах** позади мозга. Лучше всего изучены шнейдеровы органы и их гемальный комплекс у пауков (илл. 621). Об их функции — как и вообще о гормональной регуляции у хелицеровых — неизвестно пока практически ничего.

Механо- и хеморецепторы — важные **органы чувств** паукообразных, животных с преимущественно ночной активностью. Для них характерны трихоботрии и щелевидные органы (илл. 624).

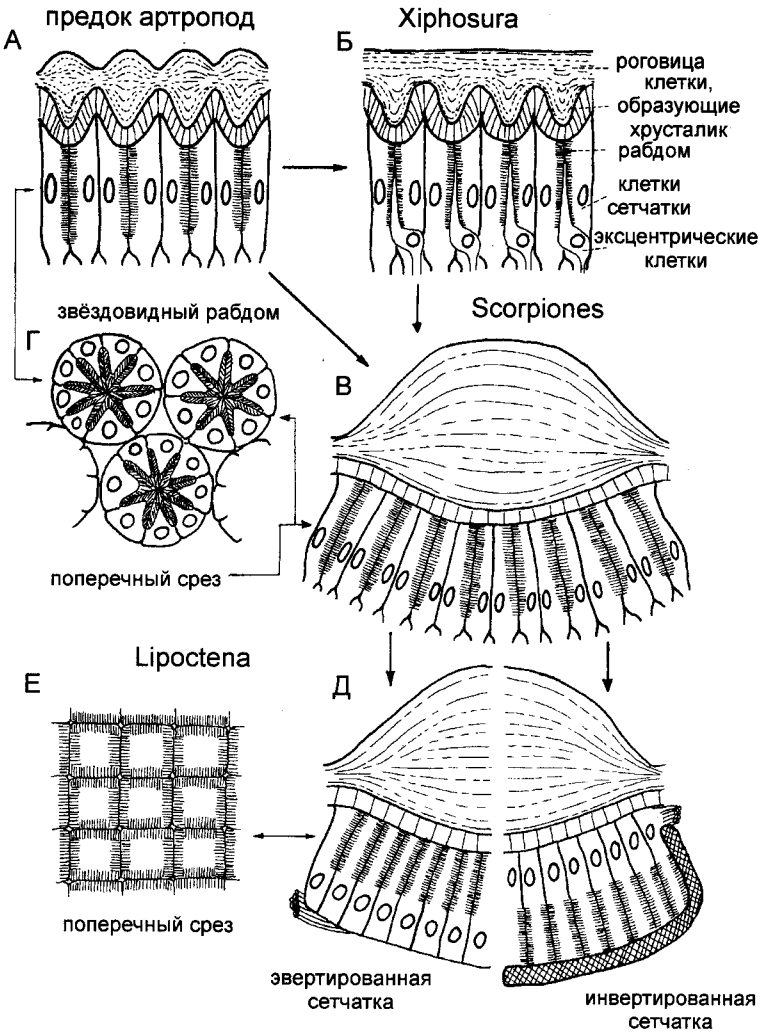
Трихоботрии (бокальчатые волоски) представляют собой длинные, подвижно причленённые щетинки, расположенные в глубоких впячиваниях кутикулы и отклоняемые даже слабыми движениями воздуха (илл. 624Ж). Они находятся на конечностях и других частях тела. Поскольку эти щетинки могут отклоняться лишь в одном или в немногих направлениях, по положению трихоботрий с различной ориентацией отклонений может быть точно установлено направление и расстояние до движущегося объекта. — **Щелевидные сенсорные органы** (илл. 624А,Е) воспринимают силы, которые действуют на кутикулу в результате собственных движений животного, силы тяжести или вибраций субстрата. Орган состоит из щели в кутикуле длиной 8–200 мкм, которая окружена утолщёнными губами и снаружи закрыта тонкой мембраной. На ней оканчивается дендрит сенсорной клетки. Каждое смыкание щели создаёт нервный импульс. Несколько одиночных щелей могут быть собраны в группы. Особые группы, в которых щели возрастающей длины располагаются в одном направлении, представляют собой **лировидные органы** (илл. 624Б). Исходно щелевидные органы были, вероятно, проприорецепторами. С их помощью пауки могут, однако, воспринимать малейшие колебания субстрата и даже акустические раздражения, например жужжание мухи. При разрушении определённых лировидных органов животные теряют способность к кинестетической ориентации. Функцию проприорецепторов выполняют и тарсальные органы — группы чувствительных клеток в сочленениях ног и



Илл. 622. Схема центральной нервной системы *Tegenaria* sp. (Araneae).

А — вид со спинной стороны. Все ганглии концентрируются в передней части тела и посылают нервные пучки к конечностям и органам опистосомы. Б — над- и подглоточный ганглии и передняя кишка. Вид сбоку. По Foelix (1979), с изменениями.

http://Jurassic.ru/



Илл. 623. Arachnida. Глаза (схема).
А — продольный (гипотетический) срез через фасеточный глаз предка артропод. Б — *Limulus* (Xiphosura). В — продольный срез через боковой глаз скорпиона. К этим трём случаям относятся поперечные срезы (тонкие стрелки) звездовидных ретинул (Г). Д — продольный срез через глаз эпектинатной арахниды (Lipoctena), слева эвертированный, справа инвертированный. Е — сетчатое расположение рабдомеров (поперечный срез). Из Weygoldt и Paulus (1979).

педипальп, дендриты которых проходят в эпидермисе под мембранами сочленений.

Боковые (латеральные) **глаза** арахнид линзовые; эти глаза возникли в результате распада фасеточных глаз на несколько частей, причём их омматидии сливаются друг с другом, образуя общую роговицу (илл. 623). Один глаз, таким образом, соответствует нескольким омматидиям. У некоторых скорпионов и телифонов есть ещё пять, а у фринов и пауков — три пары латеральных глаз. У других арахнид их ещё меньше или же они полностью отсутствуют.

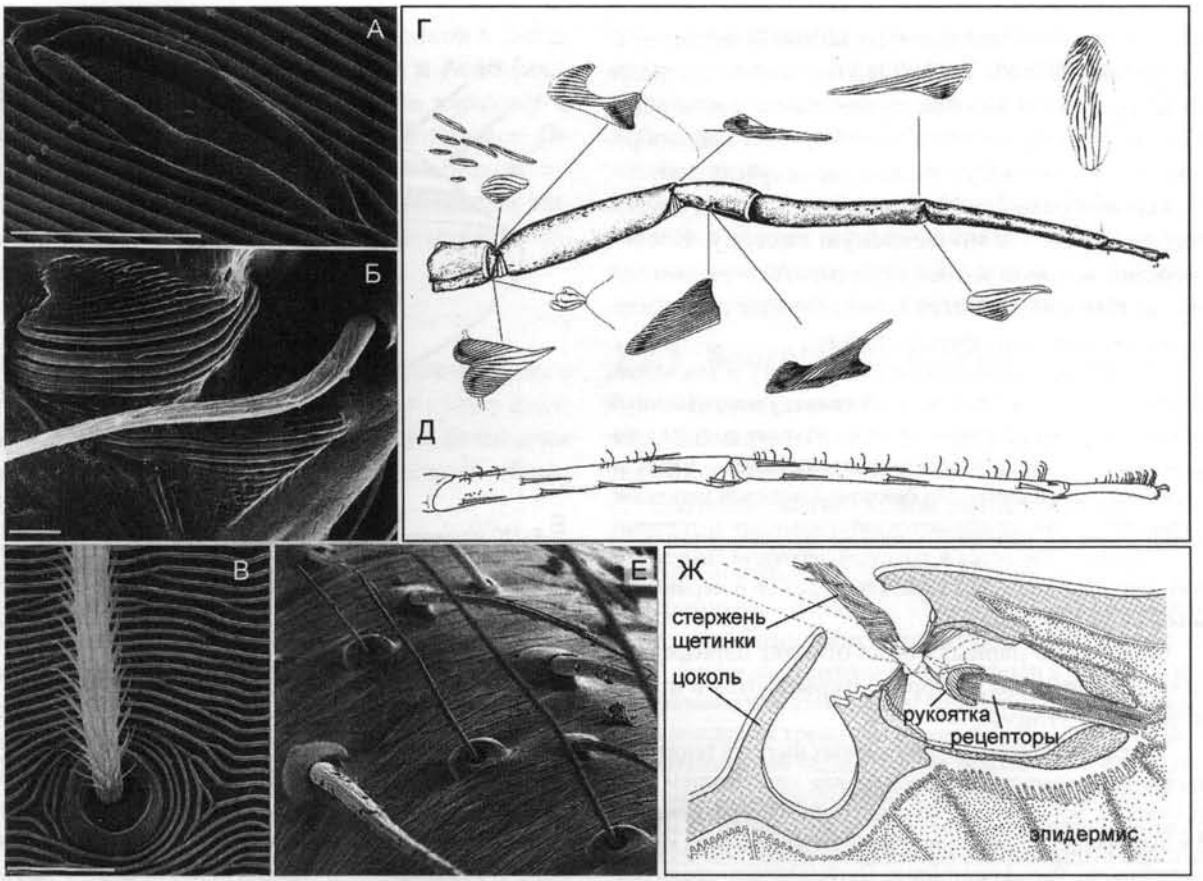
Строение боковых глаз скорпионов особенно наглядно показывает их происхождение. Срез через их сетчатку, параллельный её поверхности, напоминает подобный срез через фасеточный глаз *Limulus* (илл. 623Б,Г). Сетчатка состоит из замкнутых ретинул со звездовидным рабдомом. У других арахнид имеет место реорганизация сетчатки: рабдомы образуют у них равномерную сплошную сеть, в которой каждая чувствительная клетка имеет кайму из микроворсинок, общую как минимум с двумя, а часто и со всеми четырьмя соседними клетками (илл. 623Е). Сетчатка может быть эвертированной или инвертированной (илл. 623Д). Инверсия имеет место у глаз с тапетумом.

Из **медианных глаз** сохраняется только дорсальная пара. У некоторых пауков, ведущих дневной образ жизни (например, у Salticidae) дорсальные глаза очень крупные (так называемые главные глаза), эффективные и сложные (илл. 649, 650). Дорсальные глаза всегда эвертированные и не имеют тапетума.

Сетчатка образуется на дне впячивания эпидермиса, прилежащий участок которой разделяется на шаровидный хрусталик и плоскую роговицу. Эпителий, находящийся под впячиванием, образует постретинальную мембрану (илл. 648).

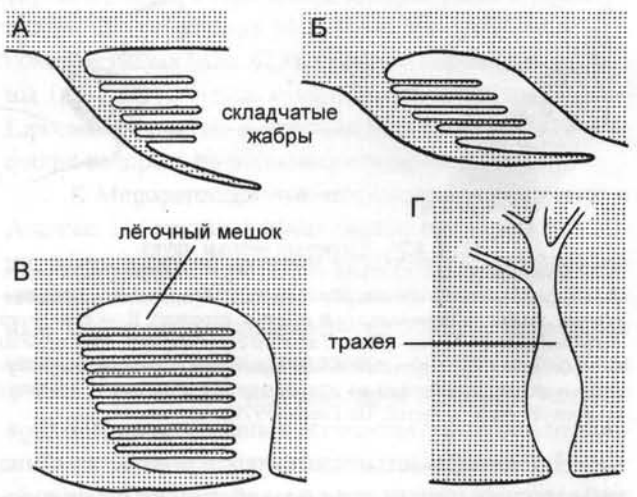
Органы дыхания — лёгочные мешки или трахеи. **Лёгочные мешки** (лёгочные книжки) происходят непосредственно от складчатых жабр. С медианной и боковой сторон опистосомные конечности срастаются друг с другом и с вентральной стороной тела, образуя крышки лёгочных мешков (илл. 625). При этом респираторные ламеллы перемещаются в полость лёгкого и срастаются с боковыми стенками. Они становятся органами воздушного дыхания в результате образования небольших продольных утолщений (трабекул), предотвращающих спадание промежуточных полостей между ламеллами (илл. 626). Каждое лёгкое начинается со щелевидной стигмы;

http://jurassic.ru/



Илл. 624. Органы чувств пауков.

А — щелевидный орган *Amaurobius fenestralis*. Б — лировидный орган и осязательный волосок *Zygiella x-notata*. В — чувствительный волосок *A. fenestralis*. Г — распределение щелевидных органов на ходильной ноге *Cupiennius salei*. Д — расположение трихоботрий на II ходильной ноге *C. salei*. Вид сбоку. Длина трихоботрий 100–1400 мкм, всего их около 100 на ноге. Некоторые из трихоботрий собраны в группы. Их функция — комплексное восприятие потоков воздуха в пограничном слое вокруг ноги, которые изменяются при изменении положения ноги при ходьбе. Е — осязательные волоски и трихоботрии на ходильной ноге *Z. x-notata*. Ж — продольный срез через трихоботрию *Tegenaria* sp. При отклонении волосок нажимает рукояткой на окончания дендритов, тем самым вызывая возбуждение. На движения волоска отвечают три сенсорные клетки, реагирующие соответственно направлению его отклонения. Масштаб для А–В, Е: 10 мкм. А, В — оригиналы G. Purschke, Оснабрюк; Б, Е — оригиналы M.C. Müller, Оснабрюк; Г — по Barth и Libera (1970); Д — по Barth et al. (1993); Ж — по Christian (1971).



Илл. 625. Chelicerata. Дыхательные органы, сильно схематизировано.

Преобразование складчатой жабры на опистосомных конечностях Xiphosura (А) через гипотетическую промежуточную стадию (Б) в лёгочный мешок (В) и трахею (Г). По данным разных авторов.

она ведёт в дыхательное преддверие, из которого воздух может проникать в межламеллярные полости. Дыхательные движения отсутствуют.

Трахеи возникли различными способами: (1) путём редукции дыхательных ламелл и разрастания лёгочного преддверия. В эмбриональном развитии их закладка связана с зачатками рудиментарных конечностей, так что они гомологичны лёгким. (2) путём разрастания аподем (впячиваний, к которым внутри прикрепляются мышцы), продолжающихся внутрь тела. Трахеи развиваются либо как сито- или корзиновидные структуры (состоящие из многочисленных неветвящихся трахеол, отходящих от трахейного ствола на его конце), либо как разветвлённые трубки. Ситовидные трахеи наряду с трубчатыми могут быть представлены у одного и того же вида.

У каждого таксона Arachnida имеются лёгкие либо трахеи, и лишь Araneae демонстрируют постепенную замену лёгких трахеями. Трахеи функцио-

http://jurassic.ru/

нируют более эффективно, чем лёгкие (в особенности, у мелких форм). Трахеи паукообразных передают кислород в кровь, а не прямо на потребляющий его орган. У очень мелких клещей органы кровообращения и дыхания могут полностью отсутствовать.

Паукообразные, обладающие лёгкими, имеют и хорошо развитую **кровеносную систему**. Вперёд от **сердца**, которое может простираться от опистосомы до просомы, тянется аорта, которая разветвляется на две артерии arteriae crassae.

Эти артерии дают ответвления к мозгу и хелицерам и впадают в парный кровеносный синус, расположенный над подглоточным ганглием. От него отходят сосуды к конечностям и подглоточному ганглию, а также — каудальная артерия, проходящая над брюшной нервной цепочкой. Внутренние органы снабжаются латеральными артериями. В итоге кровь собирается в крупном лёгочном синусе, который через дыхательные ламеллы ведёт её в перикардиальный синус и к сердцу.

От исходно парных **гонад** отходят парные матки или семяпроводы, которые открываются в непарный половой атриум.

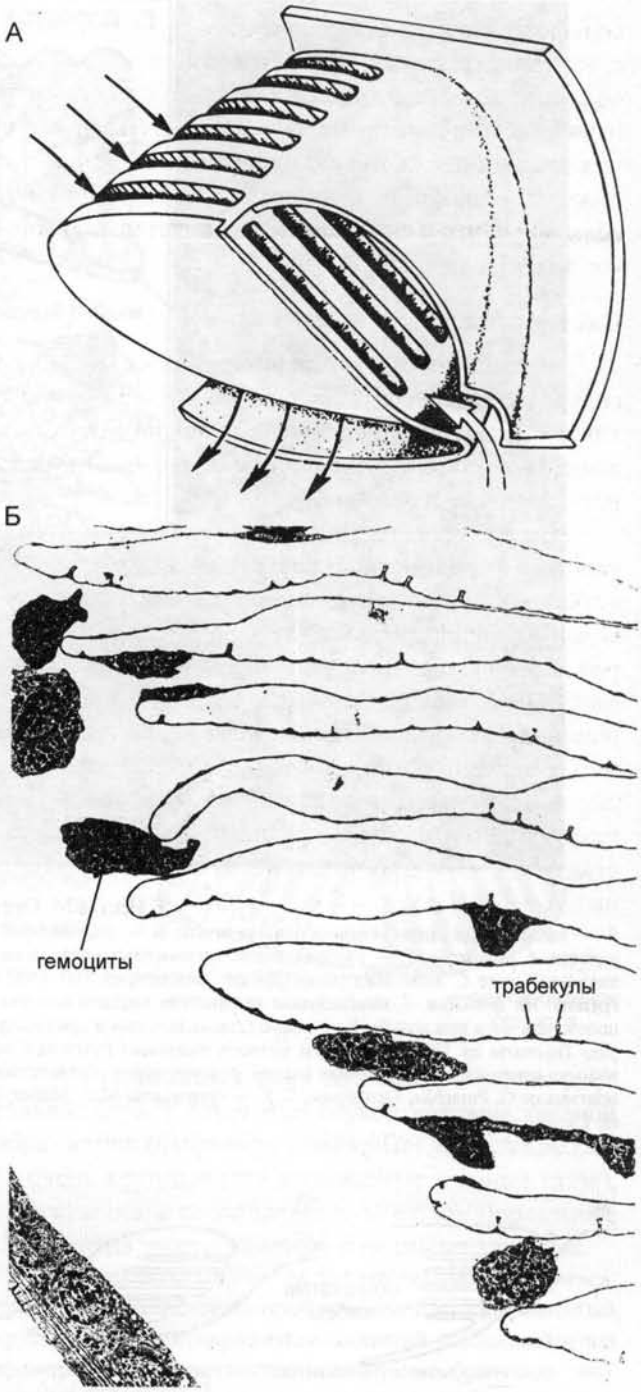
У сперматозоидов паукообразных имеется тенденция к потере подвижности, обусловленная упрощением жгутика (9×2+2, 9×2+1, 9×2+0 у некоторых скорпионов, 9×2+3 у Megoperculata), его погружением внутри тела клетки (Megoperculata, Pseudoscorpiones, Cyphophthalmi среди Opiliones) и, наконец, его полной редукцией. Так, у Opiliones, Palpigradi, Solifugae и Acari появляются сперматозоиды совершенно необычного облика.

Размножение и развитие

Сухопутный образ жизни обусловил **внутреннее оплодотворение**. Перенос сперматозоидов в разных таксонах осуществляется сильно различающимися (в том числе и непрямыми) способами. Прямой перенос от одного полового отверстия к другому (или же посредством копулятивных органов) имеет место у сенокосцев, некоторых сольпуг и многих клещей. Партеногенез встречается у некоторых пауков, фринов, кенений, ложноскорпионов и клещей.

Дробление яйца обычно **поверхностное**, но у некоторых видов оно начинается как полное. После образования бластомеров, на вегетативном полюсе возникает зародышевый диск; материал для сегментов опистосомы образуется в каудальной зоне роста. В передней части тела закладывается семь пар целомических полостей; самая передняя из них соответствует преантеннальному сегменту Mandibulata, последующие принадлежат сегментам, несущим конечности. В опистосоме исходно закладывается двенадцать пар целомических мешков.

У большинства паукообразных имеет место **забота о потомстве**. Из яйца вылупляется пренимфа со всеми сегментами и конечностями; как правило,



Илл. 626. Лёгочные мешки паука.
А — блок-диаграмма: лёгочная стигма, через которую (белая стрелка) воздух попадает в преддверие лёгкого. Слева — дыхательные пластинки, омываемые гемолимфой (чёрные стрелки). Б — срез через лёгочный мешок. Слева — синус лёгкого с гемоцитами, некоторые из которых проникают в дыхательные пластинки. Небольшие кутикулярные рёбра (трабекулы) на пластинках предотвращают спадание промежуточных полостей. По Foelix (1979).

она ещё не полностью дифференцирована, живёт за счёт запасов желтка и до первой линьки обычно остаётся на матери или в коконе (у пауков, строящих сети). После первой и второй линек следуют свободноживущие **нимфальные стадии**, число которых варьирует в различных таксонах. Половозрелые особи

http://jurassic.ru/

больше не линяют, за исключением фринов и самок ортогнатных пауков. Лишь у Ricinulei и Acari (илл. 681A) первая стадия имеет только три пары ног и называется личинкой. Часть видов скорпионов яйцеживородящие и даже живородящие. Зародыши ложноскорпионов подрастают в обособленной выводковой сумке и снабжаются там питательной жидкостью.

Систематика

Вероятно, предки Arachnida вышли на сушу в силуре и в новой среде претерпели обширную адаптивную радиацию. Рецентные, а также некоторые вымершие таксоны, имеющие современный облик, появились уже в карбоне.

Ни в родстве паукообразных с водными Xiphosura, ни в их родственных связях с друг с другом пока нет полной ясности. Возможные синапоморфии таксонов Arachnida следующие: внекишечное пищеварение, энтодермальные мальпигиевы сосуды, распад фасеточных глаз на отдельные глаза (до пяти пар), щелевидные органы. Однако, если верно предположение палеонтологов, что раннепалеозойские скорпионы не были водными животными (см. также †Eurypterida), то эти общие признаки, возможно, представляют собой конвергенции, а монофилия наземных Arachnida должна быть поставлена под вопрос.

Скорпионы с их четырьмя парами лёгких, длинным заднебрюшием, хвостовым жалом и ещё длинной цепочкой свободных опистосомных ганглиев — явно обладают наибольшим числом исходных признаков; все остальные паукообразные могут быть противопоставлены им как **Lipoctena** («безгребневые»). Их синапоморфии — это свёрнутые, инцистированные или ещё более аберрантные сперматозоиды, сетеобразное расположение рабдомеров в боковых глазах (илл. 623), часто — лировидные органы (илл. 624). Чётко обособленную группу среди Lipoctena представляют собой **Megoperculata**, монофилия которых не вызывает сомнений.

К Megoperculata относят Uropygi, Amblypygi и Araneae. Их крупные генитальные оперкулы (крышки) с боковыми лёгочными мешками отражены в названии таксона. Синапоморфиями служат двучленные хелицеры с подвижным пальцем и свёрнутые инцистированные сперматозоиды с аксонемами типа 9 × 2+3. Исходно у них две пары лёгочных мешков во II и III опистосомных сегментах, три–пять пар боковых глаз (пять пар только у некоторых Thelyphonida) и одна пара медианных глаз. Родственные связи внутри группы остаются дискуссионными. Старые авторы и Shultz (1990) объединяют Uropygi и Amblypygi в группу Pedipalpi на основе многочисленных общих признаков (возможно, плезиоморфий или конвергенций); в этом случае Araneae рассматриваются как их сестринская группа. Согласно же принятой здесь точке зрения сестринскими группами, напротив, являются Amblypygi и Araneae. Однако однозначный выбор между этими двумя трактовками в настоящее время сделан быть не может. Родственные отношения **Apulmonata** также охарактеризованы пока недостаточно. На илл. 612 и 613 показаны две альтернативные системы Arachnida.

3.2.1. **Scorpiones**, Скорпионы

Из приблизительно 1 400, преимущественно, крупных видов с очень сходным габитусом *Pandinus imperator* (18–20 см) и самки *Hadogenes troglodytes* (21 см) представляют собой самые крупные, а *Typhlochactas mitchelli* (9 мм) — самые мелкие формы. Скорпионы распространены всесветно в тропиках и субтропиках. Немногие из них (например, европейские виды *Euscorpius*) проникают в умеренную зону.

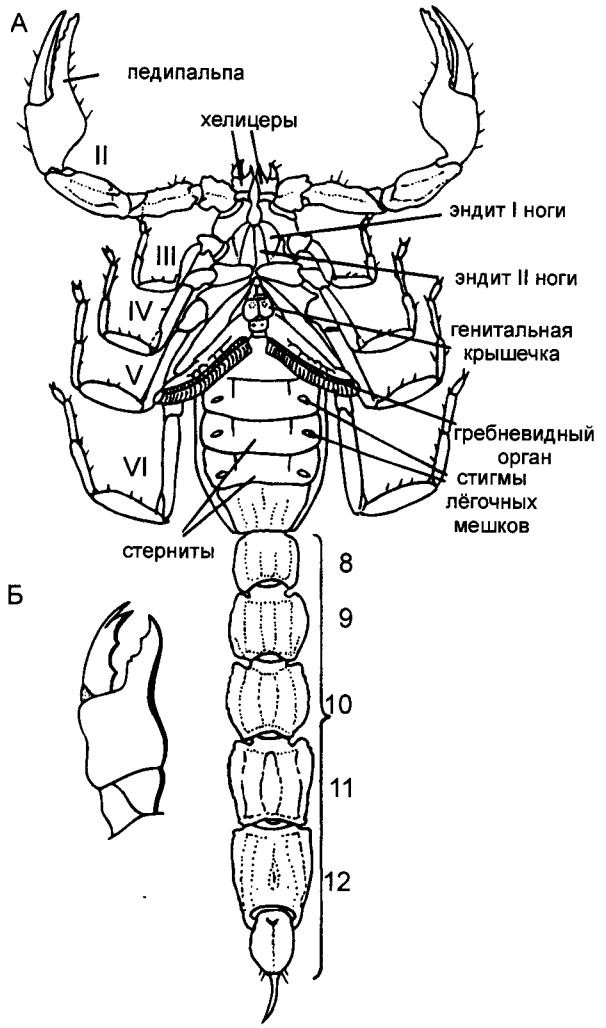
Euscorpius flavicaudis был завезён в южную Англию и образовал там стабильные популяции. Много видов живёт в дождевых тропических лесах и других влажных местообитаниях, но немало видов обитают и в сухих областях, вплоть до полупустынь и пустынь. Скорпионы способны к этому (1) благодаря высокой толерантности к различным температурам вплоть до способности к переохлаждению (жидкости в их теле не замерзают при охлаждении ниже 0°C, а образование льда, например, в кишке, может регулироваться) и (2) благодаря кутикуле, которая из-за содержащихся в ней липидов обладает меньшей водопроницаемостью, чем покров у других членистоногих. Кроме того, пустынные скорпионы могут хорошо копать и бóльшую часть жизни проводят под землёй.

Строение

Внешний облик (илл. 627) очень характерен. Длинная сегментированная опистосома широкой поверхностью примыкает к просоме; опистосома подразделяется на **мезосому** (семь сегментов) и **метасому** (хвост, пять сегментов) и на заднем конце несёт ядовитое **жало**. Сегменты узкой метасомы, подобно конечностям, охвачены кольцевидными склеритами; при приёме пищи метасома не становится толще, но может быть подвижна, наподобие членистой ноги. Кроме того, характерны мощные педипальпы с клешнями. Вентральные части II сегмента опистосомы (остатки конечностей) дифференцированы на генитальный отдел и отдел гребневидных органов. Эти гребневидные органы также представляют собой особенность скорпионов.

Сегментации выявляется по расположению сегментарных мускулов. Согласно другой точке зрения, мезосома состоит из восьми сегментов. У первого из них утрачен тергит, второй несёт половые отверстия, третий — гребневидные органы, а IV–VII сегменты — лёгкие.

http://jurassic.ru/



Илл. 627. *Androctonus australis* (Scorpiones).
А — вид с брюшной стороны. Б — хелицера. Римские цифры: конечности просомы. Арабские цифры: опистосомные сегменты в области метасомы. По Ray-Lankester (1885) и Vachon и Millot (1949).

Животные с ночной активностью обычно имеют тёмно-коричневую или чёрную окраску; обитатели же песка серо-коричневые или желтоватые. Они флюоресцируют при ультрафиолетовом облучении.

Для **передвижения** служат четыре пары ходильных ног. Коксы (тазики) последней пары оставляют медианное пространство для треугольного или пятиугольного стернума, гомологичного метасоме †Eurypterida. Для смещения центра тяжести при беге заднее тело загибается дорсально, так что метасома переносится над мезосомой. Виды — жители пустынь и песков — могут рыть грунт, при этом они опираются на педипальпы и последнюю пару ног, а копают остальными ногами. При беге педипальпы вытянуты вперёд для ощупывания встречных предметов, а гребневидные органы контролируют субстрат.

Жертвы — например, членистоногие и мелкие позвоночные — схватываются педипальпами, затем разрываются и пережёвываются трёхчленными хелицерами. Рот находится на дне глубокой предротовой полости, стенки которой образованы коксальными эндитами двух передних пар ходильных ног. Крупная добыча убивается уколом ядовитого **жала**. Парные ядовитые железы, которые могут опорожняться с помощью мышц, расположены в утолщенном основании жала. Они используются также для обороны.

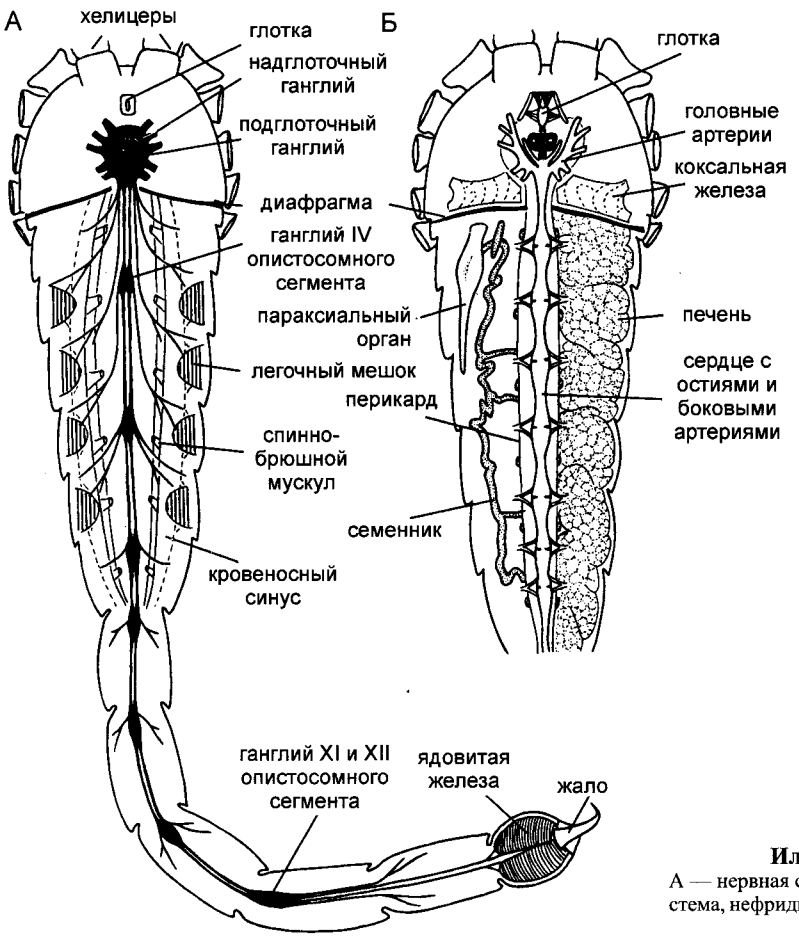
Некоторые виды Buthidae опасны и для человека, особенно представители родов *Tityus* (Южная Америка), *Centruroides* (Мексика), *Androctonus*, *Leiurus*, *Buthacus*, *Buthus* (Средиземноморье, Северная Африка) и *Parabuthus* (Южная Африка). **Яды** представляют собой сложные смеси, в состав которых входят основные протеины с низким молекулярным весом, действующие как нейротоксины, а также слизь, олигопептиды, нуклеотиды и другие органические компоненты. Токсичность их очень различна. У скорпионов, имеющих медицинское значение (см. выше), она составляет от 0,25 до 4,25 LD_{50} (этот показатель выражается в миллиграммах на килограмм веса мыши), у остальных — от 40 (*Pandinus exitialis*) вплоть до 2 667 (*Hadogenes* sp.). Укол опасных видов очень болезненный. При смертельной дозе (если не введена сыворотка) смерть наступает через 5–20 часов из-за паралича дыхательной мускулатуры. Число смертельных случаев составляет около 1 000 в год, большинство из них — в Мексике.

Скорпионы имеют иммунитет против собственного яда. При сильном беспокойстве они совершают удары метасомой и жалом и могут при этом поранить сами себя. Существует суеверие, что они таким способом совершают самоубийство (например, если находятся между тлеющих углей).

Скорпионы неагрессивны. Несчастные случаи бывают, когда на животное наступают либо если оно прячется в снятой одежде или обуви. Скорпионы, загнанные в узкое пространство, угрожают вытянутыми педипальпами с раскрытыми клешнями и опистосомой, высоко поднятой над телом. Некоторые виды в подобной ситуации издают стрекочущие звуки посредством трения хелицер друг о друга (*Opisthophthalmus*) или же трением тазиков педипальп о тазики ног первой пары (*Heterometrus*, *Pandinus*). Для внутривидовой коммуникации подобные звуки не используются.

Важнейшее средство ориентации при ловле добычи — осязание, а также дистантное осязание посредством трихоботрий и ощущение вибраций специальными волосками на ногах и щелевидных органах. Другие **органы чувств** — это тактильные и хемотактильные щетинки, тарсальные органы, гребневидные органы и глаза. Часто скорпион реагирует на жертву только при соприкосновении с ней. *Paruroctonus mesaensis* может, однако, по колебаниям субстрата воспринимать подвижную закопавшуюся жертву на расстоянии 50 см или на глубине 50 см.

http://jurassic.ru/



Илл. 628. Схема организации скорпиона.
А — нервная система, лёгочные мешки. Б — самец, кровеносная система, нефридии, печень, половые органы. По Wakelin из Dales (1970).

Трихоботрии расположены в видоспецифичном порядке на педипальпах (66–68 на педипальпе *Euscorpius*). Даже их отклонения на 0°30′ возбуждают нервный импульс. Осязательные и, возможно, химические рецепторы находятся на конечностях, на теле и в области хвостового жала. Щелевидные (но не лировидные!) органы разбросаны по телу и конечностям.

Характерные носители органов чувств — это гребневидные органы, точная функция которых до сих пор неясна. На их зубцах находятся многочисленные кутикулярные трубочки, в которых оканчиваются отростки чувствительных клеток, с помощью которых контролируется субстрат.

Боковые глаза (две–пять пар) располагаются впереди на боковых краях просомы, а одна пара крупных медианных (главных) глаз — посреди скутума. Скорпионы, обитающие в пещерах, слепы.

Боковые глаза *Androctonus australis* ощущают очень малые различия в яркости света, который проникает в убежища скорпионов. Тем самым они синхронизируют ночную активность, в основе которой лежит циркадный ритм, с ежедневной сменой дня и ночи. По этому ритму изменяется и чувствительность медианных глаз, которые ночью значительно более восприимчивы, нежели днём.

Дыхательные органы — четыре пары лёгких в III–VI сегментах опистосомы. Их стигмы перемещены на поверхность стернитов. Хорошо развита **кровеносная система**, что сопряжено с лёгочным дыханием. Сердце имеет семь пар остий и девять пар боковых артерий. Полости тела просомы и опистосомы отделены друг от друга мускулистой **диафрагмой** (илл. 628) (кроме скорпионов, она есть только у сольпуг; см. также стебелёк у пауков).

Выделение осуществляется двумя парами мальпигиевых сосудов, отходящими от заднего отдела средней кишки. Мальпигиевы сосуды вместе со средней кишкой выделяют гуанин, мочевую кислоту, ксантин и другие экскреты, которые могут выводиться почти без воды, что делает возможным заселение засушливых местообитаний. Кроме того, органами выделения служат нефроциты и пара коксальных желёз, выводные отверстия которых находятся на III паре ходильных ног.

Самцы скорпионов более стройные, чем самки. У многих видов они имеют более длинные гребневидные органы с большим числом зубцов. Другие вторичные половые признаки — это по-разному устроенные клешни на педипальпах и ядовитые пузыри. **Половые органы** из одной парной или непарной медианной и двух латеральных трубочек, соединяющихся поперечными анастомозами. У самцов семяпроводы (vasa deferntia) переходят в параксиаль-

http://jurassic.ru/

ные органы; в каждом из них образуется по половине сперматофора.

Размножение и развитие

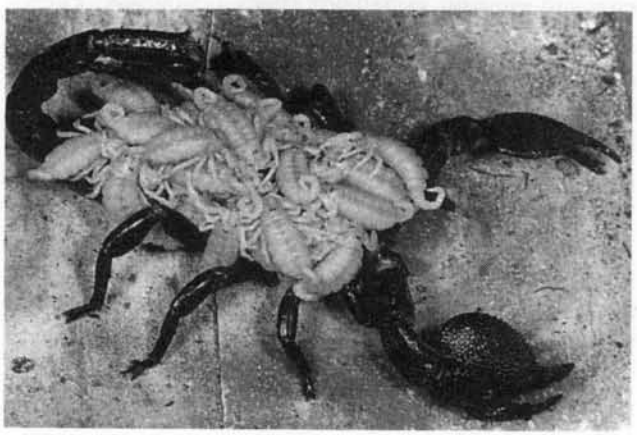
Перенос сперматофора происходит непрямым путём. Этому предшествует прелюдия, в которой партнёры ходят вместе вперёд-назад, сцепившись клешнями педипальп, как в парном танце; при этом у многих видов самец укалывает самку одни или несколько раз в мягкие сочленения педипальп. Самец далее откладывает на землю сперматофор и, пятясь, протаскивает самку над ним. У многих видов сперматофор устроен сложно, состоит из стебелька, семенного резервуара и рукоятки, при нажатии на которую семенная масса выдавливается (илл. 630).

Большинство скорпионов яйцеживородящие. Их богатые желтком яйца оплодотворяются, развиваются в фолликулах яичника (**дискоидальное дробление**) и откладываются, когда пренимфы уже созрели для вылупления.

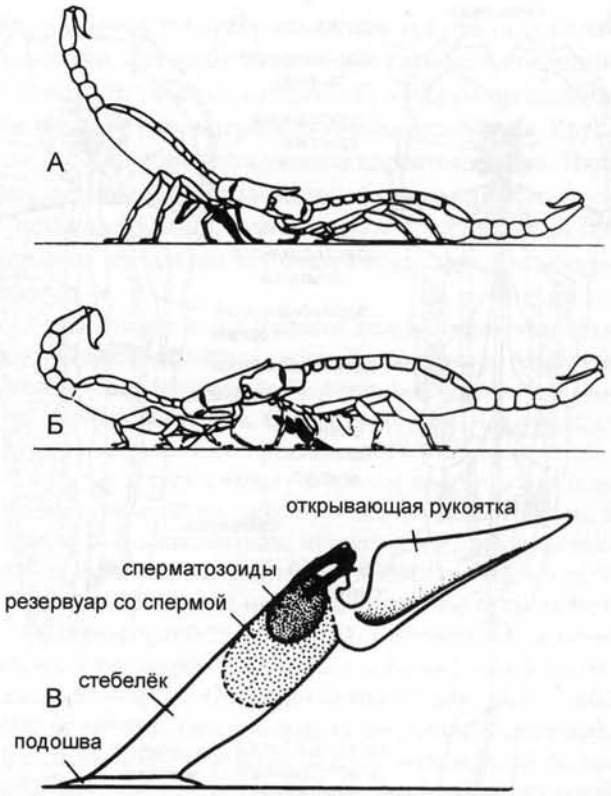
Мать отлавливает молодых животных парой ног и отправляет их на спину, где они питаются запасами желтка (илл. 629). Scorpionidae живородящи: их яйца бедны желтком и проходят полное дробление. У эмбриона образуется дорсальная плацента, а также рано функционирующая зародышевая глотка. Своеобразно сформированными хелицерами эмбрион удерживает пищевой тяж, растущий от верхушки фолликула, клетки которого на конце тяжа распадаются и всасываются (илл. 631).

Материнская забота распространяется и на малоподвижных пренимф. Если они сваливаются со спины, то снова возвращаются самкой на место. Упавшие пренимфы быстро высыхают или становятся жертвами других животных. После одной или двух линек молодые скорпионы покидают тело матери. Теперь они могут охотиться сами поодиночке, поэтому быстро разбегаются. У некоторых видов обычен каннибализм как один из важнейших факторов регуляции численности популяций. У некоторых видов, особенно у полусоциального *Pandinus imperator*, молодь всё же остаётся при матери, которая добывает корм для них.

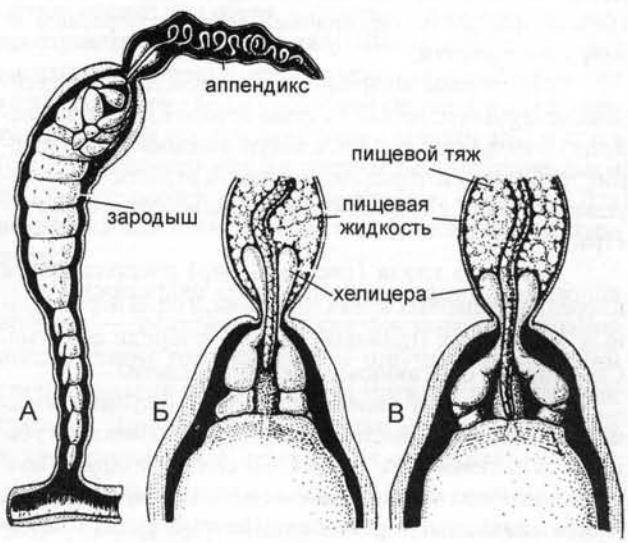
После пяти–шести линек (от четырёх линек у самцов Buthidae до девяти у самок *Didymocentrus tri-*



Илл. 629. *Pandinus imperator* (Scorpiones).
Самка, несущая на спине только что вылупившихся пренимф. Оригинал P. Weygoldt, Фрейбург.



Илл. 630. *Euscorpius italicus* (Scorpiones). Спаривание.
А — самец (слева) выделяет сперматофор. Б — самец тянет самку над сперматофором. В — сперматофор. По Angermann (1957) из Schaller (1962).



Илл. 631. Эмбрионы *Ischnurus ochropus* (Scorpionidae).
А — маточный фолликул с эмбрионом и аппендиксом с запасом пищевого материала в виде распавшихся клеток. Б и В — схематические фронтальные срезы через окончание фолликула; на В — зародыш подтянул пищевой тяж, удерживаемый хелицерами, и сосёт его. Из Vachon (1953).

http://jurassic.ru/

nitarius) и через промежуток времени от шести месяцев до трёх лет (в зависимости от вида) животные достигают половой зрелости и больше не линяют. Скорпионы достигают возраста от двух (некоторые Buthidae) до восьми лет (некоторые Scorpionidae).

Систематика

Скорпионы или скорпионоподобные паукообразные известны с силура. Многие из них, вероятно, вели ещё водный образ жизни, а некоторые имели структуры, которые можно интерпретировать как сложные глаза. Органы дыхания и у этих, и у карбоновых скорпионов (†Lobosterni) проще, чем у современных форм. Широкие пластинчатые, медианно сросшиеся опистосомные конечности прикрывали дыхательные ламеллы; входы в дыхательные камеры расположены у задних краёв этих пластинок. Только позже появились виды с прочно сросшимися склеритами опистосомных сегментов и со стигмами на стернитах, как у рецентных скорпионов. Все современные скорпионы связаны между собой весьма тесными родственными связями.

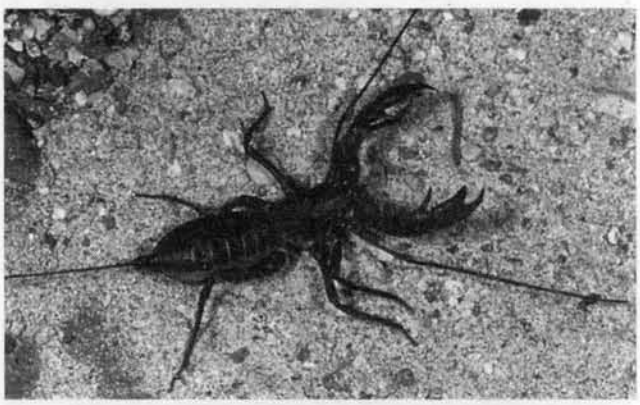
Buthus occitanus (Buthidae), 10 см, бледно-жёлтые животные с тонкими педипальпами и сильной метасомой; южная Франция, Испания, Северная Африка. Активны ночью, а день проводят под камнями; токсичность яда варьирует в разных популяциях: в Северной Африке животные опасны, в южной Франции — нет. — *Pandinus imperator* (Scorpionidae), 20 см, один из крупнейших современных видов, чёрный (в спирте с зелёным отливом), с сильными педипальпами, которые при угрозе выставляются перед просомой, как щиты. Экваториальная Африка. Полусоциальные и, как все Scorpionidae, живородящие; мать заботится о молоди, которую кормит убитой добычей со своих педипальп. — *Euscorpius italicus* (Chactidae), 5 см, от тёмно-красно-коричневых до чёрных. Активен ночью, обитает в погребах, амбарах, домах, под камнями. Балканские страны, Италия, северная граница ареала — в южной Швейцарии и южном Тироле. В Австрии: **E. germanicus* – *E. carpathicus*, 4 см, мельче и светлее, чем предыдущий вид. Австрия, Балканы. — *E. flavicaudis*, 5 см, южная Франция, южная Англия. — *Paruroctonus mesaensis* (Vaejovidae), 8 см, светло-серо-коричневый калифорнийский пустынный скорпион. Живёт в норках, которые выкапывает сам, по ночам далеко не уходит от них; замечает жертву по вибрациям субстрата на расстоянии 50 см.

3.2.2. Uropygi, Телифоны

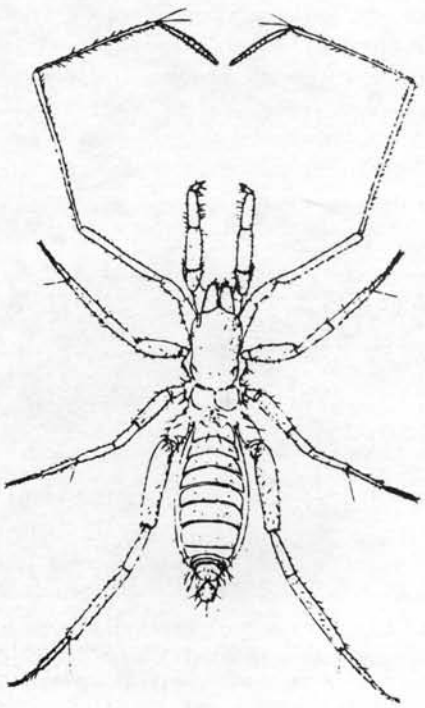
Около 180 субтропических и тропических видов принадлежат к двум сильно различающимся субтаксонам: крупным (до 75 мм без хвостового жгута) **Thelyphonida** с просомой, нерасчленённой на спинной стороне, и мелким (до 18 мм) **Schizomida**, у которых просома расчленена на три части.

По внешнему облику (илл. 632, 633) телифоны напоминают скорпионов, однако их метасома (неверно называемая «пигидием») состоит лишь из трёх сегментов и несёт членистый хвостовой жгут (**флагеллюм**), служащий задним щупиком. Педипальпы представляют собой мощные ловчие орудия с маленькими клешнями на концах. На ногах первой пары членики лапок увеличены в числе и функционируют как осязательные органы. Из-за этого телифоны ходят, подобно насекомым, на трёх парах ног.

Пища схватывается и сдавливается сильными педипальпами, затем разрывается двучленными хелицерами, направленными вперёд. Преддверие рта образовано коксэндитами педипальп, которые срас-



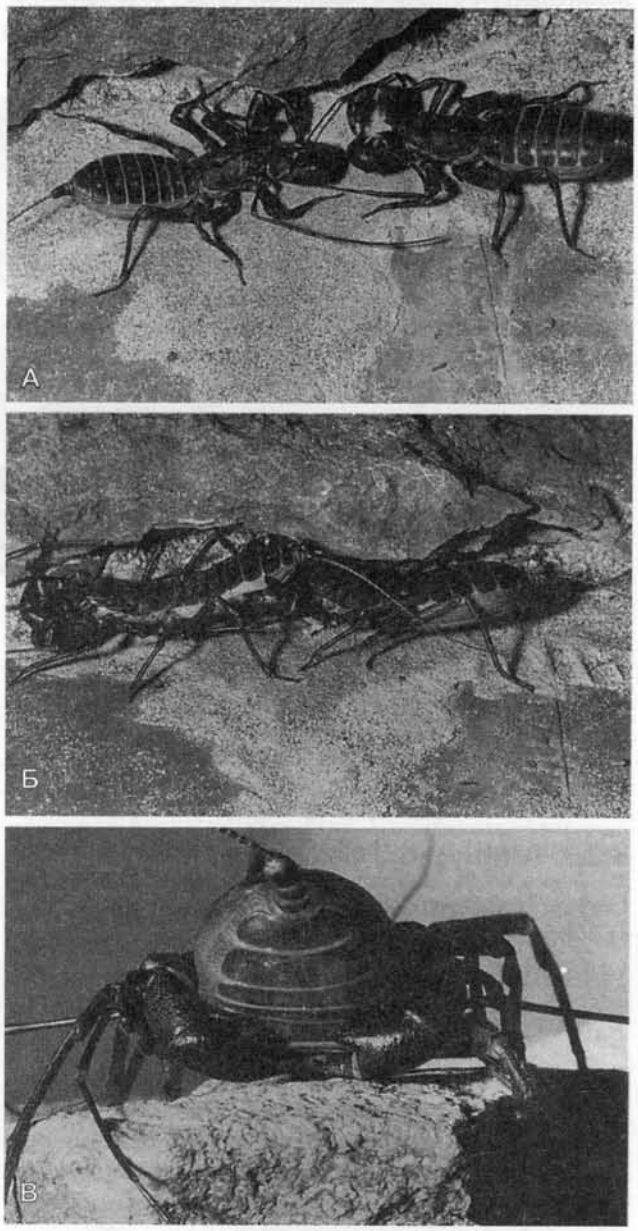
Илл. 632. *Mastigoproctus brasilianus* (Uropygi, Thelyphonida), самец.
Длина около 5 см. Из Weygoldt (1972).



Илл. 633. *Schizomus sawadai* (Uropygi, Schizomida), самец.
Длина около 4 мм. По Schiguchi и Yamasaki (1972) из Barnes (1987).

http://jurassic.ru/

таются между собой посередине, образуя **камаростом**. Передняя кишка с прецеребральной глоткой, которая у Thelyphonida снабжена также слабой постцеребральной всасывающей помпой. Органами выделения служат две пары коксальных желёз, протоки которых открываются одним отверстием у первой пары ходильных ног; есть также мальпигиевы сосуды (одна пара) и нефроциты. Органы дыхания — две или одна (у Schizomida) пара **лёгочных мешков**. Сердце тянется до просомы и имеет девять (Thelyphonida) или пять (Schizomida) пар остий.



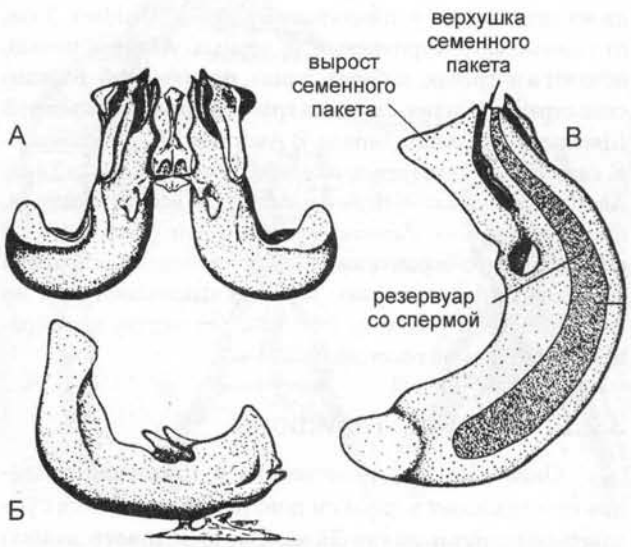
Илл. 634. Спаривание и передача сперматофора у *Mastigoproctus giganteus* (Uropygi, Thelyphonida).
А — самец (слева) держит самку за ногу-щупальце. Б — самка охватила заднюю часть тела самца, самец извлёк сперматофор (виден под передним концом тела самки) и тянет самку над ним. В — самец охватил заднюю часть тела самки и заталкивает сперматофор в её половое отверстие. Из Weygoldt (1972).

По обеим сторонам хвостового жгута открываются отверстия защитных желёз. Благодаря подвижности мезо- и метасомы их секрет может прицельно выбрызгиваться на нападающего (у *Mastigoproctus* — на расстояние до 80 см). У *M. giganteus* он состоит из уксусной кислоты (84%), каприловой кислоты (5%) и воды (11%). Этот секрет вызывает боль при попадании в глаза и на слизистые оболочки, а также лёгкое жжение на коже.

Размножение и развитие

У самцов многих Thelyphonida удлинённые или модифицированные педипальпы, а у самцов Schizomida — короткий узелковидный хвостовой жгут. После ритуалов, предшествующих спариванию (илл. 634), самец разворачивается, и самка охватывает педипальпами его опистосому (у Thelyphonida) или узловидный флагеллюм (у Schizomida). Затем сперматофор (илл. 635) откладывается наружу, и самка протаскивается над ним. У многих Thelyphonida самец помогает самке принять семя, для чего он спереди охватывает педипальпами её опистосому и клешнями прижимает семенной пакет к женскому половому отверстию и опорожняет его (илл. 634В).

В подземной выводковой камере самка откладывает яйца (до 50 штук размером 4–5 мм у *Mastigoproctus giganteus*), которые переносятся в коконе у полового отверстия. При помощи специализированных хватательных выростов на предлапках пренимфы прикрепляются к опистосоме матери. Затем следуют четыре стадии нимфы; после пятой и последней линьки (у *Mastigoproctus* — через два–четыре года) они достигают половой зрелости и живут ещё два–четыре года. Для каждой линьки — как и для откладки яиц — выкапывается подземная камера, в которой животные остаются месяцами.



Илл. 635. Сперматофоры *Mastigoproctus brasilianus* (Uropygi, Thelyphonida).
А — вид сверху. Б — вид сбоку. В — один из двух семенных пакетов. Из Weygoldt (1972).

http://jurassic.ru/

3.2.2.1. Thelyphonida (Holopeltidia)

Характеризуются цельным щитом просомы (илл. 632), одной парой медианных и пятью парами боковых глаз (две пары из них очень маленькие), крупными педипальпами, вооружёнными шипами и несущими терминальные клешни. Хвостовой жгут состоит из большого числа члеников. Рядом с основанием жгута и на вентральной стороне его члеников имеются так называемые «омматидии» — светлые овальные пятна с тонкой кутикулой и проводящим эпителием под ней. Функция их неизвестна. Распространены в тропиках и субтропиках Индо-Пацифики и Нового Света; один вид в Африке. В основном это обитатели дождевых лесов.

Mastigoproctus giganteus (Thelyphonidae) — уксусный, или жгутовый скорпион, 75 мм в длину, обитает во Флориде, Аризоне, Нью-Мексико и Калифорнии. Активен ночью, день проводит под камнями или древесными стволами; зимой или в период засухи глубоко зарывается в землю.

3.2.2.2. Schizomida (Schizopeltidia)

Обитают в просветах между частицами почвы или в пещерах. Безглазые виды, спинная сторона просомы расчленена на про-, мезо- и метапельтидий (илл. 633). Педипальпы тонкие, без клешней. Хвостовой жгут у самок только из трёх члеников, у самцов — узелковидно утолщён (см. выше о спаривании). Распространение циркумтропическое, главным образом в дождевых лесах.

Schizomus (*Trithyreus*) *sturmi* (Schizomidae) — 6 мм в длину, обитает в листовой подстилке дождевых тропических лесов в Колумбии.

3.2.3. Amblypygi, Фрины

К этому таксону относится около сотни видов сходных между собой субтропических и тропических животных среднего размера (10–45 мм), многие из которых обитают в дождевых лесах.

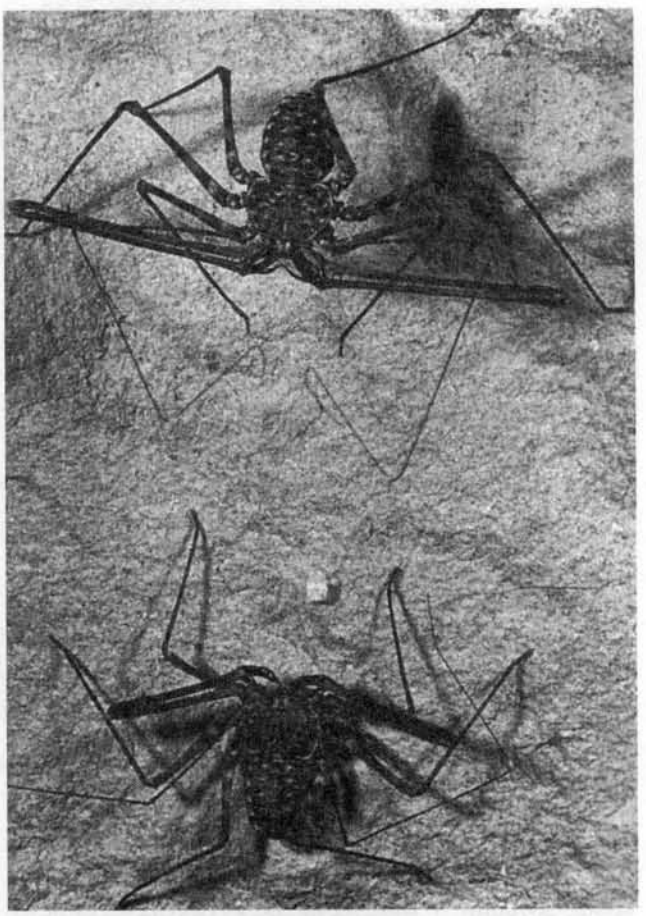
Строение

Наружность очень характерная (илл. 619, 636): плоское тело, стебелёк (**петиолюс**) между про- и опистосомой, педипальпы, преобразованные в мощный ловчий аппарат, и очень сильно удлинённые ходильные ноги первой пары (до 30 см у *Heterophrynus longicornis*, длина тела которого составляет лишь 39 мм) с сильно увеличенным числом члеников (до 33–36 члеников голени и 75–77 члеников лапки у *Trichodamon froesi*), функционирующие как щупальца.

Уплощённое тело позволяет фринам скрываться в трещинах, под корой деревьев или под камнями. Они медленно ходят на трёх парах ног вперёд и в боковом направлении, постоянно ощупывая окружающее пространство длинными ногами-щупальцами. При бегстве они молниеносно отскакивают в сторону. Их ноги напоминают ноги насекомых, поскольку колено (пателла) у них очень короткое, а сустав между коленом и голенью почти неподвижен; это место приспособлено для аутотомии.

Добыча (сверчки, ночные бабочки и другие беспозвоночные) определяется с помощью длинных трихоботрий на голенях ходильных ног, а также осязательных и химических рецепторов на ногах-щупальцах, захватывается резким броском, после чего хелицерами разрывается на части. Помимо этих органов чувств, имеются также три пары латеральных и одна пара медианных глаз, щелевидные и лировидные органы.

Органы выделения — коксальные железы в III и V сегментах (обычно вторая пара появляется лишь у эмбрионов), одна пара мальпигиевых трубочек и нефроциты. Для дыхания служат две пары лёгких. Сердце имеет шесть пар остий и боковых артерий. Центральная нервная система целиком сконцентрирована в просоме. Защитных и ядовитых желёз нет. Позади от стернита III сегмента опистосомы (под которым находится также вторая пара лёгких) с брюшной стороны у многих видов находится пара мешочковидных выпячиваний; части стернита отчленяются как оперкулы (крышечки) для них. Служат ли они дополнительными органами дыхания или, вероятнее, структурами для поглощения воды, неизвестно.



Илл. 636. Спаривание *Trichodamon froesi* (Amblypygi). Самец (сверху) привлекает самку к сперматофору, который заметен прямо перед ней. Из Weygoldt (1972).

http://jurassic.ru/

Размножение и развитие

Удлинённые педипальпы самцов некоторых видов используются в ритуальных поединках. При **спаривании** самка не удерживается. После длительной брачной игры самец, отвернувшись от самки, вынимает **сперматофор**, снова поворачивается к ней и завлекает её к нему (илл. 636). Яйца три–четыре месяца вынашиваются в выводковом мешке, который самка выделяет и носит прикреплённым на брюшной стороне. Пренимфы остаются на матери до первой линьки. Нимфы линяют три–пять раз в год, на более поздних стадиях — примерно один раз в год. Через год животные достигают половой зрелости. Они продолжают расти и живут ещё много лет (в неволе до девяти лет).

Charinus brasilianus (Charontidae) — 10 мм в длину, с простыми (у самцов удлинёнными) педипальпами, покрытыми шипиками. Обитает в дождевых лесах юго-восточной Бразилии, день проводит под камнями. — *C. ioanniticus*, 10 мм в длину, единственный европейский вид, встречается на Родосе, Косе, в Израиле в старых погребах и в пещерах. — *Trichodamon froesi* (Damonidae), 25 мм, самцы с сильно удлинёнными педипальпами, снабжены столь мощными шипами, что на конце возникает небольшая хватательная «рука», живёт в высокогорных пещерах в Бразилии. — *Heterophrynus longicornis* (Phrynidae = Tarantulidae), 39 мм, шипы на педипальпах образуют ловчую корзину, ноги-щупальца вытягиваются в размахе до 60 см. Распространён в дождевых лесах восточной Амазонии. Живут парами на деревьях, день проводят в дуплах, ночью выходят из них и держатся на высоте 1–2 м.

3.2.4. **Araneae**, Пауки

После клещей пауки — самый успешный и крупный таксон Arachnida, насчитывающий почти 34 000 видов. Они представлены во всех наземных местообитаниях; лишь *Argyroneta aquatica* живёт под водой. При едином плане строения тела его длина варьирует от всего лишь 1 мм (*Anapistula caecula*) до 90 мм (*Theraphosa leblondi* — крупнейший паук, ноги которого вытягиваются на 25 см).

Строение

Для пауков характерны одинаковые ходильные ноги, ноговидные или щупальцевидные педипальпы и, прежде всего, короткая, в большинстве случаев мешковидная опистосома, подвижно прикреплённая тонким стебельком (**петиолюс**) к нечленистой просоме (илл. 637).

Сегментированные тергиты и стерниты на опистосоме имеются лишь у Mesothelae (илл. 656); у всех Opisthothelae наружная сегментация больше отчётливо не проявляется. Внутри остаются, однако, сегментарные дорсовентральные мускулы, остии и боковые артерии. У многих видов кутикула на опистосоме мягкая и растяжимая.

Тело многих пауков густо покрыто щетинками. Виды с ночной активностью имеют тёмную чёрно-, серо- или жёлто-коричневую окраску. Многие дневные пауки, напротив, пёстрые, окрашены в красные, зелёные и жёлтые тона с белыми отметинами, вызываемыми просвечивающими гуаноцитами печени (например, у крестовиков) или щетинками, содержащими воздух (у пауков-волков).

Пауки передвигаются на четырёх, а некоторые — на трёх парах ходильных ног (таковы виды, имитирующие муравьёв и использующие I пару ног как щупики). В зависимости от образа жизни ноги могут иметь различные черты специализации, например непарные и парные гребневидные коготки у пауков, строящих сети (илл. 646), кистевидные волоски (густо стоящие щетинки с терминальными утолщениями, как у гекконов) для хождения по гладким поверхностям у бродячих пауков (Theraphosidae, некоторые Lycosidae).

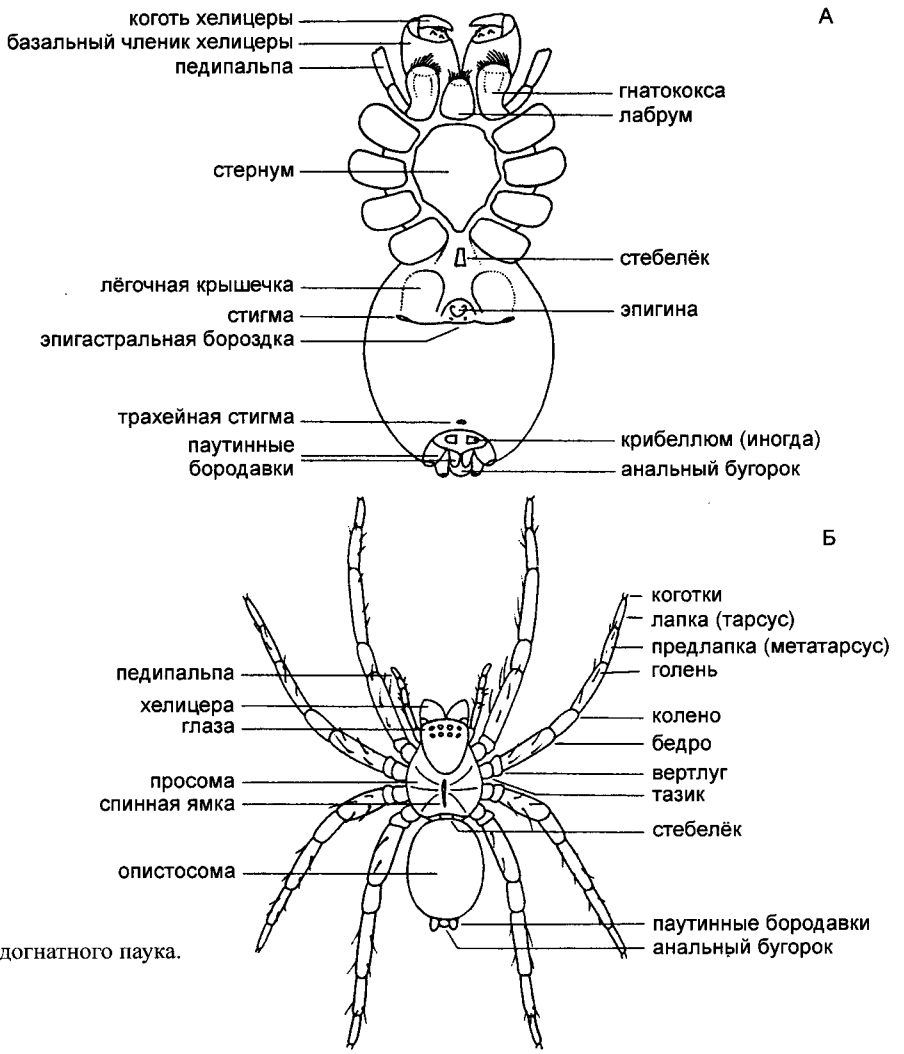
В ногах имеются мышцы-сгибатели, но при сочленениях бедра с коленом и голени с предлапкой разгибателей нет. Разгибание осуществляется за счёт давления гемолимфы, которое может повышаться из-за сокращения мышц просомы. У многих пауков возможна аутотомия ног: нога отделяется в месте сочленения тазика и вертлуга. Тазики ног разнесены по сторонам просомы и с вентральной стороны оставляют свободным широкое пространство для стернума.

Важнейшей предпосылкой эволюционного успеха пауков, наряду со способностью выделять паутину, стали, наверное, **ядовитые железы** в хелицерах. Бродячие пауки резким броском или прыжком настигают добычу и убивают её ядовитым укусом. У многих же пауков, строящих сети, жертва перед тем опутывается нитями или покрывается паутинным секретом. Выводные протоки ядовитых желёз (они отсутствуют у Uloboridae) открываются вблизи верхушки концевых члеников хелицер (илл. 640Б). В большинстве случаев эти железы, окружённые спиральными мускулами, расположены в просоме. Яд, содержащий нейротоксин или субстанцию с цитотоксическим и гемолитическим действием, может быть опасен и для человека.

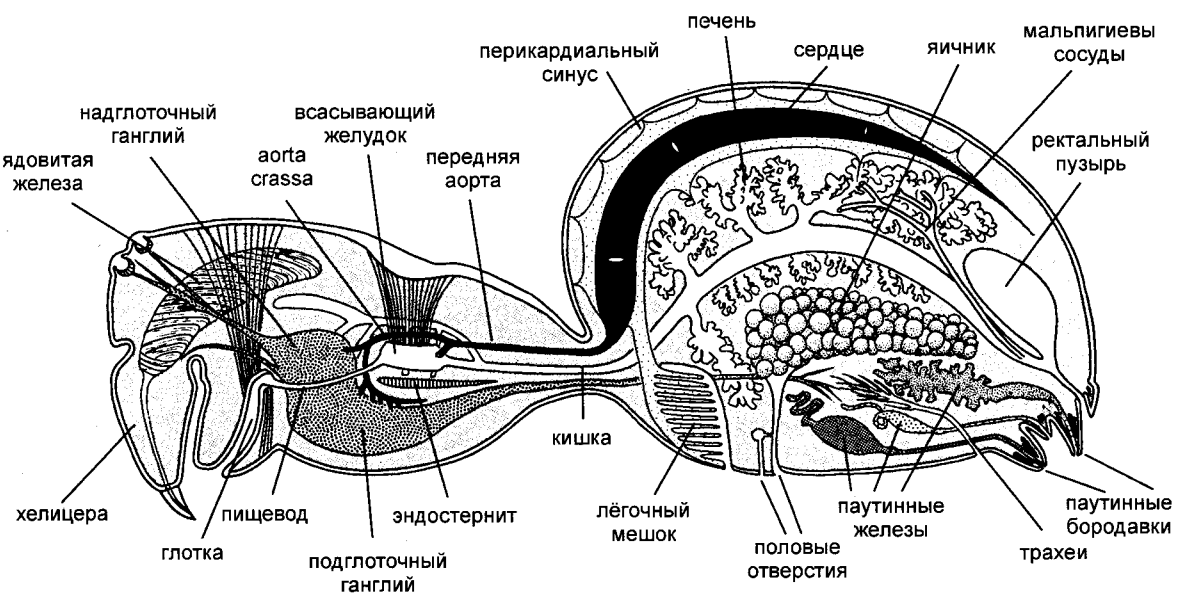
У большинства видов хелицеры настолько маленькие и слабые, что они не могут прокусить человеческую кожу. Однако укусы некоторых пауков опасны. Таковы Mygalomorphae, *Phoneutria fera* (Ctenidae), *Latrodectes mactans* (Theridiidae), *Loxosceles reclusa* (Loxoscelidae) и *Cheiracanthium punctorium* (Clubionidae). У некоторых Theraphosidae на задней части тела есть жгучие волоски.

Хелицеры у Mygalomorphae направлены вперёд, и их концевые членики замыкаются в вентральном направлении параллельно между собой (**ортогнатное** положение) (илл. 639). У большинства же пауков базальные членики направлены вентрально, а

http://jurassic.ru/

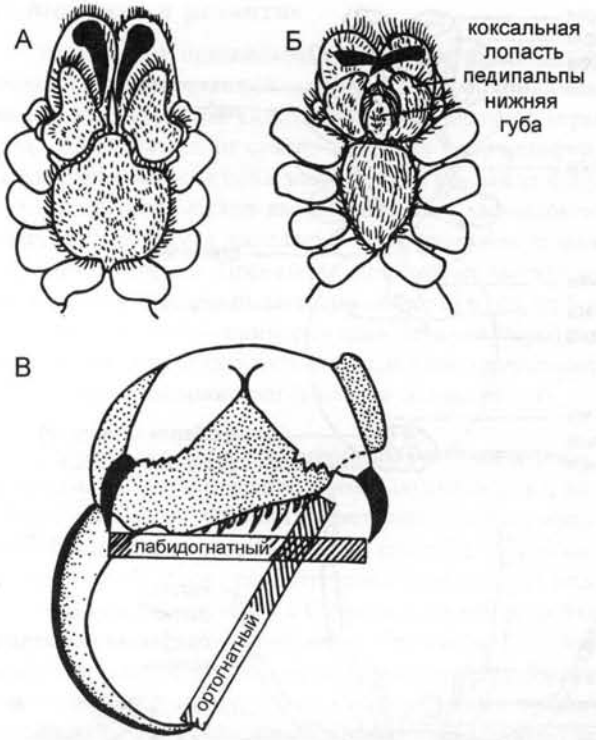


Илл. 637. Наружное строение лабидогнатного паука.
Из Heimer (1988).



Илл. 638. Схема организации паука.
По данным разных авторов.

https://jurassic.ru/

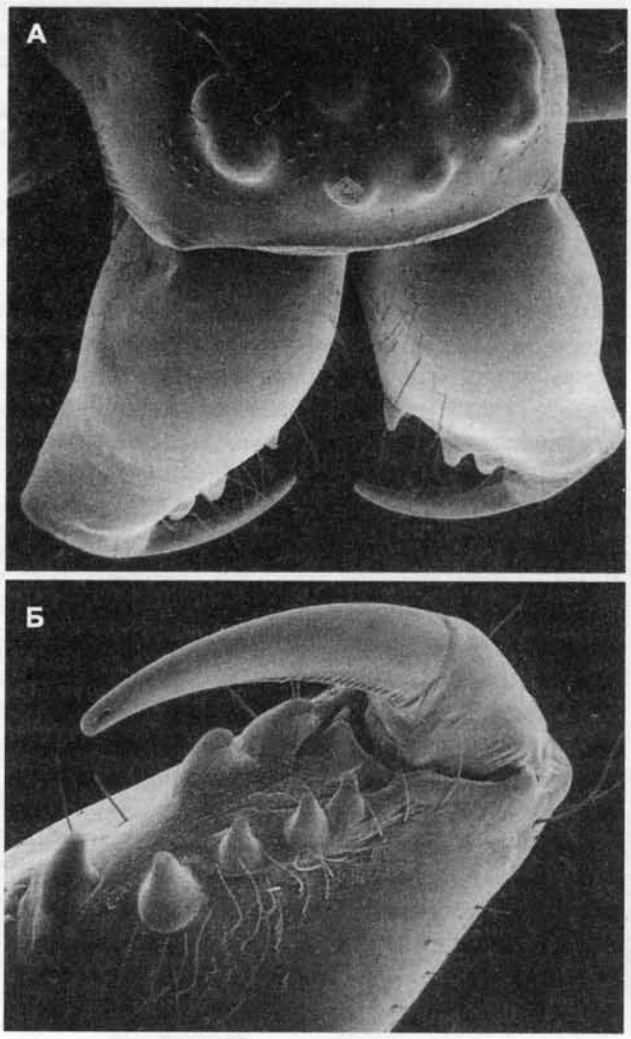


Илл. 639. Сравнение расположения хелицер у ортогнатных (А) и лабидогнатных (Б) пауков. В — сравнение размаха хелицер разных типов.
С изменениями по Bristowe (1958) и Kaestner (1953).

их концевые членики или коготки двигаются в медианной плоскости друг против друга (**лабидогнатное** положение). У Mesothelae базальные членики хелицер не параллельны один другому, а раздвинуты (**плагиогнатное** положение); это может быть исходным положением хелицер, от которого произошла и орто-, и лабидогнатия. Против такой трактовки, однако, говорит тот факт, что почти все современные Arachnida, включая сестринские группы Araneae (Amblylygi или Pedipalpi, см. илл. 612, 613) обладают ортогнатными хелицерами; плагиогнатия, таким образом, может быть лишь производным признаком Mesothelae. Лабидогнатные хелицеры могут схватить в два раза более крупную добычу, нежели ортогнатные; многие лабидогнатные пауки — это карликовые формы. И лишь у лабидогнатных пауков из нижней губы и подвижных коксэндитов педипальп, несущих щетинки, образуется преддверие рта. Многие пауки мацерируют свою добычу, причём хелицеры и тазики педипальп работают при этом согласованно. Виды же с маленькими хелицерами, напротив, прогрызают в жертве отверстие, через которое и высасывают её содержимое. Рот у пауков настолько узкий, что через него может приниматься только жидкая пища и частицы размером около 1 мкм. Более крупные частицы задерживаются околоротовыми щетинками на верхней и нижней губе, а также узкими бороздками (нёбной пластинкой) на вентральной стороне верхней губы.

Передняя кишка образует мускулистую **глотку** и сильный постцеребральный сосательный желудок с четырёхугольным просветом (илл. 638). Уже в просоме средняя кишка снабжена слепыми мешковидными выростами, которые тянутся до тазиков ходильных ног; другие сильно разветвлённые выросты (дивертикулы) окружают все органы в опистосоме. Наряду с мезодермальной соединительной тканью (**жировым телом**), они служат важнейшими органами переработки и хранения пищи. От задней части средней кишки отходят мальпигиевы сосуды; перед соединением с короткой задней кишкой она расширяется, образуя ректальный пузырь. Анальное отверстие расположено на небольшом коническом выступе на конце тела.

Для многих пауков **сети из паутины** служат важнейшим вспомогательным средством при ловле

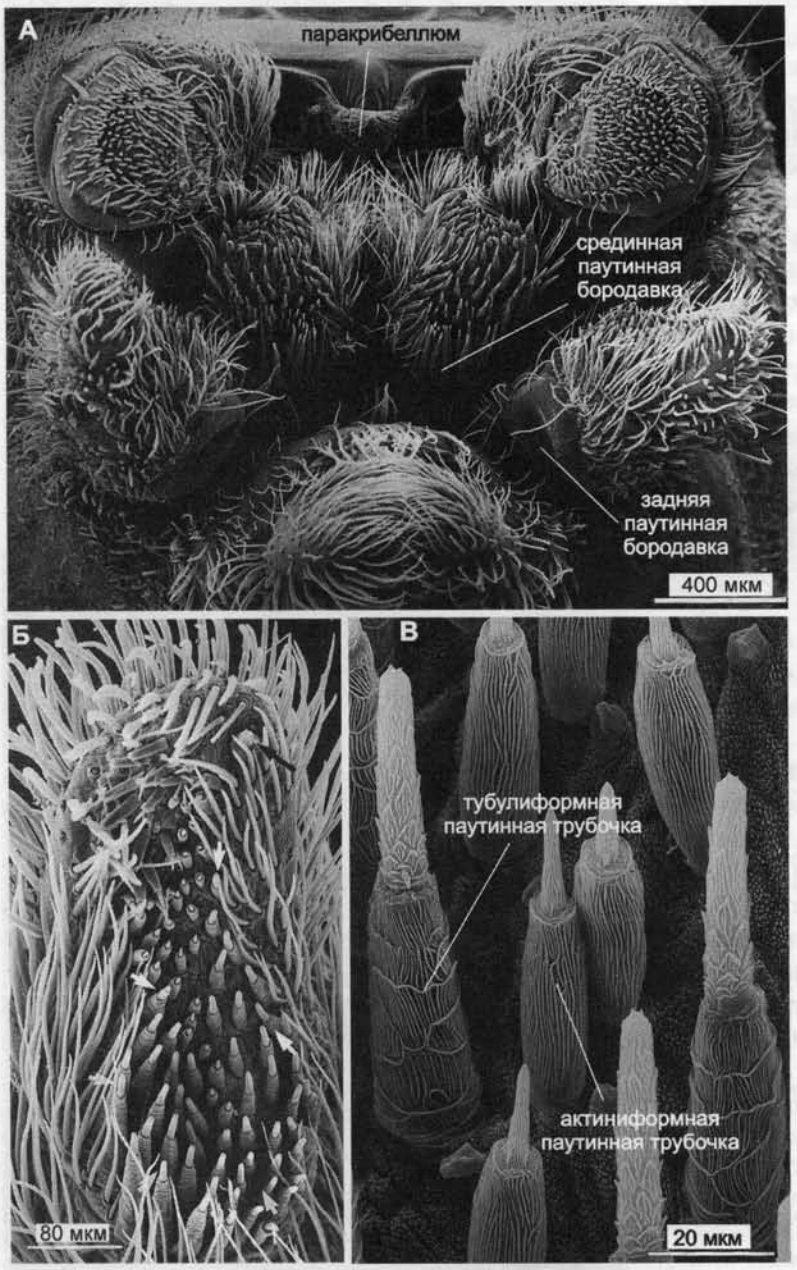


Илл. 640. *Meta menardi* (Araneidae).
А — передний конец с глазами и хелицерами. Б — хелицера под большим увеличением, вид снизу, отверстие ядовитой железы на верхушке. Оригинал G. Eisenbeis, Майнц.

http://jurassic.ru/



Илл. 641. Схема расположения паутинных бородавок в различных таксонах пауков. Чёрным выделены функционирующие бородавки, белым — имеющиеся, но не функционирующие бородавки. По Marples (1967) и Foelix (1992), с изменениями.



Илл. 642. Паутинные бородавки и паутинные трубочки *Deinopis subrufus* (Deinopidae).
А — комплекс паутинных бородавок (вид снизу). Б — задние паутинные бородавки с паутинными трубочками (стрелка). В — отдельные актиниформные (нити предназначены, помимо прочего, для опутывания добычи) и тубулиформные паутинные трубочки (нити для создания коконов). Из Peters (1992).

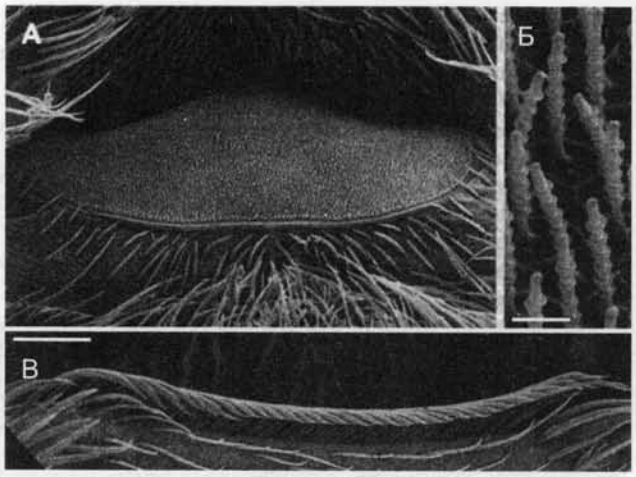
добычи. Они образуются паутинными железами в опистосоме, **паутинные трубочки** от которых выводятся наружу на **паутинных бородавках** (илл. 642). Железы эти мешковидные, образованы цилиндрическим эпителием. У них нет собственной мускулатуры; нити активно вытягиваются из них или выводятся путём повышения давления гемолимфы. Различают несколько типов желёз — до четырёх у бродячих пауков и до восьми у строящих круговые сети. Каждый тип выделяет специальный секрет — паутинный шёлк, клейкие капли и т.д. Паутинный шёлк состоит из белков фиброинов.

http://jurassic.ru/

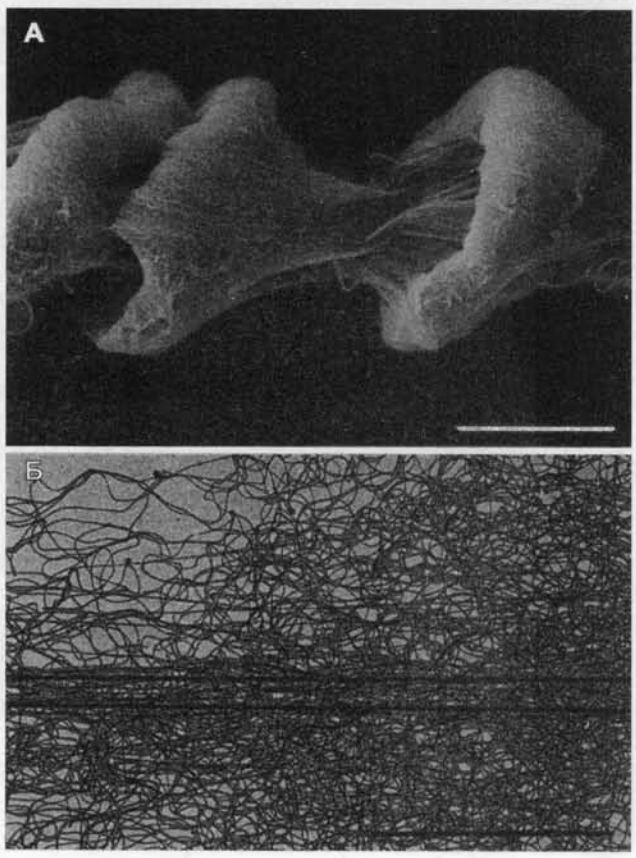
Паутинные трубочки представляют собой тонкие канальцы, у основания которых имеются клапаны. Переход от жидкого секрета к паутинным нитям происходит путём переориентации молекул фиброина при продавливании через клапан и в результате напряжения при растяжении. Вероятно, молекулы при этом упорядочиваются и соединяются в стабильную сеть. Паутинный шёлк по своей прочности близок к нейлону.

Паутинные бородавки — это членистые придатки, которые образуются из зачатков конечностей IV и V опистосомных сегментов (илл. 641). У Mesothelae они сильно вынесены вперёд (илл. 656), а у Opisthotelae в ходе эмбрионального развития перемещаются к концу тела. В результате деления (возможно, расщепления на внутреннюю и наружную ветви) из двух пар паутинных бородавок становится четыре. Все восемь бородавок действуют лишь у ювенильных Mesothelae; у взрослых же животных передние и задние бородавки, расположенные ближе к середине, частично или полностью теряют способность к функционированию. У большинства Opisthothelae срединные передние бородавки отсутствуют, и на их месте находится маленький бугорок — колюлус (илл. 641); у видов Mygalomorphae могут быть также редуцированы передние краевые и даже задние срединные бородавки. У Araneomorphae на месте передних срединных паутинных бородавок обычно находится **крибеллюм** (cribellum) — широкая ситовидная пластинка с особенно многочисленными и тонкими паутинными трубочками (у *Deinopis*, например, их насчитывается 23 500 (илл. 642)). Крибеллюм может разделяться бороздой на две половины. Трубочки крибеллюма производят тонкие волокна из нитей толщиной лишь 10–15 нм (илл. 644), которые рыхло укладываются на главное волокно посредством поперечных движений **каламиструма** — щетинистого гребня на предлапке IV пары ходильных ног (илл. 643В). Сети крибеллятных пауков способны удерживать добычу без клейких веществ, поскольку их тонкая паутина опутывается вокруг малейших неровностей на теле насекомых, обладая, таким образом, адгезивными свойствами.

Изначально паутина служила лишь для образования выводковых коконов. На это ещё указывает расположение паутинных бородавок вблизи полового отверстия у Mesothelae. Кроме того, паутина использовалась для покрытия стенок жилых норок и коконов для линьки. Простейшие ловчие сети представляют собой нити, выходящие из жилых норок, которые не удерживают, а в лучшем случае лишь замедляют движения насекомого, однако передают сигнал о нём пауку, ждущему в засаде (у Mesothelae: *Liphistius*; у Labidognatha: *Segestria*; у Cribellatae: *Filistata*). Более эффективны тенты Linyphiidae и Agelenidae, многочисленные нити которых затрудняют бегство насекомого. Самое совершенное строение имеют **круговые сети** (илл. 645), сплетаемые в результате сложной и строго определённой последовательности движений (илл. 647). Среди Cribellatae круговые сети плетут Uloboridae, покрывая их прочным и стойким крибеллятным войлоком; из Ecribellatae круговые сети делают Araneidae и Tetragnathidae, у которых ловчие

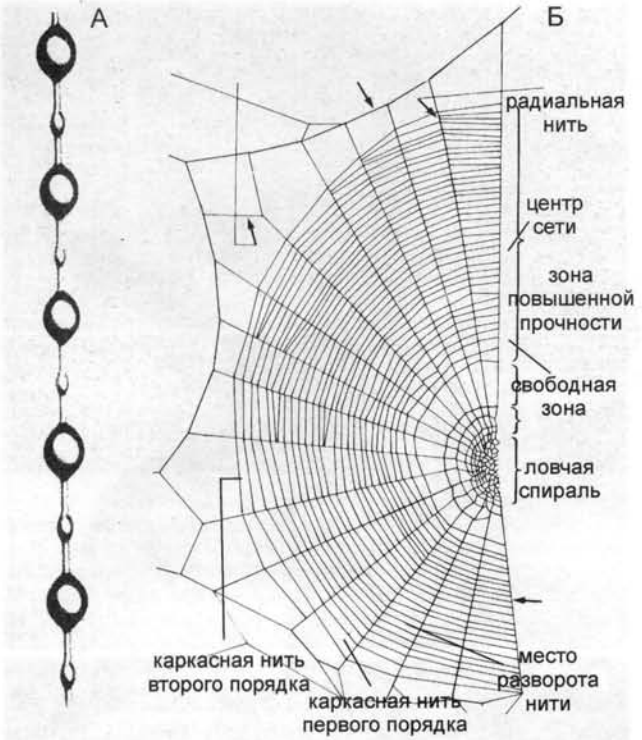


Илл. 643. *Hyptiotes paradoxus* (Uloboridae).
А — крибеллюм: единая пластинка диаметром 0,55 мм. Б — паутинные трубочки на крибеллятной пластинке. Масштаб 2,5 мкм. В — каламиструм — щетинистый гребень для вычёсывания паутины, выходящей из паутинных трубочек, расположенный на наружной стороне предлапки IV пары ходильных ног. Масштаб 100 мкм. Из Möllenstedt и Peters (1986).



Илл. 644. Ловчие нити из сетей крибеллятных пауков.
А — ловчие нити *Deinopis subrufus* с тремя вздутиями. Масштаб 100 мкм. Б — край отдельного вздутия (начало справа) *Uloborus walckenaerius*. Масштаб 500 мкм. А — из Peters (1992); Б — из Peters (1984).

http://jurassic.ru/



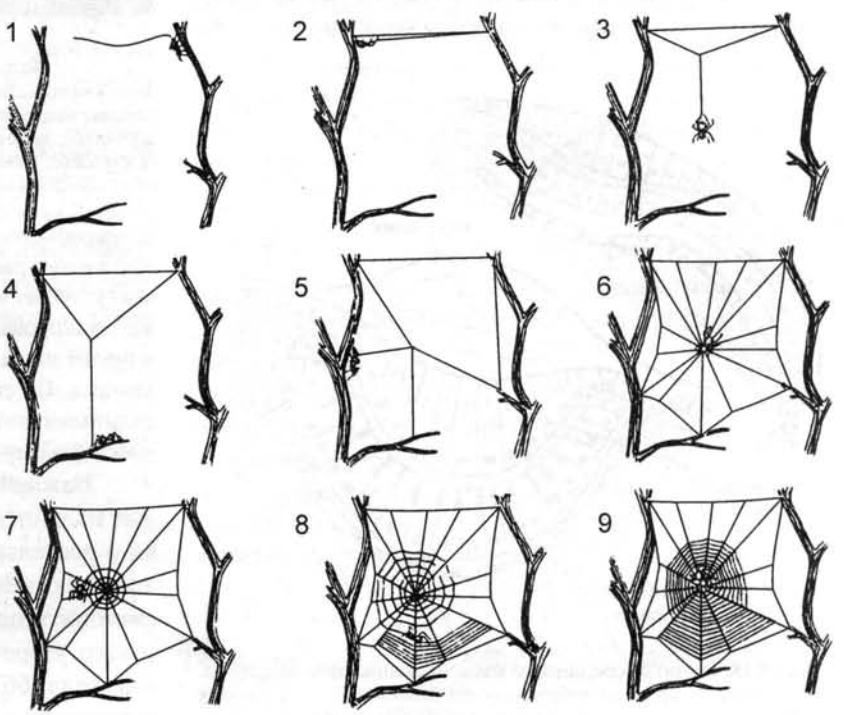
Илл. 645. Круговая сеть крестовика *Araneus diadematus* (Araneidae).
А — клейкая нить. Б — структура сети. А — оригинал M.C. Müller, Оснабрюк; Б — из Foelix (1979).

нити снабжаются клейкими капельками (илл. 645). Каждые один–четыре дня паук обрывает и поедает такие сети — причём через короткое время белки из них снова обнаруживаются в паутинных железах — и заменяются новыми.



Илл. 646. Лапка *Araneus diadematus*.
Нить охватывается лишь непарным средним коготком; зубчатая щетинка служит как вспомогательный коготок при движении по нити. Оригинал R.F. Foelix, Aapay.

Круговая сеть многократно редуцировалась вплоть до одной единственной нити, как у пауков-болеадоров (*Mastophora* в Америке, *Dicrostichus* в Австралии). На конце такой нити находится клейкая капля с веществом, которое напоминает половой феромон некоторых совок Noctuidae и привлекает самцов этих бабочек. Бродячие пауки, пауки-крабы, пауки-скакунчики, пауки-волки не плетут ловчих сетей, но строят из паутины коконы для яиц, используют её для обустройства жилых нор и камер для линьки, а прежде всего — делают из неё страховочные нити, к которым прикрепляются сами. Наконец, паутина используется для расселения пауков (главным образом — молодых), которые на длинных нитях могут переноситься ветром («бабье лето»). Благодаря этой способности к «полёту» пауки, наряду с насекомыми, являются одними из первых животных, которые заселяют, например, вновь возникшие острова.



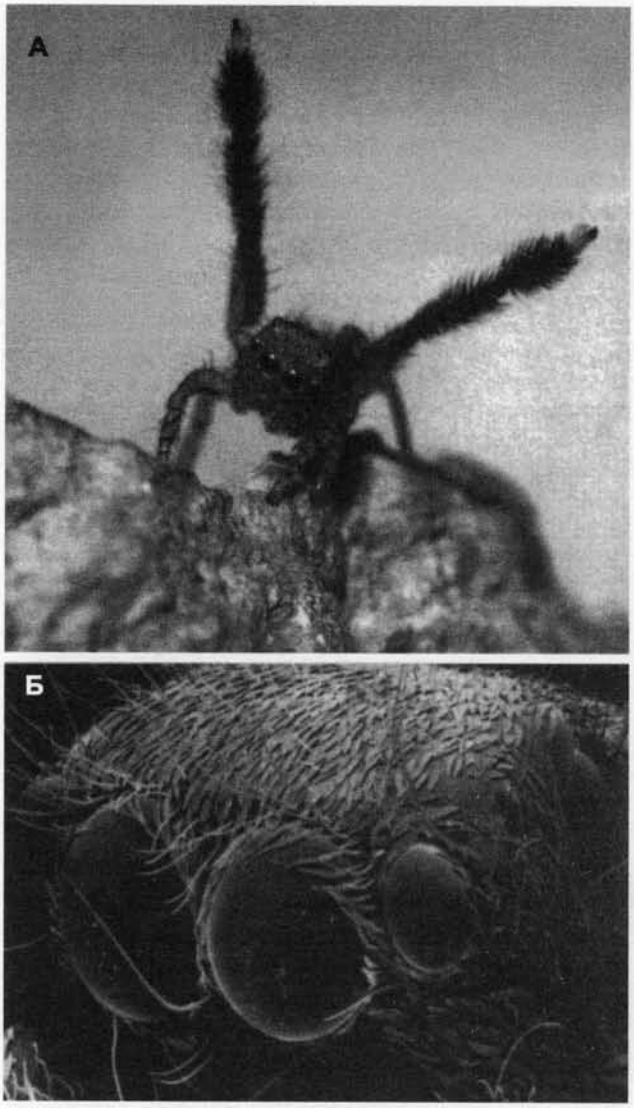
Илл. 647. Этапы плетения круговой сети крестовика.
(1) Сначала паук выпускает одну нить, которая подхватывается ветром или даже лёгким движением воздуха и прилипает к расположенной поблизости прочной опоре. Затем паук переходит по этой нити, заменяя её на более прочную. (2) Теперь натянута следующая нить и (3) в её середине закрепляется новая нить, по которой паук спускается и прикрепляет её внизу. (4) Потом паук идёт по этой первой радиальной нити и её окружению, закрепляя при этом последующие радиальные нити и создавая внешний каркас сети (5, 6). Когда подготовлено достаточное количество радиальных нитей, протягивается вспомогательная спираль (7). Затем паук ходит по этой спирали, покрытой клейкими капельками (илл. 645), и натягивает много более узких ловчих спиралей (8, 9). Из Levi (1978).

http://jurassic.ru/

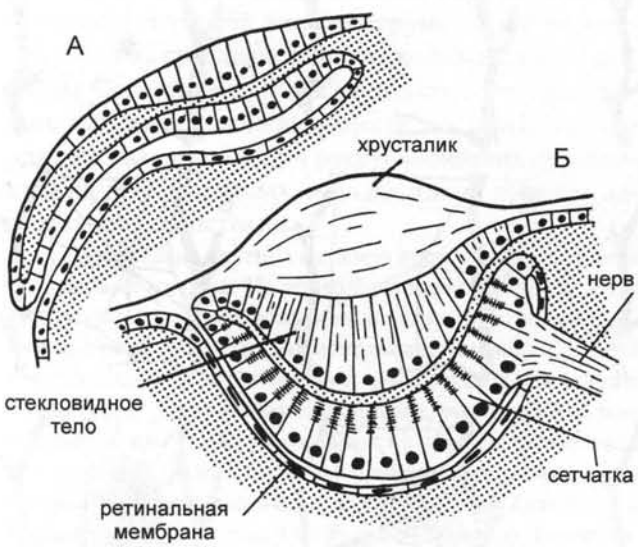
Важнейшие **органы чувств** у пауков, строящих сети, и у видов с ночной активностью — это осязательные щетинки, хеморецепторные щетинки, тарсальные органы (мелкие чашевидные углубления на лапке, также, вероятно, выполняющие функцию хеморецепторов), трихоботрии и лировидные органы. Пауки, активные днём (некоторые Lycosidae, Salticidae, Oxyopidae), ориентируются при помощи зрения. Изначально имеется **восемь глаз** (три пары латеральных и одна пара медианных). Все глаза расположены один возле другого, у многих видов в два ряда (илл. 637).

Различают, соответственно, передние срединные, передние боковые, задние срединные и задние боковые глаза. Передние срединные (медианные) глаза — это главные глаза с неинвертированной сетчаткой. Все остальные (дополнительные) глаза инвертированные. Часто они имеют отражающий тапетум, по расположению которого различают три типа. (1) Первоначально (у Mesothelae, Mygalomorphae и Haplogynae) тапетум заполняет всё глазное дно, оставляя отверстие для зрительных клеток. (2) При ладьевидном типе тапетум состоит из двух косых стенок, в медианную щель между которыми проникают зрительные клетки (например, у Theridiidae, Agelenidae, Amaurobiidae, Araneidae). (3) При решётчатом типе тапетум образует полосы, и зрительные клетки располагаются рядами (у активно охотящихся пауков, таких как Lycosidae и Oxyopidae).

Обычно между глазами существует разделение труда: у пауков-скакунчиков (Salticidae) передние боковые и срединные глаза направлены вперёд, а задние — в стороны (илл. 649, 650). Задние глаза воспринимают подвижные объекты, в то время как передние срединные глаза позволяют видеть форму предметов. Эти главные глаза имеют крупную линзу и удлинённое стекловидное тело, задняя часть которого действует подобно увеличивающей линзе телеобъектива. В центре сетчатки, там, где чувствительные клетки расположены особенно густо, образуется фовеа (углубление). Посредством движений глазное дно может сканировать поле зрения. Пауки-скакунчики сразу реагируют на движущиеся объекты, поворачиваясь к ним и замирая. По своей эффективности их глаза сравнимы со сложными глазами насекомых, а по разрешающей способности даже превосходят их.



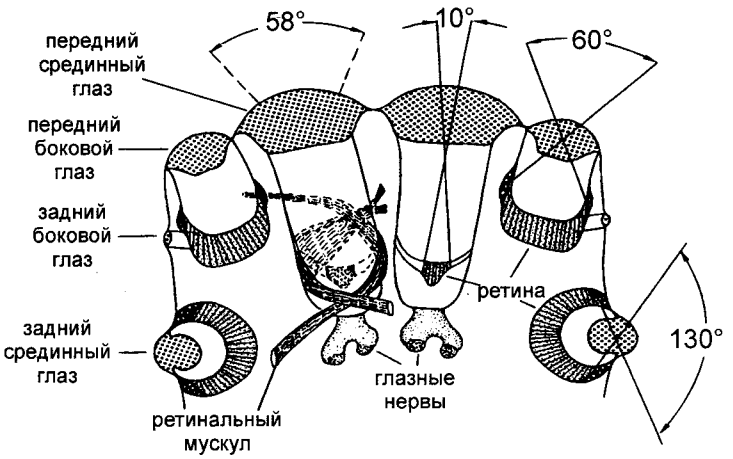
Илл. 649. Пауки-скакунчики (Salticidae).
А — самец *Saites barbipes* во время брачного танца. Б — крупные главные (передние срединные) и боковые глаза *Salticus scenicus*, чешуйчатые волоски. Оригиналы: А — C. Gack, Фрейбург; Б — G. Purschke, Оснабрюк.



Илл. 648. Развитие срединного глаза из впячивания эпидермы.
А — закладка в раннем эмбриональном развитии. Б — срединный глаз, развитие почти завершено. По данным разных авторов.

Важнейшие **органы выделения** — разветвлённые мальпигиевы сосуды, задняя часть средней кишки и ректальный пузырь, которые образуют гуанин, аденин, гипоксантин и мочевую кислоту. Кроме того, гуаноциты печени могут участвовать в создании цветового узора на теле паука (например, у крестовиков) (илл. 661). У Mesothelae и Mygalomorphae ещё сохраняются две пары коксальных желёз (на сегмен-

http://jurassic.ru/



Илл. 650. Глаза Araneae.
Схематический фронтальный разрез через переднюю часть просомы паука-скакунчика; показаны поля зрения отдельных глаз в горизонтальной плоскости. Угол поля зрения 58° у левого главного глаза достигается благодаря боковому сдвигу глазного дна посредством ретинальных мускулов. По Homann и Land из Foelix (1979).

тах, несущих I и III пары ходильных ног). У Araneomorphae сохраняется только передняя пара, которая ещё более редуцируется у пауков, строящих сети и способных выводить азотистые продукты обмена в составе паутины. Кроме того, экскреты могут откладываться в **нефроцитах** в просоме и в кутикуле (тем самым, оказывая влияние на её окраску).

Изначально **органами дыхания** служат **две пары лёгких** на II и III сегментах опистосомы (они сохраняются у Mesothelae, Mygalomorphae и Palaeocribellatae). У Neocribellatae имеется лишь задняя пара, а у некоторых передняя пара также заменена **трахеями**.

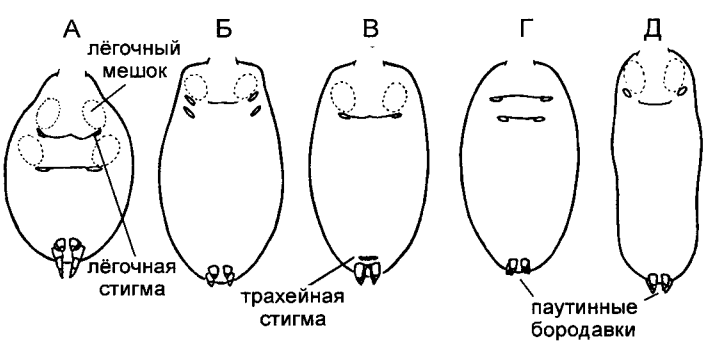
Артериальная система пауков, дышащих лёгкими, типична и для других арахнид, имеющих эти органы. У Mesothelae сердце имеет пять, а у Araneomorphae — до трёх пар остий и боковых артерий. У безлёгочных пауков (как и у других паукообразных без лёгких) **кровеносная система** сильно редуцирована. Кровь содержит гемоцианин и различные типы клеточных элементов: гранулоциты с гранулярной цитоплазмой, запасающие гемоциты и фагоциты. Они образуются во внутреннем слое сердечной стенки.

У пауков распространён **половой диморфизм** (илл. 654). Различия в окраске характерны для дневных пауков, ориентирующихся при помощи зрения (Salticidae, многие Lycosidae). Размерные различия встречаются у многих пауков, стоящих сети, причём самка у них иногда может быть значительно крупнее самца (илл. 654), поскольку она достигает половой зрелости лишь после дополнительных линек.

Половые органы парные и расположены на вентральной стороне. Яйцеводы на выходе соединяются, образуя **генитальный атриум** (uterus externus). Перенос семени осуществляется с помощью копулятивных органов на педипальпах самца, по строению напоминающих шприцы для инъекций (илл. 653, 655). Наружные гениталии дифференцированы очень разнообразно.

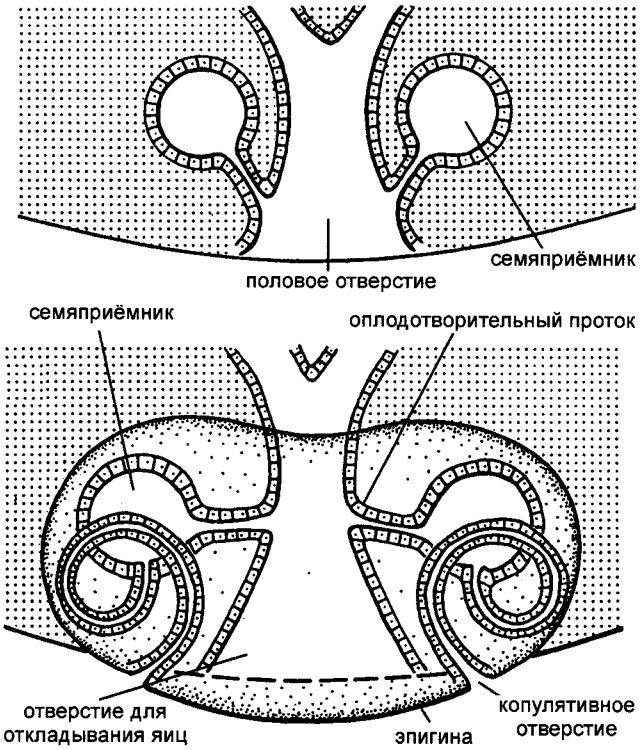
Придатки педипальп у самцов Mygalomorphae и Haplogynae имеют простое строение. У них на тарсусе расположен грушевидный бульбус (bulbus) с тонким выводным придатком (эмболюсом), сообщающимся с находящимся внутри спирально закрученным семенным резервуаром. У Entelegynae стенка бульбуса расчленена на чередующиеся склеротизированные и мягкие участки (гематодохи). Благодаря этому бульбус становится подвижным за счёт изменений давления крови. Различные отростки (апофизы) обеспечивают надёжное закрепление в женских гениталиях (илл. 653).

Гениталии самок бывают **гаплогинными** и **энтелегинными** (илл. 652). У Haplogynae имеется только одно половое отверстие. Оно находится в эпигас-

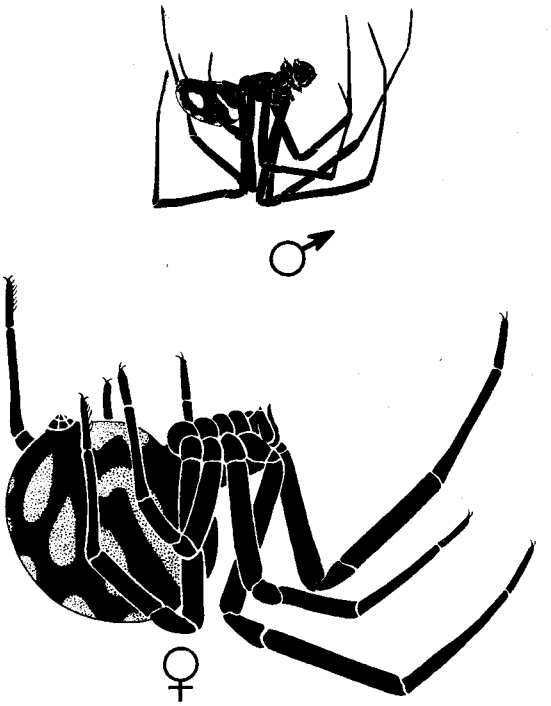


Илл. 651. Расположение дыхательных отверстий у различных пауков.
А — ортогнатный паук: две пары лёгочных стигм. Б–Д — лабидогнатные виды. Б — *Dysdera* sp.: одна пара лёгочных и одна пара трахейных стигм. В — большинство европейских пауков, строящих сети: одна пара лёгочных стигм и одна непарная трахейная стигма. Г — *Nops* sp.: две пары трахейных стигм. Д — *Pholcus* sp.: одна пара лёгочных стигм, трахеи редуцированы. По Millot из Hennig (1972).

http://Jurassic.ru/

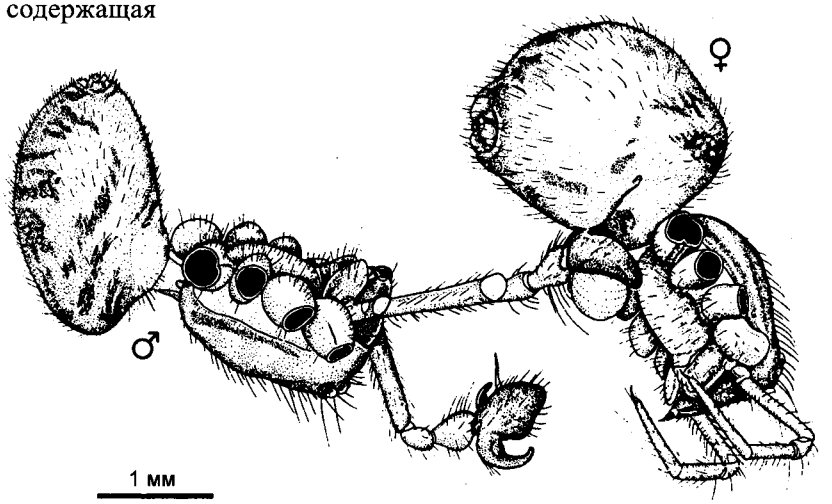


Илл. 652. Женские гениталии Araneae, сильно схематизировано.
А — у гаплогинных пауков есть только одно половое отверстие. Б — у энтелегинных пауков дополнительно к отверстию для откладывания яиц на эпигине имеется два копулятивных отверстия. По разным авторам.



Илл. 654. Половой диморфизм «чёрной вдовы» *Latrodectus tredecimguttatus* (Theridiidae).
Размер самки — около 15 мм. Из Maretic (1965).

тральной или в интерпульмонарной бороздах, которые проходят сбоку от передней пары лёгких или трахей и медианно от генитального атриума. Это отверстие одновременно служит для оплодотворения и для откладывания яиц (илл. 652А). Матка (uterus), т.е. наружный выводящий канал, образованный соединением яйцеводов, открывается в генитальный атриум (так называемый uterus externus), в который, кроме того, впадают протоки семяприёмников (receptacula seminis). У Entelegynae имеется также твёрдая склеротизированная пластинка — **эпигина** — содержащая семяприёмники и их каналы. Копулятивные отверстия отделены от первичного полового отверстия, служащего для откладывания яиц. В дальнейшем эти отверстия остаются в эпигастральной борозде (илл. 652Б); каналы (обычно сильно извитые) ведут от них к семяприёмникам (рецептакулам), которые, в свою очередь, через оплодотворительные каналы соединяются с отверстием для откладывания яиц.



Илл. 653. Спаривание *Nesticus cellulanus* (Nesticidae).
Оба паука висят на ногах (здесь они обрезаны) на паутине; самец (слева) вводит эмболюс левой педипальпы в копулятивное отверстие самки; гематодоха развёрнута. Из Huber (1994).

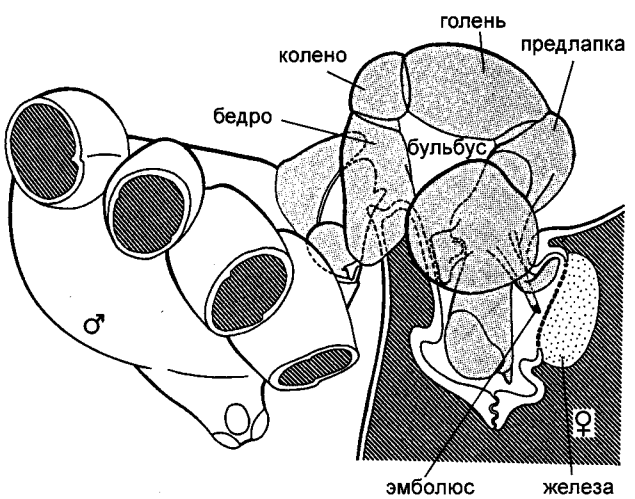
http://jurassic.ru/

Размножение и развитие

Мужские и женские гениталии часто имеют сложное, но взаимосвязанное строение, подобно ключу и замку. При переносе семени эмболюс вводится в копулятивное отверстие самки и изливает сперму в семяприёмник (илл. 653, 655). Обычно после этого эмболюс с противоположной стороны производит те же действия с другим копулятивным отверстием. Сперматозоиды могут храниться в семяприёмниках на протяжении недель и месяцев. При откладывании яиц через оплодотворительные протоки они попадают в генитальный атриум, где и происходит оплодотворение яйцеклеток.

Мужские копулятивные органы не имеют никакой связи с семенниками, и перед спариванием они должны быть наполнены спермой. Самец сплетает треугольную **сперматическую сеточку**, на которую выводит каплю спермы. Затем эмболюсы обоих копулятивных органов поочерёдно окунаются в эту каплю, всасывая (капиллярно ?) семенную жидкость.

При **брачной игре** пауки барабанят по сети (например *Tegenaria*, Agelenidae) или дергают за определённые нити (например, крестовики, Araneidae), многие стрекочут при этом. Salticidae и многие Lycosidae пользуются зрительными сигналами (машут педипальпами или ногами) или издают вибрирующие звуки, барабаня по субстрату (например, *Pardosa*, *Hygrolycosa*, Lycosidae). Взрослые и предвзрослые самцы многих пауков больше не строят ловчие сети, а собираются в сетях самок, привлекаемые (у *Araneus*) летучими половыми аттрактантами. Самцы же некоторых Lycosidae следуют к рецептивной самке по её страховочной нити.



Илл. 655. *Pholcus phalangioides* (Pholcidae) при спаривании: схема соединения гениталий.

Пауки висят на сети вниз головой, самец одновременно вводит оба копулятивных аппарата. У этого вида на лапке педипальп имеется сильно склеротизированный отросток — прокурсор. Он вводится в единственное женское половое отверстие вместе с эмболюсом. Женский генитальный атриум снабжён объёмистой железой, вблизи от которой в него попадают сперматозоиды. Из Uhl, Huber и Rose (1995).

Яйца богаты желтком, **дробление** поверхностное. Они всегда оплетены коконом, который самка прикрепляет, прячет и охраняет (например, Pholcidae) или же носит с собой (Lycosidae, Pisauridae). Кокон служит защитой для первых стадий — пренимф I и II, иногда называемых «личинками». У Lycosidae первые нимфы остаются на теле матери, а у некоторых видов *Theridion* (Theridiidae), *Stegodyphus* (Eresidae) и *Coelotes* (Agelenidae) нимфы и на более поздних стадиях находятся в материнской сети, питаясь разжиженным пищевым соком или той добычей, которую убивает мать.

Число линек может варьировать. Лишь у Mygalomorphae самки линяют регулярно до достижения половой зрелости. Живут пауки долго (в неволе — до 10 лет). Продолжительность жизни и циклы размножения многих Labidognatha приспособлены к смене времён года. Зимовать могут яйца, нимфы или взрослые особи, которые умирают после одной или нескольких яйцекладок.

Систематика

Пауки известны с девона, а современные пауки, строящие круговые сети, жили ещё в мелу и в юре. Приблизительно 34 000 современных видов принадлежат к 105 семействам. Среди Araneae представлена мозаика структур, которые можно трактовать как плезиоморфии или как апоморфии. На их основании можно попытаться разделить пауков на следующие группы:

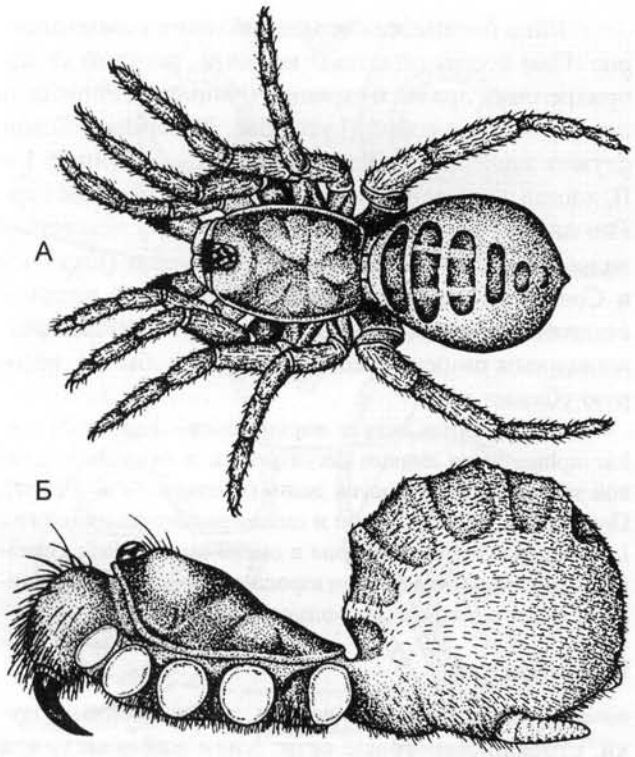
(1) По положению паутинных бородавок различают Mesothelae и Opisthothelae, (2) по расположению хелицер — Orthognatha и Labidognatha, (3) по строению гениталий — Haplogynae и Entelegynae и (4) по наличию или отсутствию крибеллюма — Cribellatae и Ecribellatae.

Поскольку ортогнатные и лабидогнатные хелицеры, а также гаплогинные и энтелегинные гениталии имеются как у крибеллятных, так и у экрибеллятных пауков, можно заключить, что некоторые из этих структур развивались конвергентно. Из-за этого имеет место несколько пар семейств и подсемейств, в которых одно или несколько семейств крибеллятные, остальные экрибеллятные. В настоящее время принято считать, что крибеллюм представляет собой аутоапоморфию ствола ветви Araneomorphae, и что он многократно редуцировался. В основу принятой здесь филогенетической системы, представленной в упрощённом виде (илл. 662), положена работа Coddington и Levi (1991).

3.2.4.1. Mesothelae, Членистобрюхие пауки

Сегментированное тело с тергитами и стернитами; паутинные бородавки многочленистые, вынесены вперёд; хелицеры плагиогнатные. Около 40 видов.

http://Jurassic.ru/



Илл. 656. *Liphistius malayanus* (Mesothelae).
А — вид со спины. Б — вид сбоку, проксимальные конечности вплоть до хелицер удалены. На опистосоме показаны сегментированные тергиты и паутинные бородавки, вынесенные далеко вперёд. По Millot (1949).

Liphistius spp. (илл. 656), распространены в Юго-Восточной Азии (от Бирмы до Суматры), живут в земляных норках, закрывающихся опускающимися люками, от которых отходят сигнальные нити. — *Heptathela* spp., 20 мм в длину, распространены в Китае, Японии и Вьетнаме. Жилые норки без сигнальных нитей.

3.2.4.2. Opisthothelae

Паутинные бородавки расположены на конце тела. Тергиты и стерниты утрачены.

Mygalomorphae (Orthognatha)

Полное отсутствие передних срединных и редукция (иногда отсутствие) передних боковых паутинных бородавок является аутапоморфией группы. Около 2 200 видов в 15 семействах.

Cteniza sauvagei, сем. люковые пауки (Ctenizidae), 25 мм длиной. Самки живут в норках, которые могут закрывать крышечками, незаметными на фоне окружения. Италия; другие виды в южной Франции и Испании. — *Atrax robustus* (Dipluridae). Один из самых ядовитых пауков Австралии; укус может быть смертелен для ребёнка и даже для взрослого. — *Theraphosa leblondi*, паук-птицеяд (Theraphosidae = Avicullariidae) (илл. 657), крупнейший вид пауков (размер 90 мм), обитает в дождевых лесах Амазонии, пищей могут служить и мелкие позвоночные. Укусы большинства Theraphosidae не опасны для человека. Тело густо покрыто волосками, среди которых — жгучие волоски с выраженным местом излома и обратными крючьями на обоих концах. Паук чистит эти волоски при помощи задних ходильных ног. При вдыхании они вызывают жжение на коже и тяжёлые раздражения. — **Atypus affinis* (Atypidae), паук-землекоп, 14 мм в длину, один из трёх видов мигаломорфных пауков фауны Германии. Самки строят чулковидные трубки, закрытые с обоих концов, верхняя треть которых распластана по почве. Насекомых, которые попадают на этот участок, затаскивают в трубку сквозь паутину. Живут на хорошо дренированных почвах, обычно на склонах. Вид распространён в Центральной и Южной Европе.

Araneomorphae

32 000 видов в 90 семействах. Важнейшая аутапоморфия — наличие крибеллюма.

Palaeocribellatae

Девять видов. Крибеллятные пауки с архаичными признаками: ортогнатными хелицерами, пятью тергитами на опистосоме, двумя парами лёгких.

Hypochilus thorelli (Hypochilidae), 15 мм; строят объёмные сети по выступам скал над ручьями; своими длинными ногами напоминают пауков-фольцид (*Pholcus*), при опасности раскачиваются в сети. Северная Америка.

Neocribellatae (Labidognatha)

Сюда относятся все остальные пауки. Хелицеры лабидогнатные.

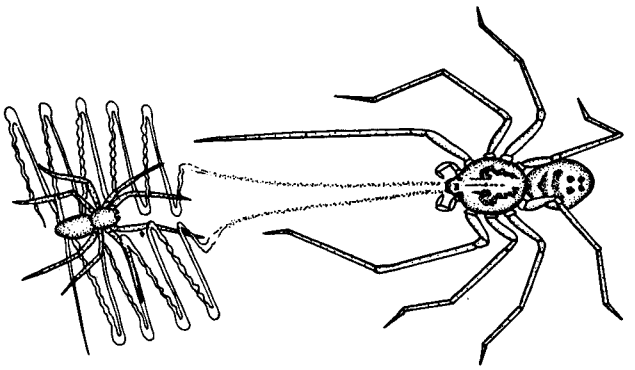
Haplogynae — 17 семейств. Хотя название группы дано по плезиоморфному признаку, группа имеет ряд синапоморфий, важнейшие из которых — вторично упрощённый бульбус в мужском копулятивном органе и хелицеры, сросшиеся в основании. Крибеллятные Filistatidae считаются сестринской группой по отношению к остальным 16 экрибеллятным семействам.

**Dysdera crocata* (Dysderidae), шестиглазый паук, длина 15 мм, продолговатый, окраска красноватая, активен ночью. Длинные хелицеры используются для поедания мокриц. Сеть не строит, однако жилые камеры между



Илл. 657. *Theraphosa leblondi* (Mygalomorphae), птицеяд, самец.
Оригинал P. Weygoldt, Фрейбург.

http://jurassic.ru/



Илл. 658. Ловля добычи пауком-плевакой *Scytodes thoracica* (Scytodidae).
Длина около 6 мм. Ядовитые железы у этого вида состоят из двух отделов; один из них продуцирует яд, а другой — клейкий секрет, который хелицерами выбрызгивается в жертву, прикрепляя её к субстрату. По Foelix (1979).

камнями оплетает паутиной. Распространён в Северном полушарии. — **Pholcus phalangioides* (Pholcidae), длина 10 мм. Длинными ногами похож на сенокосца. Висит на сетях неправильной формы, в Германии — обычно в домах. Потревоженный паук дёргается и раскачивается кругами. Добыча удерживается клейким секретом. Распространение космополитическое. — *Sicarius* sp. (Sicaridae), песчаный паук — *Loxosceles rufescens* (Loxoscelidae), длина 9 мм, незаметный, коричневый, с шестью глазами и плоской сетью неправильной формы, распространён в южной Европе. Укус американского паука-отшельника *L. reclusa* из-за цитотоксичного яда вызывает опасный некроз кожи, который разрастается на протяжении недели, и может привести к осложнениям на печени и почках. — **Scytodes thoracica* (Scytodidae), паук-плевака, длина 6 мм (илл. 658). Нежный паук с необычно толстой просомой и шестью глазами. Примерно половина (ядовитых) желёз хелицер продуцирует клейкий секрет, который может выпрыскиваться в пробегающее насекомое и приклеивать его к субстрату. Распространён в Европе.

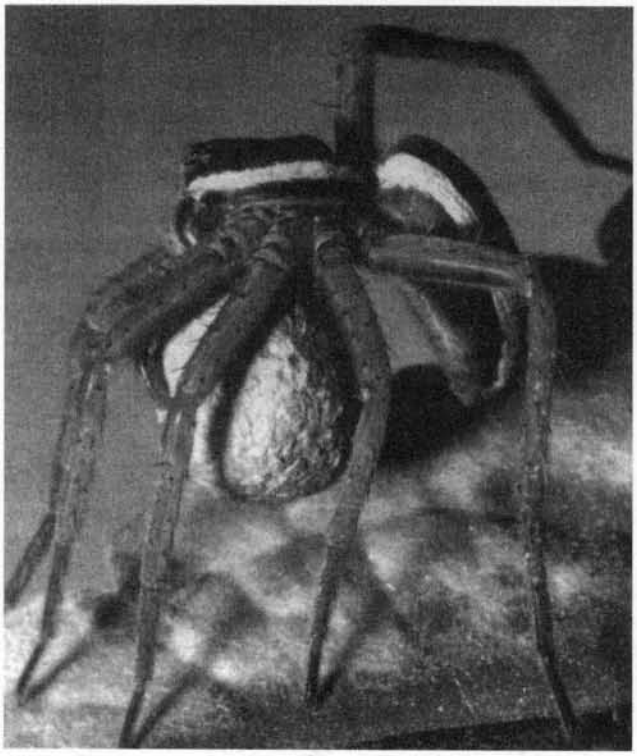
Entelegynae — включают все остальные таксоны (около 70 семейств). Важнейшая аутапоморфия — энтелегинные гениталии (эпигина и парные копулятивные отверстия, не используемые для откладывания яиц).

**Eresus niger* (Eresidae). Самцы 14 мм в длину, окраска чёрная, но брюшко красное и блестящее, с четырьмя чёрными пятнами. Самки 20 мм в длину, густо-чёрные, всю жизнь проводят в трубках под камнями, от которых отходят сигнальные нити из крибеллятных волокон. Имеет место забота о потомстве: молодь вскармливается разжиженной пищей. Распространён в Средиземноморье, а в Германии редок. Некоторые виды *Stegodyphus*, обитающие в тропиках и субтропиках Старого Света, ведут социальный образ жизни: многочисленные особи держатся в гигантской паутине из крибеллятных нитей и совместно одолевают крупную жертву. — **Argyroneta aquatica* (Argyronetidae), паук-серебрянка. Длина 17 мм, крибеллюма нет, единственный истинно водный паук, строит под водой колоколовидную сеть, наполняемую воздухом. Укус очень болезненный. Распространён в Евразии. — **Cheiracanthium punctorium* (Clubionidae), длина 14 мм, крибеллюма нет. Зеленоватые пауки, день проводят в паутинных мешочках на верхушках злаков и других луговых растений. Укус его сильных хелицер вызывает сильную боль, не прекращающуюся несколько дней, и также может вести к тошноте, рвоте и коллапсу кровообращения. — **Salticus scenicus* (Salticidae), паук-скакунчик, длина 7 мм, тёмный со светлыми поперечными полосками. Дневной хищник (как и все скакунчики), ловит свою добычу в прыжке. Срединные глаза сильно увеличены и специализированы. К семейству принадлежат многочисленные роды с видами, имеющими иногда яркую пёструю окраску; распространены всесветно. — **Myrmarachne formicaria*, имитирует муравья.

Clubionidae, Thomisidae и Salticidae принадлежат к **Dionycha** (характеризуются наличием лишь 2 коготков на ногах).

**Misumena vatia* (Thomisidae), паук-бокоход, длина 11 мм. Две передние пары ходильных ног значительно сильнее задних; они преобразованы в ловчие ноги. Охотятся, сидя в засаде на цветках, к окраске которых они могут приспосабливаться, медленно меняя цвет, становясь, например, белыми или светло-фиолетовыми. Обладая сильным ядом, могут охотиться на крупных насекомых, таких как пчёлы и бабочки. — **Amaurobius fenestralis* (Amaurobiidae), длина 9 мм. Тёмный паук, плетущий в трещинах стен (например на окнах) и под камнями сети из крибеллятной паутины с голубоватым отливом. Распространён в Европе. — **Agelena labyrinthica* (Agelenidae), длина 12 мм. В щелях или трещинах строит плоские сети с воронковидным убежищем. — *Agelena consociata* постоянно ведёт социальный образ жизни: эти пауки строят огромные общие сети и кооперируются при ловле добычи. Живут в Африке. — **Tegenaria domestica*, домовой паук, длина 12 мм, живёт в домах, погребах и амбарах. Распространён всесветно. — **Coelotes atropos*, длина 13 мм, живут в лесах под камнями. Полусоциальный вид: самки живут вместе со своими потомками и позволяют им принимать участие в трапезе. — *Phoneutria fera* (Ctenidae), длина 40 мм. Агрессивный паук, напоминающий пауков-волков. Один из самых ядовитых пауков Южной Америки: его нейротоксин действует на центральную и периферическую нервную систему. Смерть наступает через два–три часа от остановки дыхания. Иногда завозится вместе с бананами. — **Pisaura mirabilis* (Pisauridae), пизаура удивительная, паук-охотник, длина 15 мм, элегантный паук с рисунком на опистосоме, напоминающим дубовый лист, живёт на лугах и в кустарнике. Как и у каёмчатого охотника **Dolomedes fimbriatus* (илл. 659), самки носят коконы с яйцами с помощью хелицер. *D. fimbriatus* обитает на опушках леса по берегам водоёмов, ловит насекомых, падающих на воду, при опасности ныряет. Родственные американские виды ловят добычу (например, мелких рыбок) под водой. — **Pardosa lugubris* (Lycosidae), паук-волк, длина 6 мм. Живёт в листовом опаде по опушкам лесов, свободный охотник. Как и у других Lycosidae, самки носят яйцевые коконы на паутинных бородавках. — *Lycosa narbonensis*, тарантул, 27 мм в длину, встречается в южной Франции и Италии, живёт в земляных норках. —

http://jurassic.ru/

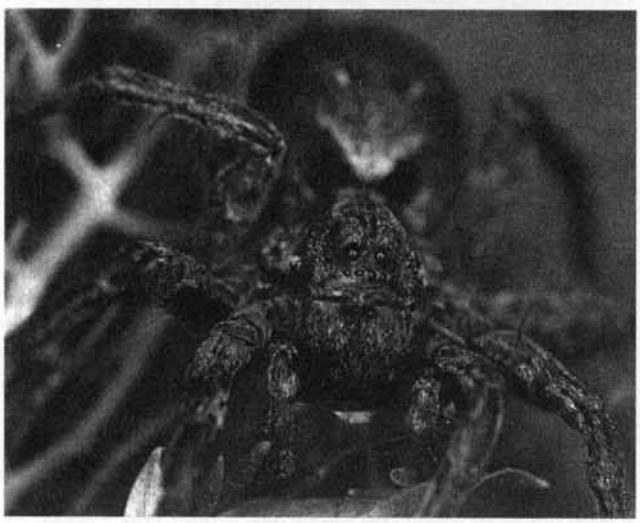


Илл. 659. *Dolomedes fimbriatus* (Pisauridae).
Длина около 22 мм, с яйцевым коконом. Оригинал R.F. Foelix, Аарау.

**Aulonia albimana*, длина 4,5 мм, строит густую ловчую сеть на почве. — **Pirata piraticus*, встречается на водоёмах возле уреза воды, при опасности ныряет.

Следующие таксоны принадлежат к **Orbiculariae**, включающих в себя треть видового состава пауков. Их синапоморфией служит круговая форма сети, которая, правда, может многократно конвергентно возникать и редуцироваться.

Deinopis spinosus (Deinopidae), длина 20 мм, форма тела продолговатая. День проводит на ветвях в покое, подобно пауку-тенетнику *Tetragnatha*, вечером же строит маленькую четырёх- или шестиугольную сеть; паук длинными ногами II и III пар удерживает ловчие нити, покрытые крибеллятными волокнами, а висит на IV паре ног. — **Uloborus walckenaerius* (Uloboridae), длина 8 мм. Строит горизонтальные круговые сети, ловчие нити с крибеллятными волокнами. Распространён в Европе, в тропиках встречаются также социальные виды этого рода. — **Araneus diadematus* (Araneidae) (илл. 661), паук-крестовик, длина 18 мм. Строит общеизвестные вертикальные круговые сети с клейкими каплями на нитях, которые через 1–4 дня разрушаются и съедаются им. К Araneidae принадлежат также аргиопа Брюнниха (паук-оса) **Argiope bruennichi* и пауки-болеадоры. — **Linyphia triangularis* (Linyphiidae), сетепряд, длина 6 мм. Строят плоские крышеобразные сети с переплетением из сигнальных нитей над ними, живут среди растений. К Linyphiidae относятся также многочисленные виды карликовых пауков Micryphantinae; самцы некоторых из них имеют замечательные железистые отростки на голове, которые откусывают самки во время спаривания. — **Theridion sisyphium* (Theridiidae), длина 5 мм. Обычно живёт под листьями, строит сеть неправильной формы с клейкими нитями и маленьким балдахином, под которым паук подстерегает свою жертву. Полусоциальный вид: кормит молодь разжиженной пищей. — *Latrodectes mactans*, «чёрная вдова», или каракурт (илл. 654), длина 15 мм, чёрный паук с красным пятном на теле, напоминающим песочные часы (у некоторых подвидов есть дополнительные красные пятна). Из-за сильного нейротоксина укус может приводить к тяжёлым, иногда фатальным отравлениям. Распространён в средиземноморских странах, Северной и Южной Америке. Живёт под досками, в сплавной древесине на дюнах, в сараях и амбарах. — *Tetragnatha extensa* (Tetragnathidae), паук-тенетник, длина 15 мм. Днём сидит на стеблях растений, вытянув две пары ног вперёд, две другие — назад. По вечерам (обычно вблизи водоёмов) строит лёгкие круговые сети, которые часто поедаются им к следующему утру. Вероятно, к Tetragnathidae принадлежат также крупные тропические пауки *Nephila*, образующие чрезвычайно прочное паутинное волокно (на Соломоновых островах его используют для рыбной ловли).

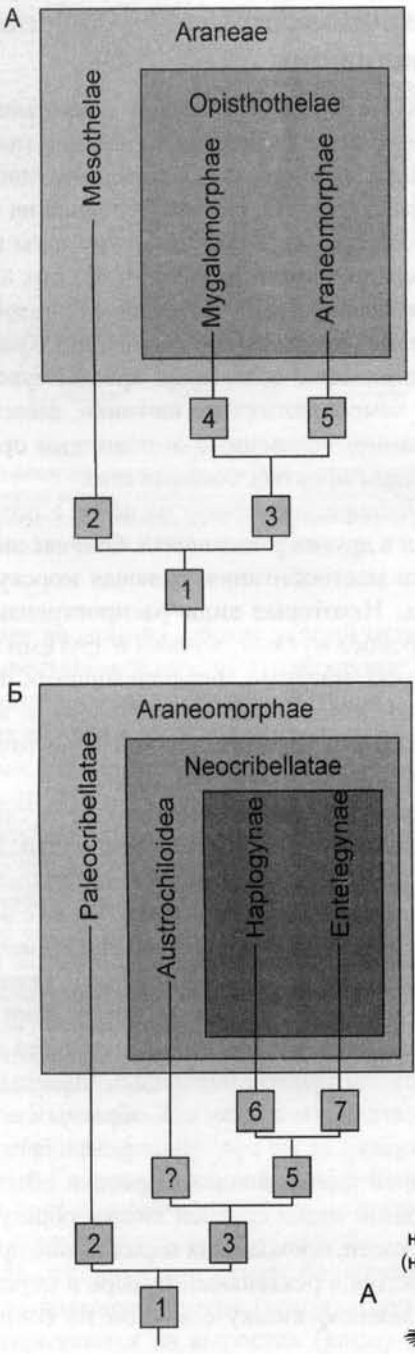


Илл. 660. *Alopecosa inquilina* (Lycosidae), самка.
Северный Тироль, высота 1600 м над уровнем моря Оригинал B. Knoflach, Инсбрук.



Илл. 661. Крестовик *Araneus diadematus* (Araneidae).
Оригинал R.F. Foelix, Аарау.

http://jurassic.ru/

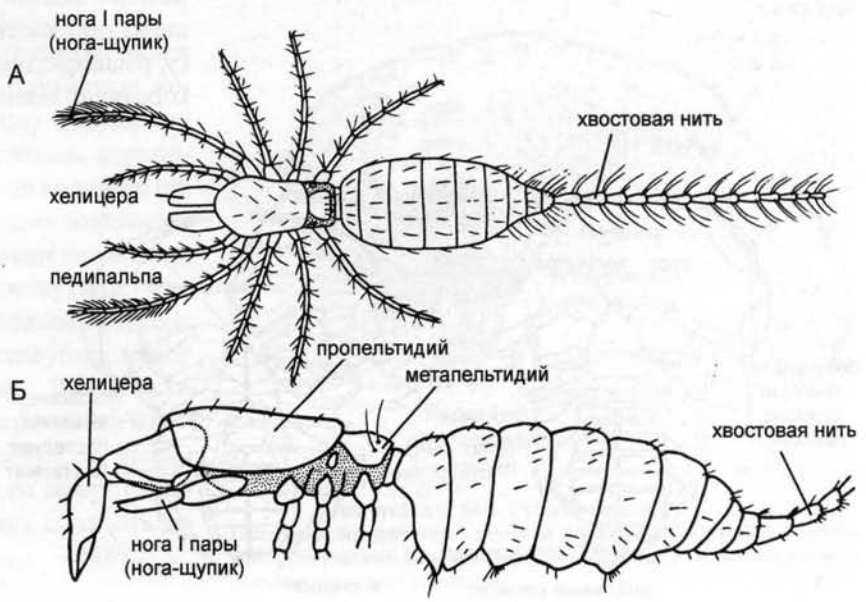


Илл. 662. Родственные связи между группами Araneae.
А — родственные связи трёх крупных субтаксонов. Апоморфии: [1] Паутинные железы в опистосоме; на IV и V опистосомных сегментах паутинные бородавки, гомологи конечностей; ядовитые железы в хелицерах; копулятивные органы на педипальпах самца. [2] Коксы IV с постеромедианной ямкой; дорсальные трихоботрии дистальных члеников ног с противоположно направленными пластинками вокруг отверстия ямки; боковые паутинные бородавки вторично расчленены. [3] Паутинные бородавки смещены на конец тела. [4] Передние срединные паутинные бородавки полностью утрачены; передние боковые паутинные бородавки мелкие или также редуцированы. [5] Передние срединные паутинные бородавки преобразованы в крибеллюм. Б — разделение Araneomorphae на подгруппы. Апоморфии: [1] Преобразование передних паутинных бородавок в крибеллюм. [2] Выросты кишки достигают основания хелицер; впячивания на медианной поверхности хелицер. [3] Лабидогнатное положение хелицер. [4] ?. [5] Преобразование задних лёгочных мешков в трахеи. [6] Хелицеры сращены в основании. [7] Женские гениталии энтелегинные. По Coddington и Levi (1991), с упрощениями.

3.2.5. **Palpigradi**, Кенении, или Щупальцеходные

Около 60 видов крошечных (2–3 мм) безглазых и непигментированных животных с хвостовой нитью, напоминающих по габитусу телифонов (илл. 663, 664). Общий спинной щит просомы разделён на про-, мезо- и метапельтидий. Педипальпы по строению похожи на ноги и также участвуют в ходьбе. Ходильные ноги I пары удлинены и служат как щупики. Добыча (мелкие коллемболы) схватывается крупными трёхчлениковыми хелицерами и удерживается прямо возле рта. Преддверие рта отсутствует.

Лёгкие и трахеи отсутствуют. Органами дыхания считаются выпячивающиеся мешочки на вентральной стороне IV–VI сегментов опистосомы, но, вероятно, их функция состоит также в снабжении организма водой. Сердце с четырьмя парами остий. Коксальные железы расположены на III сегменте просомы. Сперматозоиды безжгутиковые и сильно



Илл. 663. Palpigradi. *Eukoenenia mirabilis*.
А — вид со спинной стороны. Б — вид сбоку. По данным разных авторов.

http://jurassic.ru/



Илл. 664. Palpigradi. *Eukoenenia* sp.
Длина 2 мм. Из Weygoldt (1972).

модифицированы. Размножение, развитие и число линек у нимф не изучены; редкая встречаемость самцов у некоторых видов указывает на партеногенез.

Систематика

Архаичные признаки, такие как трёхчлениковые хелицеры и наличие хвостовой нити, указывают на то, что безлёгочные кенении ответвились от общего ствола Lipoctena ещё до отделения от него Megoperculata. С этой точки зрения Palpigradi представляют собой сестринскую группу всех безлёгочных арахнид (альтернативное мнение — см. илл. 613).

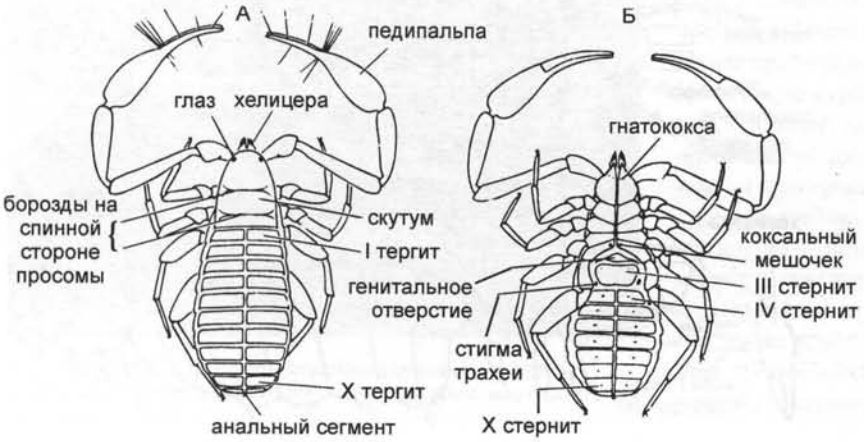
**Eukoenenia mirabilis* (Eukoeneniidae), кенения удивительная, длина 2 мм. Обитает в просветах между частицами почвы и под камнями в Южной Европе до Австрии. Другие виды распространены в тропиках и субтропиках, а в Центральной Европе встречаются в оранжереях. Некоторые виды живут между частицами грунта на морских берегах.

3.2.6. **Pseudoscorpiones** (Chelonethi), Ложноскорпионы

Более 3 000 видов мелких (1–7 мм) животных, напоминающих по габитусу скорпионов (илл. 665) из-за крупных педипальп с клешнями. Опистосома у них, однако, цельная, а не разделённая на мезо- и метасому. Во время движения педипальпы вытягиваются вперёд и служат щупиками. На них находятся такие важные органы чувств, как 12 трихоботрий, расположение которых видоспецифично. Кроме них, у ложноскорпионов есть такие органы чувств, как механо- и хеморецепторные щетинки, щелевидные органы, немногочисленные лировидные органы и одна–две пары простых боковых глаз.

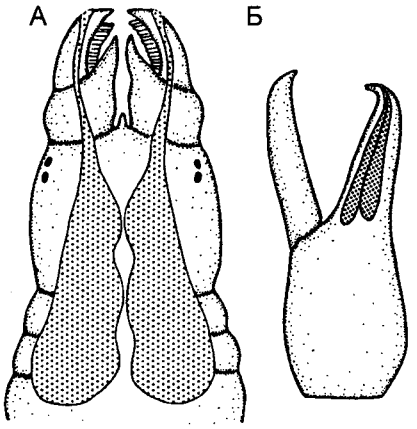
Ложноскорпионы живут на почве в подстилке, под корой и в других узких щелях. Они населяют все сухопутные местообитания, включая морскую супралитораль. Некоторые виды распространяются за счёт их переноса мухами, жуками и другими насекомыми, а также мелкими млекопитающими. Некоторые виды сожительствуют с тропическими жуками, под надкрыльями которых они могут не только переноситься, но и спариваться.

Добыча — мелкие членистоногие — схватывается и умерщвляется клешнями педипальп. На концах одной или обеих створок клешней открываются каналы **ядовитых желёз** (илл. 666). Виды с большими хелицерами (Chthoniidae, Neobisiidae) мацерируют свою пищу, виды же с маленькими хелицерами (Chernetidae, Cheliferidae) лишь прогрызают отверстие и высасывают жертву. Преддверие рта образовано выростами тазиков педипальп. Маленький рот ведёт в сосательную глотку с Х-образным внутренним просветом и далее в узкий пищевод. В передний отдел средней кишки впадают протоки объёмистой печени. Задний отдел средней кишки образует петлю из трёх колен, проходящих параллельно друг другу, расширяется в ректальный пузырь и переходит в короткую заднюю кишку с анусом на конце тела.

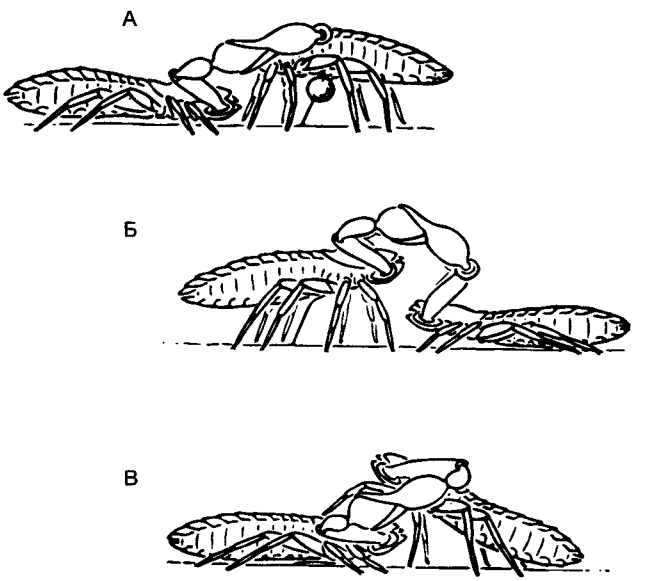


Илл. 665. *Chelifer cancroides* (Pseudoscorpiones). Внешнее строение. А — вид со спинной стороны. Б — вид с брюшной стороны. По Beier из Weygoldt (1969).

http://jurassic.ru/



Илл. 666. Pseudoscorpiones. Железы.
А — паутинные железы у *Neobisium simoni* открываются на хелицерах, но тянутся назад до опистосомы. Б — ядовитые железы у *Neobisium flexifemorartum* расположены в неподвижном членике клешни педипальпы. По Vachon (1949) с изменениями.



Илл. 667. Pseudoscorpiones. Спаривание *Chernes cimicoides*.
А — самец (справа) откладывает сперматофор. Б — самец тянет самку над сперматофором. В — самка трётся брюшной стороной о субстрат, чтобы удалить пустой семенной пакет. Из Weygoldt (1966).

Органами выделения служат задний отдел средней кишки, ректальный пузырь и коксальные железы на V сегменте просомы. Органы дыхания — две пары простых пучковидных или ситовидных трахей со стигмами, расположенными по бокам брюшной стороны на III и IV сегментах опистосомы. Сердце имеет до четырёх пар остий; кровообращение упрощённое, что характерно для безлёгочных арахнид.

Перенос упакованных и инцистированных сперматозоидов осуществляется при помощи снабжённых стебельком сперматофоров, которые откладываются на субстрат. Самцы некоторых видов продуцируют простые сперматофоры независимо от наличия самки. Другие виды совершают брачный ритуал, движения которого напоминают танец скорпионов (илл. 667). При этом Cheliferidae пользуются органами, создающими запах; они находятся на «рогообразных органах», выступающих из генитального атриума. Сперматофоры, имеющие очень разнообразный вид, опорожняются в результате процесса разбухания или при нажатии на специальную «рукоятку».

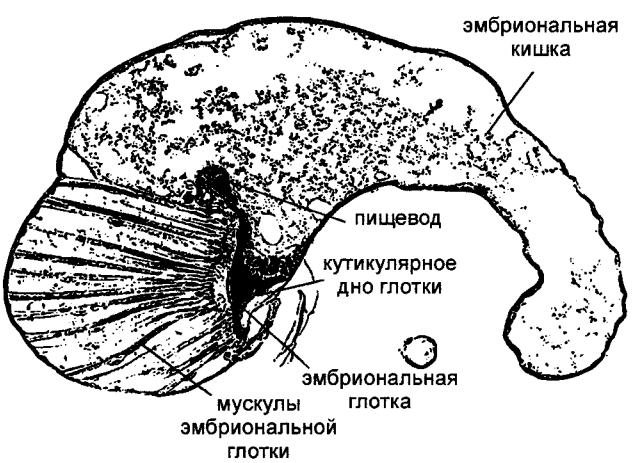
Для откладки яиц самки большинства видов плетут выводковую камеру (кокон). Паутинные железы открываются на выростах (galae) подвижных члеников хелицер. Яйца, бедные желтком, переносятся в секретируемых мешочках возле полового отверстия. Самка выделяет питательную жидкость, образующуюся в яичнике; её потребляют зародыши, имеющие сложную эмбриональную глотку (илл. 668), у некоторых видов — в течение нескольких секунд.

После трёх стадий свободноживущих нимф животные становятся половозрелыми. Для линьки нимфы некоторых видов делают специальные коконы (паутинные железы у них в хелицерах, см. выше) и впадают в оцепенение. Многие виды живут около одного года, *Chelifer cancroides* может доживать до трёх лет.

Систематика

Ложноскорпионы — сестринская группа сольпуг. Их клешневидные педипальпы и расчленение ног (например, отсутствие колена) сходны с таковыми у настоящих скорпионов вплоть до деталей. Против тесного родства ложноскорпионов и скорпионов говорят, однако, совершенно различное внутреннее строение, а также некоторые другие признаки.

**Chthonius tetrachelatus* (Chthoniidae), длина 2,5 мм, окраска жёлто-коричневая, тонкие педипальпы и крупные хелицеры, спинная часть просомы расширяется вперёд, две пары глаз. Потревоженный ложноскорпион очень быстро убегает задом наперёд. Протонимфы остаются в выводко-



Илл. 668. Pseudoscorpiones.
Продольный разрез через зародыш *Dactylochelifer latreillei* с эмбриональной глоткой. Пищевод ведёт в эмбриональную кишку, которая целиком заполняет зародыша.

https://jurassic.ru/

вой камере и кормятся питательной жидкостью, которой их снабжает мать. Обитают в опавшей листве широколиственных лесов или под камнями. — **Neobisium muscorum* (Neobisiidae), длина 4 мм, блестящий буровато-чёрный ложноскорпион, живёт в подстилке лесов (в Германии). Хелицеры крупные, боковые края просомы параллельны между собой, две пары глаз. — *N. maritimum* обитает на морской литорали. — *Garypus beauvoisi* (Garypidae), длина до 7 мм, хелицеры мелкие. Обитает на супралиторали Средиземного моря. — **Cheiridium museorum* (Cheiridiidae), длина 1 мм, одна пара глаз, живёт в сараях и гнёздах воробьёв. — **Lasiochernes pilosus* (Chernetidae), длина 4 мм, глаз нет. Обитает в норах кротов и полёвок, расселяется, прикрепляясь к шерсти хозяина. — **Chernes cimicoides*, длина 3 мм, живёт под корой деревьев. — **Chelifer cancroides* (Cheliferidae), книжный ложноскорпион, длина 4–5 мм, распространён всесветно, живёт в постройках человека, в ульях и под корой.

3.2.7. **Solifugae** (Solpugida), Сольпуги

Около 900 видов сольпуг, длина которых варьирует от 10 до 70 мм, живут в основном в засушливых областях, пустынях и степях. В облике этих паукообразных примечательны очень крупные двучлениковые хелицеры, подвижная просома с пропельтидием и двумя–тремя пряжковидными склеритами, а также цилиндрическая опистосома с мягкими покровами и одиннадцатью мелкими тергитами (илл. 669).



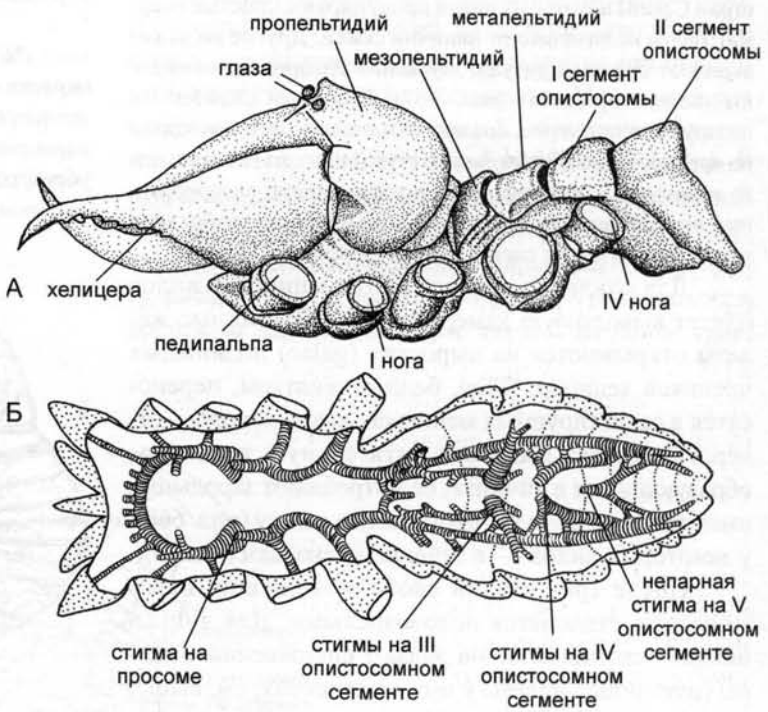
Илл. 669. *Galeodes* sp. (Solifugae). Длина около 40 мм. Оригинал P. Weygoldt, Фрейбург.

Сольпуги подолгу и быстро бегают на трёх задних парах ходильных ног; ноги I пары развиты слабее и служат щупиками. На отвесных гладких поверхностях используются педипальпы, на которых терминально расположен клейкий орган. Благодаря нему животные могут передвигаться, находясь в подвешенном состоянии. Все виды хорошо копают, используя при этом также и сильные хелицеры.

Органами чувств служат срединные глаза на пропельтидии, одна–две пары уменьшенных боковых глаз, а также длинные осязательные щетинки на ногах и педипальпах, погружённые чувствительные щетинки (sensilla ampullacea) и по пять крупных молотовидных органов (**malleoli, маллеолы, привески**) на вентральной стороне проксимального членика последней пары ходильных ног с многочисленными (до 72 000) сенсорными нервными окончаниями; вероятно, они используются как хеморецепторы.

При опасности сольпуга поднимает переднюю часть просомы, угрожая большими хелицерами. Некоторые виды при этом стрекочут, потирая хелицеры друг о друга.

Многие виды — крупные подвижные хищники, часть из них активны днём. Добычей сольпугам служат крупные членистоногие и мелкие позвоночные. Жертва, схваченная педипальпами, быстро измельчается и мацерируется на хелицерах. Ядовитых желёз нет. Рот расположен на роструме между верхней и нижней губой; преддверие рта отсутствует. Органами выделения служат одна пара мальпигиевых трубочек, а также нефроциты и коксальные железы, каналы которых открываются позади тазиков педипальп. Для дыхания служит система трахей, уникальная для арахнид и сходная с таковой у насекомых (илл. 670). Парные стигмы между III и IV пара-



Илл. 670. Solifugae.
А — передний конец тела *Galeodes graecus*, вид сбоку. Педипальпы и ноги удалены. Б — схема трахейной системы. По Kaestner (1932).

http://jurassic.ru/

ми ног на просоме и, как и у ложноскорпионов, на III и IV (а также непарная стигма на пятом) сегментах опистосомы ведут в крупные, связанные друг с другом парные продольные стволы, от которых тянутся боковые ветви к органам и конечностям. Сольпуги — это единственные паукообразные, которые могут совершать дыхательные движения. Просома отделена диафрагмой от опистосомы (как у скорпионов). Мезодермальный эндоскелет отсутствует; его задачу выполняет его эктодермальный аналог, развивающийся из аподем. Центральная нервная система лишь частично сконцентрирована в просоме; опистосомный ганглий обслуживает шесть задних сегментов опистосомы.

Самцы многих видов обладают крупной, бросающейся в глаза щетинкой (flagellum) на хелицерах. После короткого энергичного брачного ритуала, при котором самец хватает самку хелицерами и потираёт её о свою генитальную область, атипичные безжгутиковые сперматозоиды упаковываются в шарики и переносятся в женское половое отверстие либо непосредственно (*Eremobates durangonus*), либо с помощью хелицер (*Othoes saharae*). Яйца откладываются в специально выкопанные подземные камеры и охраняются самкой. Число стадий нимф велико и варьирует у разных видов.

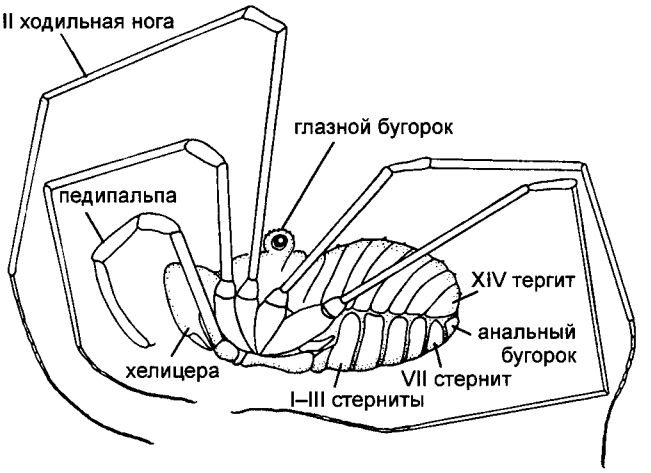
Gluvia dorsalis (Daesiidae), длина 18 мм, встречается в Испании. — *Galeodes arabs* (Galeodidae), длина 51 мм, с очень длинными ногами, активен днём, перемещается быстро. Распространён в Африке. — *Mossamedessa abnormis* (Hexisopodidae), длина 10 мм, ноги короткие, специализированы для копания, значительную часть времени проводит под землёй. Распространён в Африке. — *Eremobates durangonus* (Eremobatidae), длина 20 мм, встречается в южных штатах США.

3.2.8. Opiliones, Сенокосцы

Наряду с широко известными длинноногими сенокосцами (илл. 671, 673) в состав этого таксона входят мелкие животные (Sironidae), похожие на клещей (илл. 674), а также плоские коротконогие виды (Trogulidae) (илл. 675). Всего насчитывается около 4 000 видов сенокосцев. Самые крупные из них — это *Trogulus torosus* (длина 22 мм) и *Mitobates stygnoides* (6 мм в длину, но ноги вытягиваются на 160 мм).

Строение

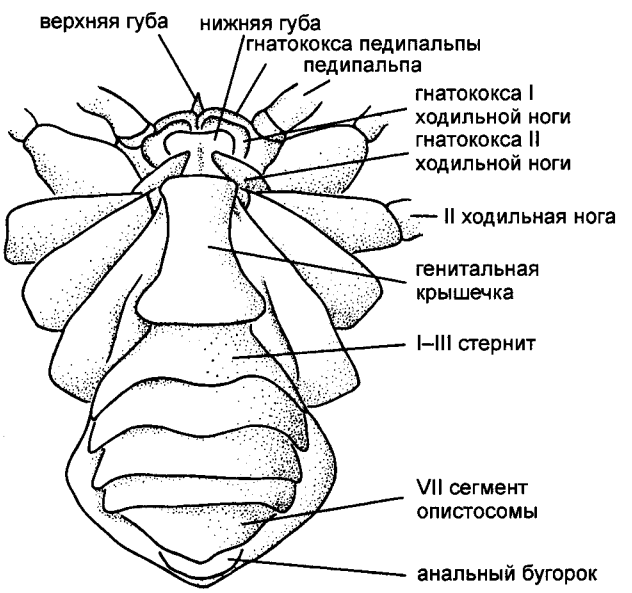
Наружная организация характеризуется слиянием про- и опистосомы в единое (обычно шаровидное) тело и, у многих видов, сильно удлинёнными ногами. На спинной стороне просомы может быть заметно две поперечных борозды. Опистосома исходно с десятью тергитами, но пять передних могут сливаться со спинной стороной просомы, образуя единый **скутум** (scutum) (илл. 671), а два последних у многих видов редуцируются.



Илл. 671. Opiliones, Cyphopalpatores.
Вид сбоку. По Roewer (1923).

Коротконогие сенокосцы (Trogulidae) **перемещаются** медленно, представители же многих длинноногих видов могут быстро бегать. Их лапки насчитывают до 50 у *Phalangium* и *Opilio* или до 100 члеников у некоторых тропических видов. Сенокосцы, обитающие в траве, могут лазать по соломинам, спирально обвивая их удлинёнными лапками. У некоторых видов ноги II пары длиннее остальных и служат как щупики; такие сенокосцы бегают поэтому на трёх парах ног.

Органами чувств служат различные сенсорные щетинки, щелевидные органы, а также одна пара хорошо развитых глаз на **глазном бугорке** (илл. 671). При опасности многие виды легко аутотомируют себе ноги, которые ещё на протяжении получаса могут шевелиться; они отламываются между тазиком и вер-



Илл. 672. *Phalangium opilio* (Opiliones, Cyphopalpatores).
Вид с брюшной стороны. Из Kaestner (1968).

http://jurassic.ru/

тлугом. Для защиты служат также **защитные железы**, протоки которых выводятся в передней части просомы. Их секрет, содержащий хинон, обладающий антибиотическим действием, выводится по каплям или распыляется в виде аэрозоля.

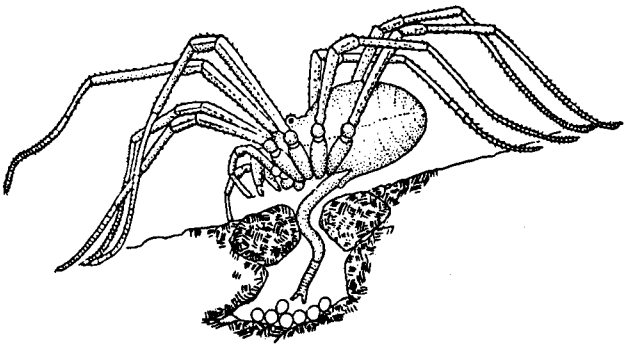
Питание сенокосцев разнообразно. Многие виды специализируются на определённой пище, другие питаются мелкими членистоногими, падалью, гнилыми плодами и (при содержании в неволе) варёным картофелем и хлебом.

Педипальпы многих сенокосцев по строению сходны с ногами, у Laniatores они образуют ловчий аппарат, проламывающий покровы жертвы. Рот сравнительно широкий, поэтому сенокосцы могут питаться мелкими частицами. Рот находится в преддверии, образованном мягкими, частично даже членистыми коксэндитами педипальп и ходильных ног I (а у Phalangioidea — также и II) пары. **Органами выделения** служит одна пара коксальных желёз, протоки которых открываются на тазиках III пары ходильных ног. Вторая пара желёз закладывается у зародышей в сегменте, несущем I пару ходильных ног. Кроме того, имеются нефроциты и периневральные органы — узловидные скопления экскреторных клеток на нервах и коннективах, тянущихся в опистосому. Органы дыхания — одна пара трахей, малозаметные стигмы которых расположены вблизи стернита III сегмента опистосомы или, как у Phalangiidae, позади последних тазиков. От них крупные разветвлённые трахеи идут в просому. Дополнительные мелкие стигмы (200–400 мкм в диаметре) на концах голеней характерны для Phalangiidae. Сердце короткое, с двумя парами остий.

У многих гонилептид (Laniatores) самцы более склеротизированы и скульптурированы, нежели самки, и имеют многочисленные шипы на задних ногах. Парные **гонады** U-образно соединены внизу, а дистальные гениталии сильно модифицированы. От заднего края полового отверстия в сторону головы продолжается крышечка, которая не гомологична генитальным крышечкам (operculum) других паукообразных. Крышечка смещает половое отверстие в промежуток между тазиками IV и III пар ходильных ног, а у Phalangioidea — сильно вперёд, прямо под нижнюю губу. Внутри генитального атриума находится длинная трубка, подвижная благодаря мускулам и телескопически выдвигаемая вперёд за счёт повышения давления крови; у самок она служит **яйцекладом** (илл. 673), у самцов — **пенисом**. Сперматозоиды атипичные безжгутиковые, лишь у Sironoidea они некоторое время имеют жгутик.

Размножение и развитие

Перенос семени осуществляется путём **прямой** копуляции. При спаривании партнёры встают головой к голове друг напротив друга, и самец вводит пенис между хелицерами самки в женское половое отверстие. Яйца откладываются в полости и щели в почве с помощью яйцеклада. У некоторых южноамериканских Gonyleptidae известна забота о потомстве — охрана яиц и нимф. Число нимфальных стадий варьирует: у *Trogulus* их шесть, у *Nemastoma* — семь. Взрослые особи больше не линяют. Многие виды живут один год, некоторые дольше (*T. nepaeformis* до трёх, а *Siro rubens* — до девяти лет).



Илл. 673. *Oligolophus tridens* (Opiliones).
Самка с яйцекладом откладывает яйца в полость в почве. Длина тела 6 мм. По Silhavy из Kaestner (1968).

Систематика

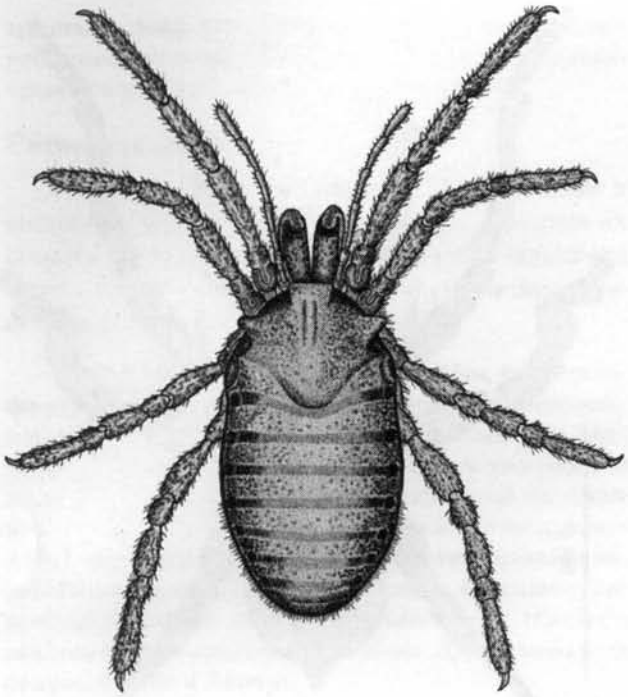
Из-за слияния отделов тела сенокосца (особенно мелкие Sironidae) напоминают клещей. Выяснение их филогенетических связей с другими паукообразными, однако, затруднено из-за того, что наряду с типичными архаичными признаками (например, трёхчленными хелицерами) у Opiliones есть ряд однозначно продвинутых черт (атипичные спермии, пенис, яйцеклад). Как и у Ricinulei, II пара ходильных ног во многих случаях служит щупиками. Шульц (Shultz) (илл. 613) считает Opiliones сестринской группой по отношению к Scorpiones и Haplocnemata (Pseudoscorpiones и Solifugae), но эта точка зрения в настоящей работе не принимается (илл. 612).

3.2.8.1. Cyphopalpatores

(Виды из этого таксона раньше подразделяли на Cyphophthalmi и Palpatores; последние, однако, представляют собой парафилетическую группу).

Siro rubens (Sironidae = Cyphophthalmi), длина 1,7 мм, похожи на клещей (илл. 674), ноги короткие. Спинная часть просомы и первые восемь тергитов срастаются в единый твёрдый скутум. Педипальпы щупальцевидные, половое отверстие неприкрытое. Распространён в Испании и южной Франции, обычно встречаются под камнями или в подстилке. Питаются коллемболами и им подобными членистоногими. При опасности ногами запускает в противника каплю защитного пачкающего секрета. Продолжительность жизни до 9 лет. Около 25 сходных видов встречаются в южной Европе и Северной Америке.

http://Jurassic.ru/

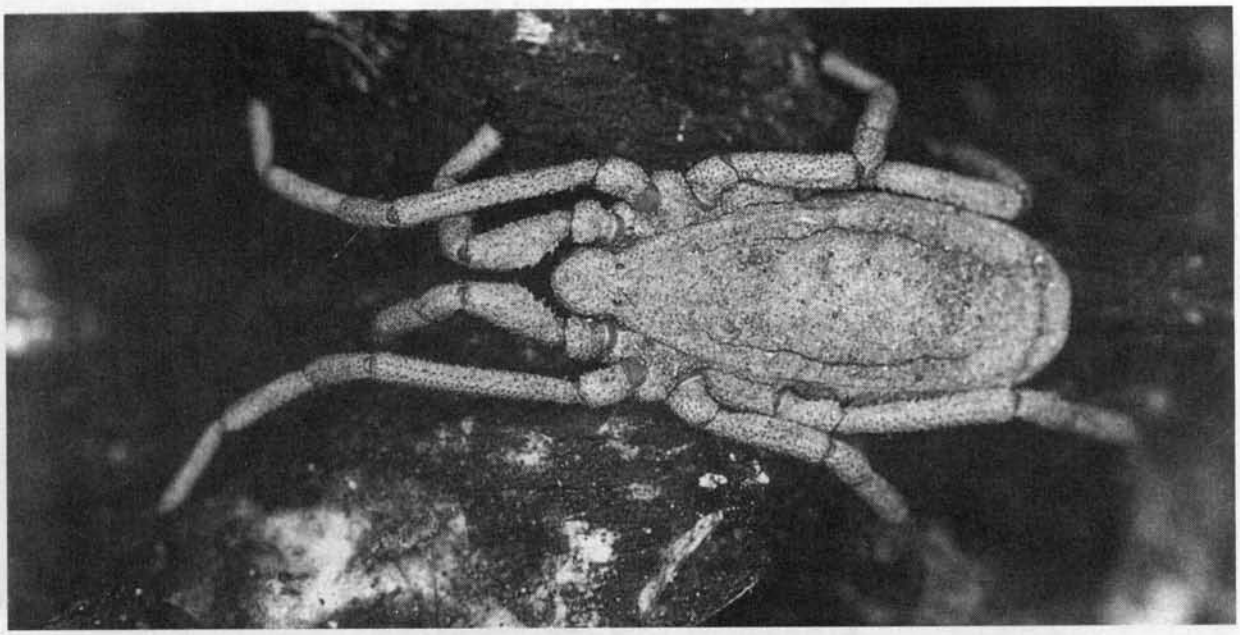


Илл. 674. *Siro duricorius* (Opiliones, Cyphopalpatores).
Длина около 1,7 мм. По Martens (1978).

**Trogulus nepaeformis* (Trogulidae, «Palpatores»), длина 10 мм (илл. 675). Тело сильно склеротизированое, уплощённое. На переднем конце просомы выступ (капюшон), прикрывающий ротовые части; спинной щит просомы срастается с пятью тергитами в единый скутум. Живут в почве, активны ночью. II пара ног функционирует в качестве щупиков. При опасности принимают характерную «позу трупа». Питаются улитками с диаметром раковины до 8 мм. Яйца откладывают в пустые раковины улиток, которые затем закупориваются специальным секретом и переносятся в укрытие. — **Paranemastoma quadripunctatum* (Nematostomatidae, «Palpatores»), длина 4,5 мм, окраска чёрная. Обитатели почвы, с умеренно удлинёнными ногами. Питаются коллемболами, которые прилипают к клейким шаровидным щетинкам на педипальпах, похожих на ноги. Яйца в студенистых коконах, прикрепляемых на нижней стороне камней. — **Ischyropsalis hellwigi* (Ischyropsalidae, «Palpatores»), длина 7 мм. Спинная часть просомы не срастается с тергитами в скутум, ноги удлинённые, хелицеры очень крупные. Питаются только улитками, которых они вытягивают из раковин при помощи хелицер. У самцов на хелицерах имеются железистые поля, секрет которых оповещает самку о готовности к спариванию. Обитает на почве в умеренно влажных прохладных лесах; другие виды встречаются в южной Европе. — **Phalangium opilio* (Phalangiidae, «Palpatores»), длина самцов до 7 мм, самок — до 9 мм. Ноги II пары достигают у самцов 54 мм в длину, у самок — до 38 мм. У самцов на хелицерах имеется дорсально направленный отросток. Живёт в садах, лесах, на лугах; на почве, но также и на деревьях и в кустарнике, проводит часть дневного времени на сухих участках. — **Opilio parietinus*, длина 7,5 мм. Живёт, главным образом, вблизи человеческих построек, в том числе и в городах. Яйца развиваются лишь весной, после того, как они подверглись действию холода. Всего около 1 000 остальных видов, некоторые из них распространены всесветно.

3.2.8.2. Laniatores

Discocyrtus prospicus (Gonyleptidae), длина 7 мм. Педипальпы устроены как хватательные конечности, ноги II пары преобразованы в сильно удлинённые щупики. Ярко



Илл. 675. *Trogulus* sp. (Opiliones, Cyphopalpatores).
Сенокосец, поедает улитку. Оригинал B. Knoflach, Инсбрук.

http://jurassic.ru/

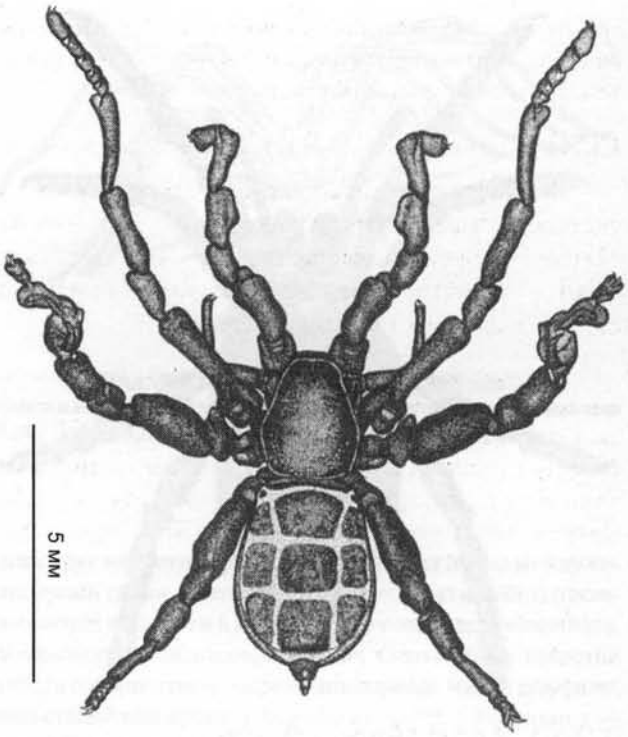
выражен половой диморфизм: самцы покрыты мощным панцирем, а тазики и шипы на ногах последней пары у них более крупные; самки поверхностно напоминают Phalangiidae. Половое отверстие прикрыто, раположено между тазиками ходильных ног IV пары. Живёт в тропических лесах Южной Америки. Многочисленные виды, некоторые из которых особенным образом скульптурированы или покрыты шипами, распространены в тропической Америке; у некоторых из них имеет место забота о потомстве.

3.2.9. Ricinulei, Рицинулеи

Около 40 мелких (до 10 мм) видов, очень сходных друг с другом и обитающих в подстилке тропических лесов в Африке и Америке. Для их облика характерна сильная склеротизация покровов, а также наличие **кукуллюса** (cucullus) — подвижного переднего придатка спинного щита просомы, в состоянии покоя прикрывающего, подобно капюшону, ротовые органы (илл. 676). На короткой опистосоме различимы лишь по четыре тергита и стернита, принадлежащих IV–VII опистосомным сегментам и у многих видов разделённых двумя боковыми латеральными бороздами. Три последних сегмента образуют маленькую, телескопически втягивающуюся метасому. Редуцированный первый, а также второй и часть третьего опистосомного сегмента уменьшены в размерах и соединяются друг с другом через едва заметное шарнирное сочленение между про- и опистосомой. Задний край спинного щита просомы упирается при этом в поперечную борозду I тергита (IV сегмента опистосомы). Кроме того, острые края тазиков ходильных ног IV пары зацепляются за кармановидные образования I стернита.

Рицинулеи медленно передвигаются на трёх парах ходильных ног. Ноги II пары удлинены и служат как щупальца и орудия для захвата добычи. Органы чувств — различные чувствительные щетинки и щелевидные органы; трихоботрии отсутствуют, глаза невозможно распознать. Тем не менее, эти ночные животные рефлекторно реагируют на освещение, подтягивая ноги и принимая «позу трупа».

Для ловли добычи (коллембол и других мелких членистоногих) используется II пара ходильных ног. Пойманная жертва защемляется между голенью и предлапкой, а затем передаётся на маленькие клешненосные педипальпы, которые отправляют её на маленькие клешневидные двучлениковые хелицеры. Отмечено также употребление в пищу экскрементов и падали. Тазики педипальп, образующие преддверие рта, своими медианными частями срастаются в желобок — камаростом. Органы выделения — одна пара мальпигиевых сосудов и одна пара коксальных желёз в V сегменте просомы. Стигмы одной пары ситовидных трахей расположены на задней стенке

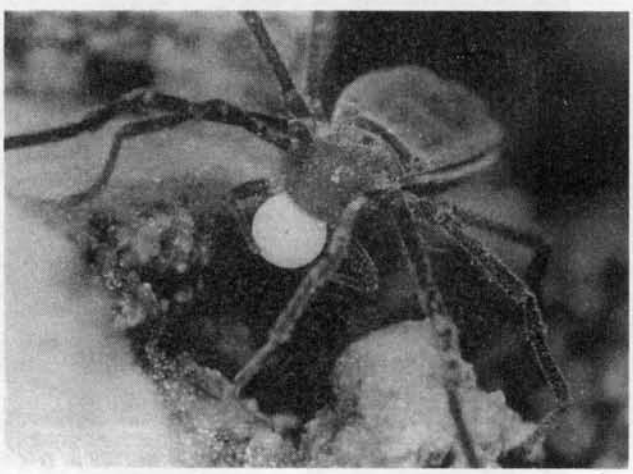


Илл. 676. *Cryptocellus becki* (Ricinulei), самец.
Обитает на почве в дождевых лесах Амазонии. Из Adis et al. (1989).

просомы над тазиками IV пары ног. Короткое сердце лишь с одной парой остий.

Самец обладает копулятивными органами в виде пряжковидных структур на предлапках и лапках ходильных ног III пары. При спаривании он взбирается на спину самки, копуляционным органом захватывает комочек спермы и вводит его в женское половое отверстие. Яйца откладываются поодиночке через длительные промежутки времени. Весьма крупные яйца (1–2 мм) самка переносит в укрытие под своим кукуллюсом (илл. 677).

Эмбриональное развитие неизвестно. Из яйца вылупляется личинка с тремя парами ног. После этого следуют



Илл. 677. *Cryptocellus pelaezi* (Ricinulei).
Самка переносит яйцо в укрытие, удерживая его педипальпами и кукуллюсом. Оригинал R.W. Mitchell, Лаббок, Техас.

http://jurassic.ru/

три стадии нимф, похожих на взрослых особей. Постэмбриональное развитие длится долго: возможно, продолжительность жизни составляет несколько лет.

Систематика

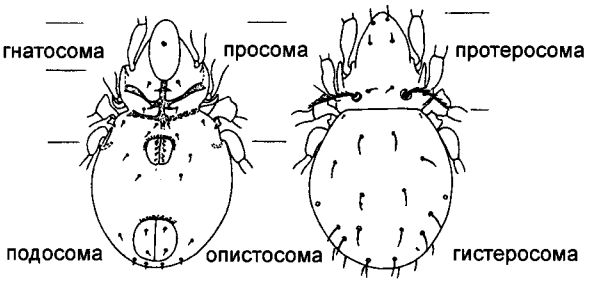
Ricinulei известны с карбона. Их положение в системе вызывает споры. С некоторыми Opiliones их объединяет преобразование ног II пары в щупики, с Acari — развитие через шестиногую личиночную стадию и наличие трёх стадий нимф.

Cryptocellus pelaezi, длина около 5 мм, бархатисто-фиолетовые (молодь жёлтая), многочисленны в мексиканских пещерах. Питаются мелкими членистоногими, обитающими в помёте летучих мышей; в неволе употребляют коллембол и дрозофил. — Другие виды рода населяют южно- и центрально-американские дождевые леса; живут в подстилке. Встречаются редко. Представители многих почвенных видов густо покрыты волосками, которые служат защитой при затоплении. — *Ricinoides karschi*, обитает в дождевых тропических лесах в Габоне. Другие виды рода распространены в Африке.

3.2.10. **Acari** (Acarina), Клещи

Всего в мире описано около 35 000 видов клещей, однако реальное число видов вряд ли меньше 100 000. Это самая разнообразная и экологически успешная группа арахнид. Очень велико их экономическое и медицинское значение. Клещи живут во всех местообитаниях, многие из них — в пресных водах и в море, вплоть до больших глубин. Немало среди них паразитов животных и человека, наносящих вред своему хозяину как непосредственно, так и перенося инфекционные заболевания, а также — вредителей растений и продуктовых запасов. Этот эволюционный успех стал возможен, вероятно, благодаря (1) крайней редукции размеров тела до нескольких миллиметров (лишь немногие клещи в насосавшемся состоянии достигают длины 10 мм) и даже до десятков микрометров (самый мелкий представитель членистоногих — галлообразующий клещ *Eriophytes parvulus* длиной 80 мкм), (2) упрощению строения тела, (3) быстрому развитию и (4) малой продолжительности жизни поколений. К этому надо добавить освоение самых различных источников питания на разных стадиях развития (например, смена паразитизма на хищничество). Развитие протекает через стадию шестиногой личинки и три нимфальные стадии.

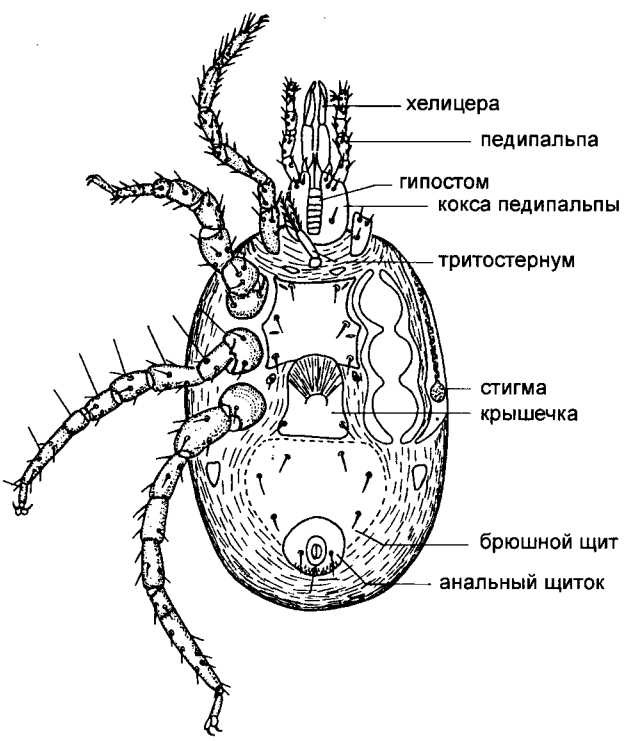
Из-за большого разнообразия и значения клещей наука о них (акарология) развивается как самостоятельная область исследований. Для описания клещей акарологи выработали специальную терминологию, которая не используется другими арахнологами и затрудняет сравнение клещей с остальными паукообразными. Здесь эта терминология не применяется.



Илл. 678. Acari, Oribatei. Расчленение тела.
А — вид с брюшной стороны. Б — вид со спинной стороны.

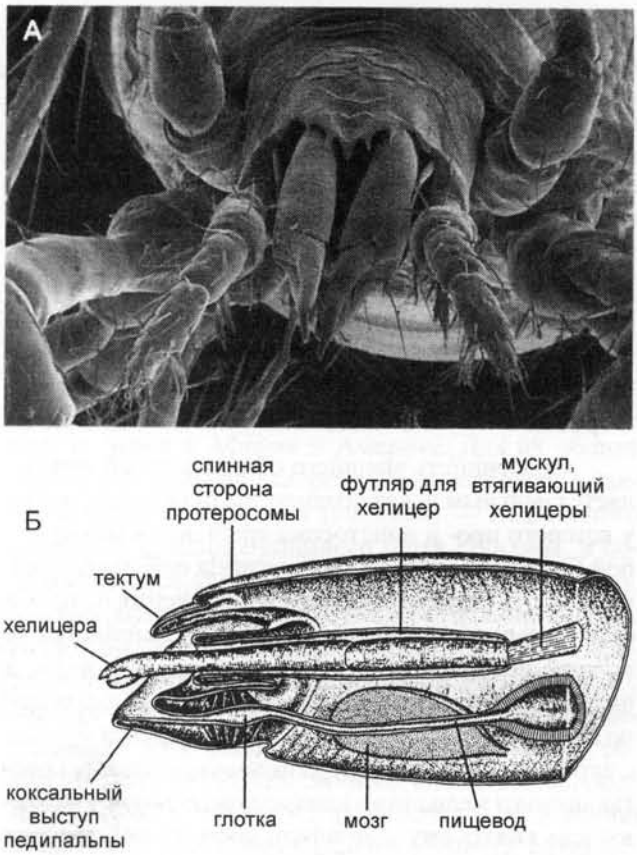
Строение

Особенность внешнего облика клещей определяется цельным и, как правило, закруглённым телом, у которого про- и опистосома срастаются между собой без всякого шва. У Opilioacarida ещё закладываются все 18 сегментов тела, и **расчленение** на про- и опистосому остаётся различимым. У большинства же клещей исходное разделение явно не выражено, а число сегментов уменьшено. Для клещей характерно новое расчленение тела (илл. 678): ротовая область с акроном, хелицерами и тазиками педипальп, срастающимися медианно в камаростом, образуют **головку,** или **гнатосому** (capitulum, gnathosoma), которая обособлена от остального тела (**идиосомы**, idiosoma), а иногда и втягивается в него. В образовании головки участвует **рострум** (tectum) — склерит, отделив-



Илл. 679. Acari. Брюшная сторона самки свободноживущего хищного почвенного клеща (Gamasida).
Из Eisenbeis и Wichard (1955).

http://jurassic.ru/



Илл. 680. Acari. Хоботок (гнатостома).
А — *Pergamasus* sp., фронтальный вид. Б — схематический продольный разрез через головку паразитического клеща. А — из Eisenbeis и Wichard (1985); Б — по Krag и Krantz (1978) из Eisenbeis и Wichard (1985).

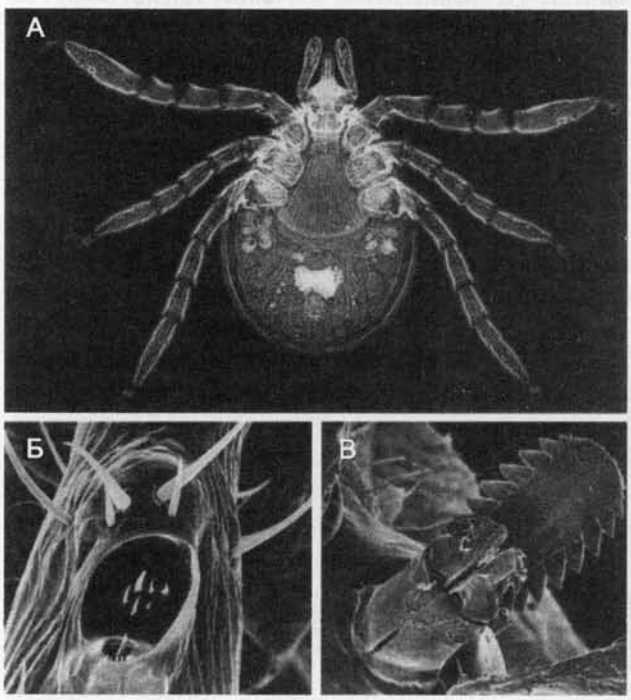
шийся от спинного покрова просомы, который по бокам срастается с сильно вытянутыми тазиками педипальп, образуя вместе с ними замкнутое преддверие рта (илл. 680). Следующая граница у Actinotrichida проходит между сегментами, несущими II и III пары ходильных ног. Подобная граница, которая образуется и у других паукообразных (Schizomidae, Palpigradi, Solifugae), разделяет идиосому на **проподосому** (с двумя передними парами ног) и **гистеросому** (с обеими задними парами ног и **опистосомой**).

Внешний облик клещей многообразен. Наряду с мягкопокровными видами существуют клещи с одним или несколькими скутумами и свободными стернитами. Сильной склеротизацией покровов как защитой от обезвоживания обладают только Holothyrida, некоторые паразитические формы и Oribatei. Продолговатые (почти сосисковидные) клещи встречаются среди Tetrapodili (галлообразующие клещи), Demodicidae (железницы) и некоторых обитателей полостей между частицами песка. Окраска их также разнообразна. Многие виды коричневатые до чёрных (например, Oribatida); яркие же окраски распространены у Trombidiidae и Hydrachnellae. Вредители продовольствия обычно непигментированы.

Многие клещи бегают на трёх парах ходильных ног, используя первую пару как щупальца. Пресноводные Hydrachnellae могут плавать, используя для этого задние ноги, покрытые щетинками. Другие же, как все морские клещи (Halacaridae), прочно прицепляются к субстрату. У некоторых паразитических клещей ноги редуцированы.

Органами чувств служат щетинки (илл. 687), трихоботрии, щелевидные органы и одна–две пары (у *Paracarus hexophthalmicus*, Opilioacarida три пары) боковых глаз или — редко — одна пара срединных глаз. Безглазые клещи также могут быть чувствительны к свету; например, у змеиного клеща *Ophionyssus natricis* фоторецепторы расположены на пульвиллах I пары ходильных ног. Хеморецептором служит орган Галлера, ямка с сенсорными щетинками на лапках I ходильных ног (илл. 681).

Пища состоит главным образом из мелких членистоногих, нематод, падали, гниющих растительных остатков, грибов. Anoetidae (слизевые клещи) питаются бактериями. Tetranychidae и Tetrapodili конвергентно стали вредителями растений и прокалывают их клетки своими стилетоподобными хелицерами. Многие клещи живут на птицах, млекопитающих и насекомых, питаясь выделениями и частицами кожи, волосками или частями перьев (например,



Илл. 681. *Ixodes ricinus*.
А — личинка с тремя парами ног, вид с брюшной стороны. Б — орган Галлера: хеморецепторный орган на лапке ноги I пары. В — булавовидный хоботок (клава, clava) с обратными крючьями (на коксах педипальп) и ножеобразные хелицеры, посредством которых клава внедряется в кожу. А — по снимку Fa. Lieder, Людвигсбург; В, С —оригиналы G. Alberti, Гейдельберг.

http://jurassic.ru/

угревая железница *Demodex folliculorum*) (илл. 688). Паразитизм у клещей возникает многократно и конвергентно; у многих из них паразитический образ жизни характерен только для одной или нескольких стадий. Клешневидные (исходно трёхчлениковые) хелицеры могут вытягиваться в результате повышения кровяного давления. У хищных видов они крупные, у многих паразитов — тонкие стилетовидные. Педипальпы обычно щупикообразные; у некоторых видов они служат как очень маленький, а у других — как крупный ловчий аппарат. Их медианно сросшиеся тазики образуют на хоботке (гнатосоме) преддверие рта, в которое открываются протоки слюнных или паутинных (Tetranychidae) желёз. Рот через сосательную глотку (илл. 680) ведёт в среднюю кишку с одной–семью парами слепых выростов. У Actinedida средняя кишка оканчивается слепо, а задняя кишка функционирует как **орган выделения**. Другими экскреторными органами служат одна пара коксальных желёз на сегменте I ходильных ног (Holothyridae, Ixodidae), одна–две пары мальпигиевых сосудов, а также клетки средней кишки.

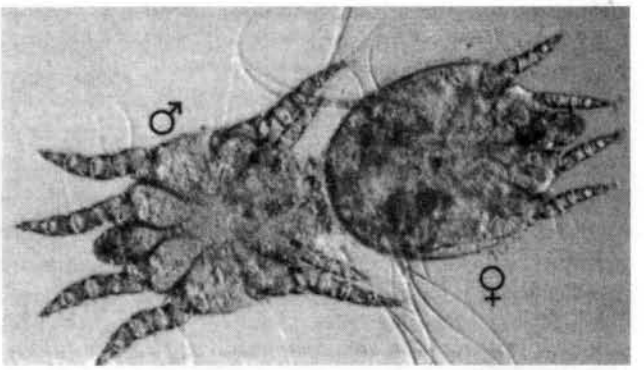
Исходно (у Anactinotrichida) **органами дыхания** служат четыре пары трахей с боковыми стигмами (на IX–XII сегментах у Opilioacarida), у большинства же клещей образуется лишь одна их пара. У Actinotrichida трахеи отсутствуют (многие Sarcoptiformes) или возникают вторично, начинаясь в области хелицер, полового отверстия или тазиков ходильных ног (аподемы у Oribatei). Большинство наземных клещей нуждаются в высокой влажности воздуха; некоторые могут извлекать воду из воздуха. Маленькое сердце с двумя парами остий ещё сохраняется у многих Anactinotrichida.

Гонады, исходно представляющие собой парные трубки, у многих групп U-образно срастаются внизу, в пределе становясь непарной гонадой. Виды, для которых характерно образование сперматофоров, имеют сложные гениталии; у других имеются структуры, подобные пенису. Исходно половое отверстие расположено вентрально в середине тела; оно может перемещаться вперёд или назад, переходить через задний конец на дорсальную сторону и даже располагаться непосредственно позади гнатосомы (у самцов Podapolipidae). Сперматозоиды безжгутиковые.

Размножение и развитие

Перенос семени у Anactinotrichida осуществляется через бесстебельчатые сперматофоры, которые при помощи хелицер (у Gamasida — соответствующим образом модифицированных) вводятся в женское половое отверстие.

Особенно сложные сперматофоры имеют иксодовые клещи; сперматозоиды и симбиотические бактерии в них



Илл. 682. *Caparinia tripilis* (Acaridida, Acaridei), вызывает чесотку у ежей.
Спаривание. Оригинал H. Mehlhorn, Бохум.

переносятся в самку газом, освобождаемым под действием энзимов. Самцы многих Actinotrichida образуют стебельковые сперматофоры: некоторые — поодиночке, другие — попарно. Самец водяного клеща *Arrenurus* приклеивает самку к своему спинному отростку, выделяет сперматофор и переносит его в женское половое отверстие. Копуляция с помощью пенисообразных структур возникала многократно, причём при ней партнёры занимают различные положения в зависимости от того, где находится у них половое отверстие (илл. 682). При вентральном его расположении спаривание осуществляется «животом к животу», при заднем же самец взбирается на самку или же партнёры развёрнуты головами в противоположные стороны. У Podapolipidae и Cheyletidae самец подползает сзади под самку, пока его половое отверстие, находящееся на дорсальной стороне, не достигает полового отверстия самки. У некоторых клещей самец носит несозревшую самку до копуляции: у Tarsonemini — на стадии личинки, у Sarcoptiformes — дейтонимфы. Предшествующий этап эволюции этой формы поведения демонстрируют Tetranychidae, у которых самец созревает раньше самок и находится возле женских дейтонимф, ожидая их линьки. Самцы Pyemotidae, наконец, ожидают рождения самок (обычно их сестёр), с которыми они тут же спариваются, на физогастрической самке (обычно на собственной матери, паразитируя на ней).

Распространён партеногенез. У многих видов имеет место арренотокный партеногенез (самцы выходят из неоплодотворённых гаплоидных яиц); вероятно, это вообще самый обычный способ определения пола. Телитокный партеногенез (неоплодотворённые яйца после различных регуляторных воздействий становятся диплоидными и дают самок) распространён как географический вариант. У некоторых Gamasida и Oribatida самцы, по-видимому, отсутствуют.

Яйца откладываются поодиночке или группами. Исходно из них выходит **личинка** лишь с тремя парами ног (илл. 681), но зачатки IV пары заметны уже у зародыша. У Holothyrida, Oribatei и некоторых Acaridia за личинкой следуют три стадии прото-, дейто- и тритонимфы. У многих Anactinotrichida отсутствуют тритонимфы, у Trombidiidae и Hydrachnelli-

http://jurassic.ru/

dae — прото- и тритонимфы, а у живородящих Pyemotidae — все молодые стадии.

У многих видов **дейтонимфы** служат важнейшей расселительной стадией. У Uropodidae эти нимфы обладают специальными прикрепительными структурами и предназначены только для распространения: на этой стадии они не питаются, и ротовые органы у них редуцированы. Обычно они выживают при более низкой влажности воздуха, чем другие стадии; таковы, например, мигрирующие нимфы многих Acaridae.

Систематика

Ископаемые клещи известны с девона. Акарологи различают две крупные группы — **Anactinotrichida** и **Actinotrichida**. Правда, некоторые авторы считают обе группы сборными, а клещей, таким образом, полифилетическим или дифилетическим таксоном. Все клещи, однако, обладают такими убедительными синапоморфиями, как наличие хоботка (гнатосомы) и атипичных безжгутиковых сперматозоидов. С Ricinulei клещей объединяет развитие с шестиногой личинкой и тремя стадиями нимф; возможно, что тектум и кукуллюс также гомологичны друг другу. Эта весьма обстоятельная типологическая система излагается здесь в сильно упрощённом виде.

3.2.10.1. Anactinotrichida (Parasitiformes)

Кутикула щетинок без двойного лучепреломления; опистосомные, исходно сегментарные стигмы трахей. У многих видов имеются сердце, коксальные железы и мальпигиевы трубочки. Трихоботрии отсутствуют.

Opilioacarida (Notostigmata)

Четыре пары дорсальных трахейных стигм, полностью сегментированная опистосома. — *Paracarus hexophthalmus* (Opilioacaridae), длина 2,2 мм, напоминает коротконогого сенокосца (Cyphophthalmi). Единственный вид клещей с тремя парами боковых глаз. Тело покрыто синими, жёлтыми и зелёными пятнышками. Питается другими членистоногими, обитает в сухих зарослях кустарников под камнями, распространён в Казахстане. — *Opilioacarus italicus*, длина 1–2 мм, только две пары глаз. Этот и близкие виды распространены в Средиземноморье, Северной и Южной Америке.

Holothyrida (Tetrastigmata)

Две пары стигм. — *Holothyrus grandjeani* (Holothyridae), длина 5 мм. Мощный панцирь, несегментированное тело, окраска тёмная красно-коричневая до коричневато-чёрной. Обитает, например, в дождевых тропических лесах Новой Гвинеи, на мхах и папоротниках.

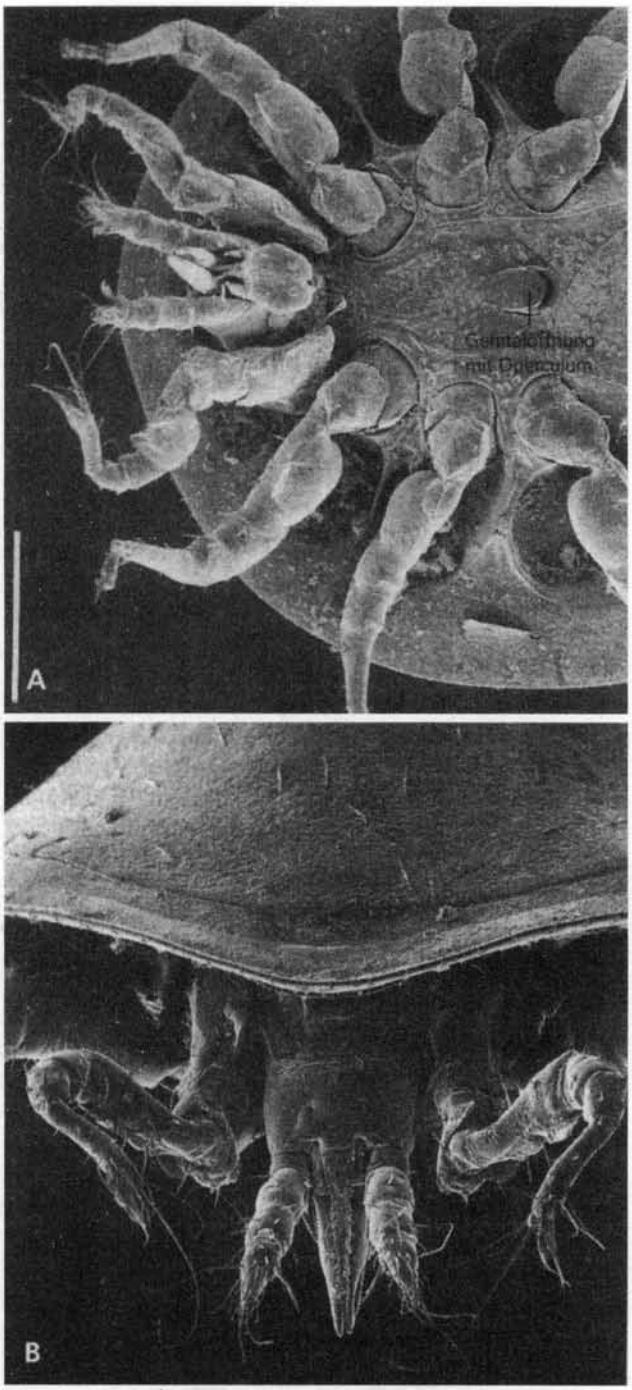
Gamasida (Mesostigmata)

Лишь одна пара стигм над коксами II, III или IV пары ходильных ног. К этой группе принадлежат разнообразные виды, относящиеся ко многим семействам.

Mesostigmata — **Parasitus (Gamasus) coleoptratorium* (Parasitidae), жучиный клещ, длина 2 мм, хищничает на навозных кучах, дейтонимфы распространяются жуками-навозниками. — **P. fucorum*, шмелиный клещ, обитает в гнёздах шмелей, питается их экскрементами. Дейтонимфы живут на шмелях. — **Dermanyssus gallinae* (Laelaptidae = Dermanyssidae), птичий клещ, длина до 0,75 мм, в насосавшемся состоянии крупнее, по ночам сосёт кровь, используя стилетообразные хелицеры, у кур и других птиц, иногда у человека. Переносит энцефалит, риккетсии и вирусы. — *Halarachne halichoeri*, длина 1–3 мм, червеобразный клещ с продольно вытянутым телом, обитает в носовой полости у горбоносых тюленей. — **Varroa jacobsoni*, самки около 1 мм в длину и 1,5 мм в ширину. Изначально обитал в Азии, развиваясь на пчёлах *Apis cerana*, но распространился на большую часть мира (в Германии — с 1971 г.). Вызывает варроатоз. Обладая плоским телом и прикрепительным аппаратом на лапках, этот клещ прикрепляется к пчёлам, личинкам или куколкам (к взрослым — обычно в середине тела между абдоминальными склеритами) и сосёт гемолимфу. Особенно сильно вредит клещ старшим личинкам, в чьи ячейки он проникает незадолго до их запечатывания и откладывает в них 2–6 яиц. Развитие самцов длится 6–7 дней, самок — 8–10 дней. — *Dicrocheles phalaenodectes*, живёт в слуховых органах совок (Noctuidae). Первая прибывшая самка прокладывает след к одному из двух органов слуха, все остальные следуют за ней. Таким образом, разрушается только один орган, и бабочка, на которой живут паразиты, не теряет способности уходить от звуковых сигналов летучих мышей. — **Uropoda tarsale* (Uropodidae, см. илл. 683), длина 0,7–0,9 мм, имеет гладкий прочный панцирь с углублениями для втягивания ног. Живёт в лесной подстилке, в неволе питается мёртвыми насекомыми. Расселительные дейтонимфы прикрепляются к жукам стебельком, который образуется из секрета, выделяемого из анального отверстия.

Ixodides (Metastigmata) — **Ixodes ricinus* (Ixodidae) (илл. 681), длина насосавшихся самок до 11 мм, скутум большой. Ожидает хозяина на кустарнике или траве; его присутствие воспринимает с помощью органа Галлера (илл. 681Б), реагирующего на масляную кислоту в поте. Временные кровососы со специализированными ротовыми органами: коксы педипальп вытянуты в булавовидные придатки (clava) с крючьями, загнутыми назад, хелицеры ножеобразные, с подвижными члениками, расположенные по сторонам, затягивают булавовидные придатки в кожу хозяина. Может голодать около одного года. Личинки живут на мелких животных (ящерицы, птицы), нимфы — на втором, а взрослые — на окончательном хозяине (млекопитающие, человек). Каждая стадия, за исключением девственной самки, питается только один раз, после чего линяет или откладывает яйца. Переносит клещевой энцефалит и болезнь Лайма (бореллиоз). — **Dermacentor marginatus*, длина 3 мм, распространён в Южной Германии, живёт чаще

http://Jurassic.ru/



Илл. 683. *Urodiaspis* sp. (Mesostigmata, Uropodina).
А — самец, вид с брюшной стороны. Масштаб 150 мкм. Б — вид спереди на хоботок. Оригинал G. Eisenbeis, Майнц.

всего на овцах, переносит *Rickettsia burnetii* — возбудителя ку-лихорадки. Многие другие тропические виды переносят сыпной тиф, возвратный тиф, техасскую лихорадку (бабезиоз) и другие болезни. — **Argas reflexus* (Argasidae), голубиный клещ, длина до 4 мм, скутума нет. По ночам сосёт кровь у птиц, редко у людей, вызывает лихорадку и другие болезненные симптомы. — *Ornithodorus moubata*, распространён в Африке, переносит спирохет (клещевой возвратный тиф).

3.2.10.2. **Actinotrichida** (Acariformes)

Кутикула щетинок с двойным лучепреломлением, содержит актинохитин. Сердце и мальпигиевы сосуды отсутствуют, имеются трихоботрии. Трахеи, если есть, представляют собой вторичные образования на различных участках тела.

Actinedida (Trombidiformes)

Трахеи, если есть, находятся в области хоботка. Кишечный канал замкнутый. Крупный орган выделения (вероятно, гомолог задней кишки), открывается сзади — вероятно, через бывшее анальное отверстие.

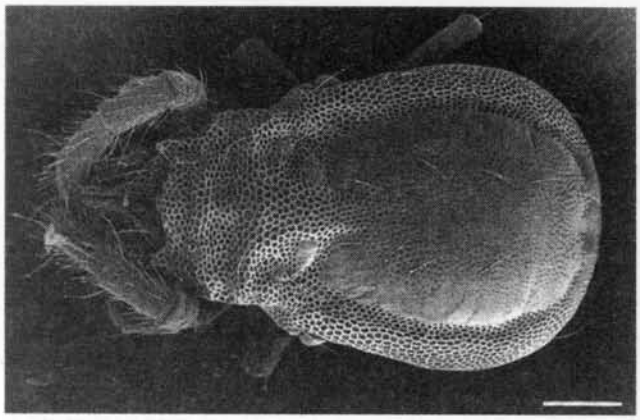
Tarsonemini (Heterostigmata, Tracheostigmata)

Самцы и личинки без трахей, хелицеры стилетовидные, сросшиеся у основания. — **Pyemotes herfsi* (Pyemotidae), длина молодых самок 0,32 мм; паразитируют на насекомых, при этом опистосома вздувается как шар (физогастрия). Живородящие, стадии личинки и нимф отсутствуют. — **Acarapis woodi* (Pyemotidae), пчелиный клещ, длина 0,1–0,18 мм, стилетовидными ротовыми органами сосёт гемолимфу, обычно обитает в трахейной системе, реже — на межсегментных покровах пчёл. Вызывает эпизоотии, которые в настоящее время в большой мере удаётся сдерживать.

Prostigmata

Стигмы на основании хелицер или над ним; у *Demodex* трахейная система отсутствует. — **Tetranychus urticae* (Tetranychidae), паутинный клещ, длина 0,5 мм. Все стадии — вредители на многих видах растений. Хелицеры стилетовидные, видоизменённые слюнные железы продуцируют паутинные нити, которыми густо оплетается нижняя сторона листьев. — **Cheyletus eruditus* (Cheyletidae), длина до 0,8 мм, обитает в запасах зерна, хватательными педипальпами ловит мучных клещей и высасывает их. — **Demodex folliculorum* (Demodicidae), угревая железница, длина 0,4 мм (илл. 688), червеобразный клещ с вторичной наружной кольчатостью и очень короткими ногами. Живёт в волосяных фолликулах человека, не повреждая их. — **Halacarellus basteri* (Halacaridae), морской клещ, длина 1 мм, обитает в море на водорослях и донном грунте, хищник, плавать не может. — **Lobohalacarus weberi* (Limnohalacaridae), длина 0,36 мм, обитает в просветах между песчинками на дне пресноводных водоёмов. — **Trombidium holosericeum* (Trombidiidae), длина 4 мм, покровы красные и бархатистые, хищник, личинки паразитируют на насекомых. — **Trombicula autumnalis* (Trombiculidae), длина 2 мм, живёт в почве (при тёплой влажной погоде и на поверхности почвы), хищник. В конце лета из яиц выходят личинки (0,25 мм длиной), паразитирующие на млекопитающих (включая человека). Их слюна растворяет эпидермис на месте укуса; образуется канал, на конце которого растворяются всё новые клетки. Он сохраняется несколько дней и вызывает сильный, долго не проходящий зуд.

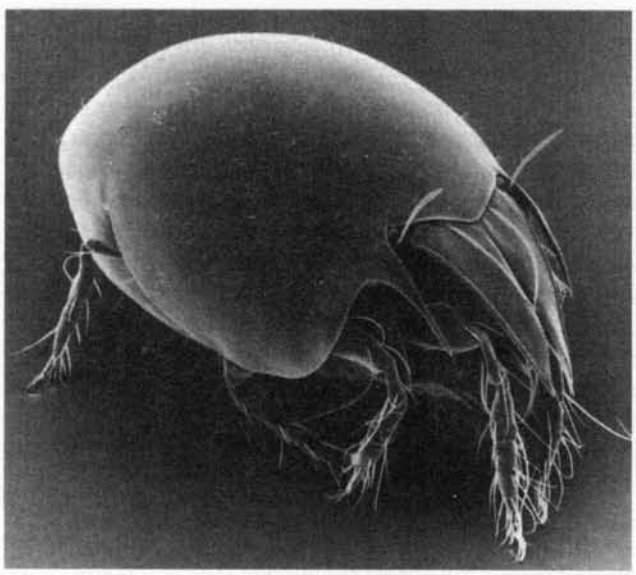
http://jurassic.ru/



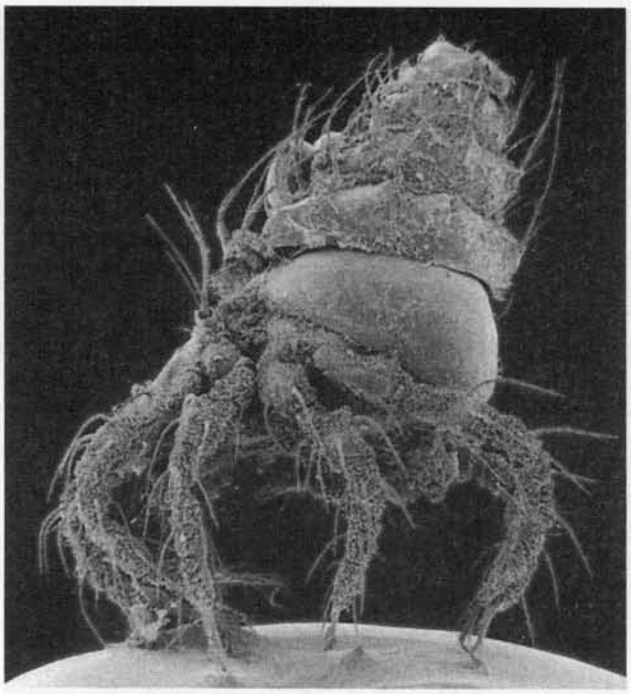
Илл. 684. *Labidostoma luteum* (Prostigmata).
Хищник, живёт в опавшей листве. Масштаб 100 мкм. Оригинал G. Alberti, Гейдельберг.

Hydrachnellae, Пресноводные клещи

Вероятно, полифилетическая группа из многочисленных семейств водных клещей. Как правило, взрослые особи — хищники, а личинки паразитируют на насекомых или моллюсках. Общие признаки: исчезновение щетинок на кутикуле туловища, преобразование отдельных ног в плавательные конечности с длинными щетинками. — **Hydrachna geographica* (Hydrachnidae), длина 8 мм, шаровидные красно-чёрные клещи, медленно плавают среди водных растений в прудах. — **Unionicola aculeata* (Unionicolidae), длина 1,2 мм, пелагический хищник в открытой части водоёмов. Самки откладывают яйца во вводное сифональное отверстие перловиц (*Unio*) и беззубок (*Anodonta*). Личинки оставляют моллюска, но позже возвращаются обратно и превращаются в дейтонимф, находясь между их жабрами. Дейтонимфы сразу выходят из хозяина и ведут жизнь пелагических хищников, но затем снова находят моллюска, чтобы между его жабрами превратиться в имаго. — **Arrenurus globator* (Arrenuridae), длина до 1,7 мм, живут в прудах, богатых растительностью. Для самцов характерен спинной придаток.



Илл. 685. *Achipteria coleoptrata* (Oribatida).
Клещ с птероморфными боковыми крыльями, прикрывающими основания ног. Из опавшей листвы. Оригинал G. Alberti, Гейдельберг.



Илл. 686. *Porobelba spinosa* (Oribatei), вид сбоку.
Почвенный клещ. Несёт четырёхъярусный колпачок из покровов личинки и трёх нимф. Длина около 500 мкм. Из Eisenbeis и Wichard (1985).

Eriophyoidea (Tetrapodili)

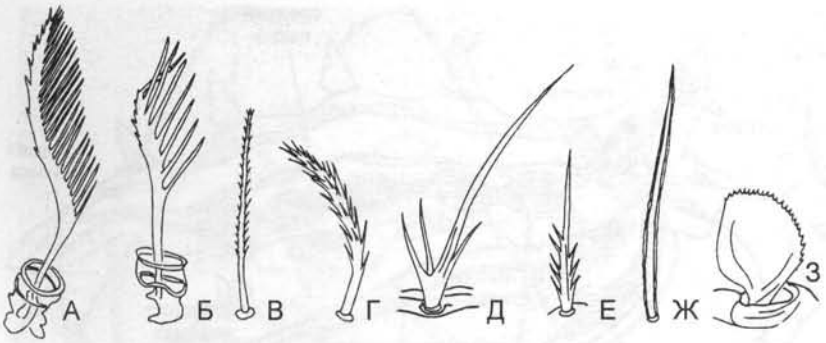
К этой группе принадлежат самые мелкие членистоногие. Крошечные паразиты растений с червеобразным, вторично кольчатым телом длиной 80–270 мкм, III и IV пары ног отсутствуют, хелицеры стилетовидные. Алиментарный тракт с задней кишкой и анусом. — **Eriophyes betuli* (Eriophyiydae), галлообразующий клещ. Более 400 сходных видов вызывают образование галлов у растений и переносят вирусы (в том числе — вирусы мозаики) (илл. 689).

Acaridida (Sarcoptiformes)

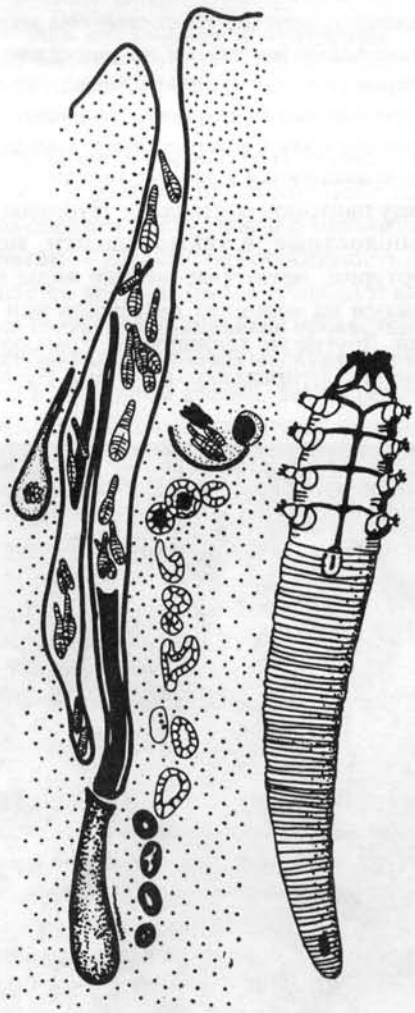
Трахеи отсутствуют, или (у Oribatei) имеются аподемные трахеи. Кишечный канал сквозной, с анусом. Органы выделения отсутствуют или (у Acaridae) их функцию выполняют короткие слепые выросты кишки.

Acaridei — **Acarus siro* (*Tyroglyphus farinae*) (Acaridae, Tyroglyphidae), мучной клещ, длина до 0,6 мм. Вредитель запасов зерна и муки. Развивается очень быстро, длительность одной генерации при температуре 20°C составляет 17 дней. Дейтонимфа — покоящаяся стадия, которая может в неподвижном состоянии до двух лет ожидать благоприятных условий. — **Tyrophages casei*, сырный клещ, длина 0,7 мм, часто встречается до 2 000 особей на квадратный сантиметр. — **Sarcoptes scabiei* (Sarcoptidae), чесоточный клещ, длина 0,4 мм. Паразит человека, прогры-

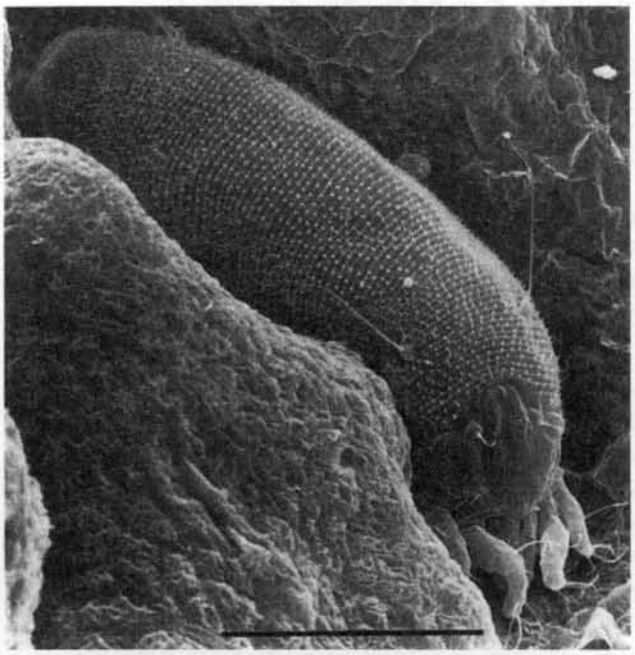
http://jurassic.ru/



Илл. 687. Сенсиллы и кутикулярные волоски Oribatida.
А, Б — сенсиллы. В — ростральная щетинка. Г — латеральная щетинка. Д–З —постеромаргинальные щетинки. По Schatz (1994).



Илл. 688. *Demodex folliculorum* (Prostigmata), угревая железница.
Длина около 4 мм. Слева: многочисленные клещи в волосяном фолликуле в коже человека. Справа: отдельная особь, сильно увеличено. По Martin (1941) из Osche (1996).

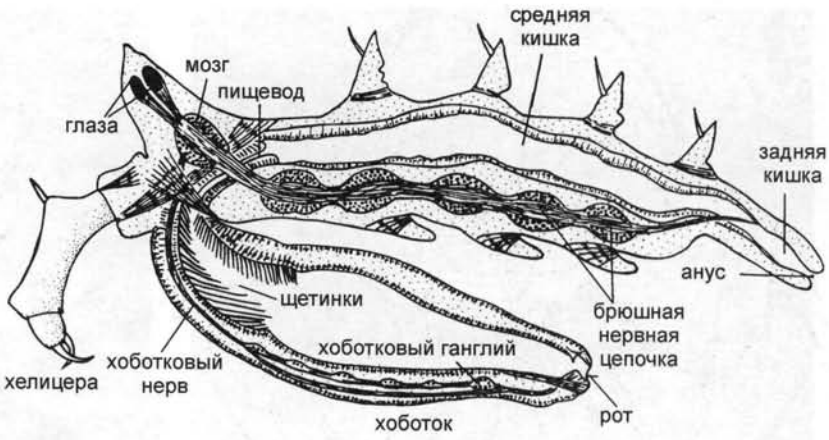


Илл. 689. *Phytoptus avellanae* (Eriophyoidea).
Вызывает образование галлов на лещине. Масштаб 50 мкм. Оригинал G. Alberti, Гейдельберг.

зает горизонтальные ходы в коже, питаясь эпидермальными клетками и тканевой жидкостью. — *S. canis*, вызывает чесотку у собак. — **Knemidocoptes mutans*, ножной зудень, длина 0,45 мм, вызывает заболевание кур «известковые ноги». — Многие клещи могут вызывать аллергии (астму, дерматит, ринит и т.д.): **Dermatophagoides pteronyssinus* (Pyroglyphidae), длина 0,33 мм, самый обычный клещ в домашней пыли в Европе. Распространён всесветно, обитает в спальных помещениях и перьевых матрасах, питается, помимо прочего, роговыми чешуйками с кожи человека, вызывает аллергию.

Oribatida, панцирные клещи (илл. 685–687). Есть вторичные трахеи из аподем на ногах. Почвенные клещи с твёрдым панцирем, питаются грибами, гниющими растениями и т.д. — **Hypochthonius rufulus* (Hypochtoniidae), коротконогий клещ, обитает во мху, особенно в горных лесах. Туловище не способно складываться. — **Steganacarus applicatus* (Phthiracaridae), обычный вид, живущий под гниющей древесиной; может складывать туловище, полностью скрывая брюшную сторону и ноги.

http://jurassic.ru/



Илл. 690. Pantopoda.
Схематический продольный разрез через *Ascorhynchus castelli*. По Dohrn из Kaestner (1968).

3.3. **Pantopoda** (Pycnogonida), Морские пауки

Пантоподы — причудливые морские животные, которые, на первый взгляд, состоят только из ног. Большинство из примерно 1 000 видов — животные мелкие (1–10 мм). Глубоководные виды могут быть крупнее: у *Dodecolopoda mawsoni* длина тела достигает 6 см, а размах ног — почти 75 см. В своём развитии пантоподы проходят стадию протонимфона — личинки с тремя парами конечностей (хелицеры, педипальпы и одна пара ходильных ног, кроме того, имеются зачатки II пары ног). Все виды живут в море от литорали до глубины почти 7 000 м; некоторые встречаются и в эстуариях. Высокое разнообразие видов представлено в холодных морях.

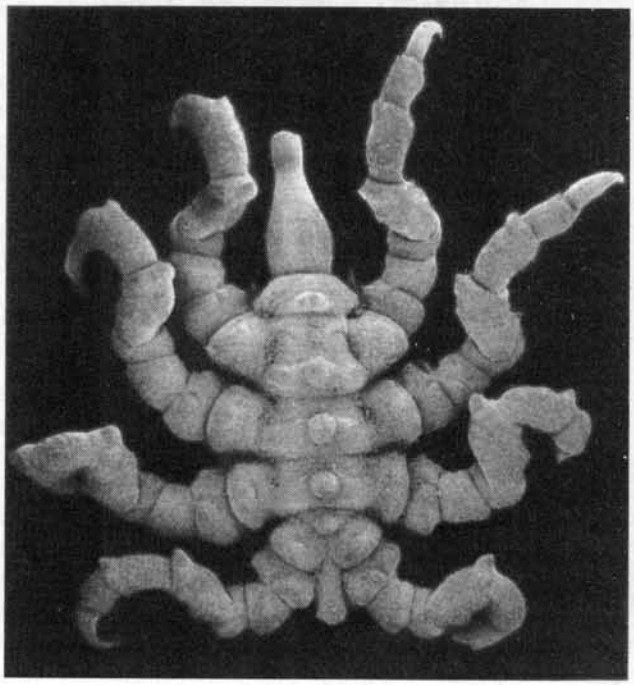
Строение

Туловище пантопод сильно редуцировано за счёт конечностей (илл. 692). Оно состоит из сегментированной просомы и крошечной опистосомы. Передний отдел просомы нерасчленённый. На нём впереди хоботок (у многих видов большой), на спинной стороне — глазные бугорки с четырьмя медианными глазами, а, кроме того, — четыре пары конечностей: (1) трёхчленные хелицеры с клешнями (хелифоры), (2) тонкие, ногообразные педипальпы без эндитов, (3) **яйценосные ножки** (**овигеры**, ovigera) и (4) I пара ходильных ног. Яйценосные ножки и ходильные ноги отходят от боковых выростов тела. Большинство видов имеют всего четыре пары ходильных ног и, таким образом, всего семь пар конечностей. Ходильные ноги обычно состоят из девяти члеников, последние из которых «крючковидные», способные смыкаться с предыдущим члеником. Дополнительно могут присутствовать ещё одна–две пары конечностей.

У взрослых пантопод не всегда образуются все конечности. У самок многих видов нет яйценосных ножек. У некоторых видов редуцируются хелицеры, у других — педипальпы; у Pycnogonidae нет ни тех, ни других.

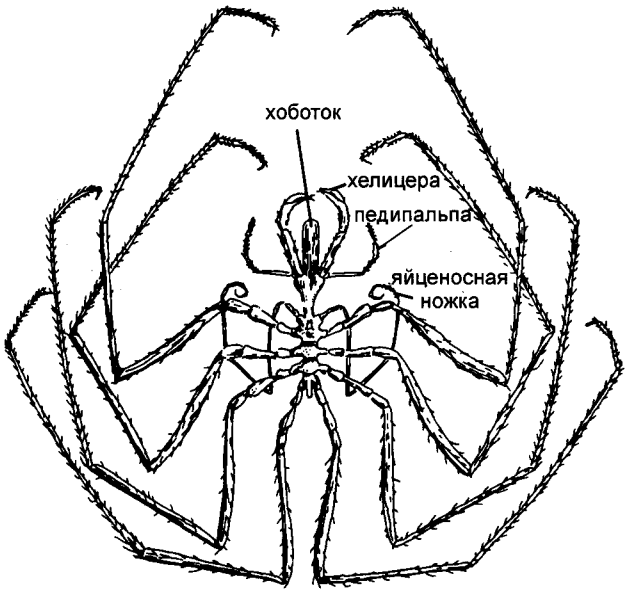
Двигаются пантоподы медленно. Многие виды лазают по колониям гидроидов, на которых они закрепляются благодаря смыканию конечных и предпоследних члеников ног. Некоторые виды могут плавать, правда, не очень проворно — при этом ноги синхронно совершают гребки назад. Яйценосные ножки, которые служат самцам для переноски яиц, используются и для чистки тела.

Пищу пантопод составляют Hydrozoa и другие кишечнополостные, а также мшанки, моллюски, реже голотурии; некоторые мелкие виды питаются обрастаниями на колониях гидроидов или поедают водоросли. Другие же хелицерами отрывают «головки» полипов и отправляют их в рот. Pycnogonidae

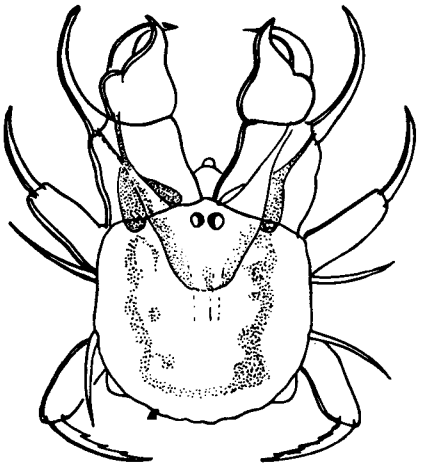


Илл. 691. *Pycnogonum litorale* (Pantopoda).
Короткие ноги, нет хелицер, педипальп и яйценосных ножек. Оригинал R. Siewing, Эрланген.

http://jurassic.ru/



Илл. 692. *Nymphon* sp. (Pantopoda).
Самец, вид со спинной стороны. По Mqbius из Kaestner (1968).



Илл. 693. Протонимфон — личинка пантопод.
По Dohrn из Kaestner (1968).

вжимают хоботок в стенку тела актиний и других Anthozoa и высасывают их ткани. Некоторые виды подобным образом поступают и с мшанками.

Хоботок — характерная особенность пантопод. Он начинается впереди тремя зубцами и ведёт в сосательную глотку с треугольным просветом, которая может расширяться благодаря мускулам, подходящим радиально к наружной стенке. Затем просвет переходит в фильтровальную камеру со щетинками, которая через короткий пищевод соединяется со средней кишкой. В спокойном состоянии хобот вытянут вперёд, у некоторых видов — загнут на брюшную сторону (илл. 690). От тонкой короткой средней кишки отходят слепые боковые выросты, они заходят в ходильные ноги, а отчасти и в другие конечности. Далее пищеварительный тракт кончается задней кишкой, которая открывается наружу в конце опистосомы.

Органы чувств — четыре простых инвертированных глаза с хрусталиками, расположенных на **глазном бугорке**, а также — многочисленные чувствительные щетинки на теле и конечностях. Функцию **выделения** обеспечивают экскреторные клетки средней кишки, которые выходят из состава эпителия в просвет кишки и выводятся вместе с экскрементами. Органы дыхания отсутствуют. Сердце с двумя парами остий тянется почти по всей длине тела; у Pycnogonidae оно рудиментарное. **Центральная нервная система** сегментированная и состоит из мозга, к которому присоединён нейромер сегмента хелицер, мощного нерва, тянущегося к хоботку, подглоточного ганглия, связанного с педипальпами и овигерами, а также цепочки из четырёх или пяти пар ганглиев.

Парные **гонады** лежат возле сердца; их слепые выросты заходят в ноги. Половые отверстия расположены вентрально на II членике каждой ноги.

Размножение и развитие

При спаривании, которое удалось наблюдать лишь у немногих видов, самец своими яйценосными ножками отлавливает яйца, выходящие из полового отверстия самки, и склеивает их особым секретом желёз, расположенных на бёдрах. Один самец может носить до 1 000 яиц.

У видов, яйца которых содержат мало желтка, имеет место полное равное **дробление**; при большом количестве желтка дробление полное неравное. Далее происходит эпиболическая гаструляция. У большинства видов образуется личинка **протонимфон**, обладающая хоботком, тремя парами конечностей (хелицеры, педипальпы и яйценосные ножки) и зачатками I пары ходильных ног (илл. 693). Если яйца бедны желтком, протонимфоны оставляют самца и переходят к паразитизму на гидроидах и других книдариях, где они держатся с помощью хелицер, иногда вызывая образование галлов (личиночный паразитизм). Некоторые личинки паразитируют на моллюсках. У видов, яйца которых богаты желтком, личинки остаются на самце вплоть до начала метаморфоза. В ходе развития II и III пары конечностей могут временно исчезать, а потом опять появляться.

Систематика

Некоторые авторы не признают тесное родство пантопод с другими Chelicerata. Хелицеры и педипальпы, однако, представляют собой убедительные синапоморфные признаки, позволяющие обосновать

http://Jurassic.ru/

сестринские отношения Pantopoda и всех остальных групп хелицеровых. Уникальный хоботок возник, возможно, в результате срастания створок выростов кокс педипальп с верхней губой. Ископаемые пантоподы известны с девона; у †*Palaeoisopus* ещё была вытянутая сегментированная опистосома.

**Nymphon grossipes* (Nymphonidae), длина 9 мм, очень длинные тонкие ноги. Имеются три передние пары конечностей и четыре пары ходильных ног; хоботок короткий и широкий. Около 150 других видов *Nymphon* распространены в Атлантике. — **Phoxichilidium femoratum* (Phoxichilidae), длина 3 мм, ноги длинные, педипальпы культевидные или полностью отсутствуют. Встречаются в Северном море и Атлантике. — *Collossendeis proboscidea* (Collossendeidae), длина 50 мм, размах ног до 200 мм. — **Pycnogonum litorale* (Pycnogonidae), длина 18 мм, ноги короткие и коренастые, три передние пары конечностей отсутствуют (илл. 691). Паразитируют на актиниях.

Дополнения (с. 896).

http://jurassic.ru/

Содержание тома 1

От издателя ... 1
Предисловие к русскому переводу ... 3
Предисловие ... 5
Важнейшие термины филогенетической систематики ... 10
Значения часто употребимых латинских и греческих частей слов в зоологических названиях и терминах ... 13
PROTOZOA ... 14
1. Microspora ... 29
1.1. Rudimicrosporea ... 30
1.2. Microsporea ... 30
2. Archamoebaea ... 31
3. Tetramastigota ... 32
3.1. Retortamonada ... 32
3.1.1. Retortamonadea ... 32
3.1.2. Diplomonadea ... 33
3.1.2.1. Enteromonadida ... 33
3.1.2.2. Diplomonadida ... 33
3.2. Axostylata ... 34
3.2.1. Oxymonadea ... 35
3.2.2. Parabasalea ... 35
3.2.2.1. Trichomonadida ... 35
3.2.2.2. Polymonadida ... 36
3.2.2.3. Hypermastigida ... 36
4. Euglenozoa ... 36
4.1. Euglenata ... 37
4.1.1. Euglenidea ... 37
4.1.2. Hemimastigophorea ... 38
4.2. Kinetoplasta ... 38
4.2.1. Bodonea ... 38
4.2.2. Trypanosomatidea ... 38
4.3. Pseudociliata ... 41
5. Heterolobos ... 41
5.1. Schizopyrenidea ... 41
5.2. Acrasea ... 41
6. Dictyostela ... 42
7. Protostela ... 43
8. Myxogastra ... 43
9. Chromista ... 43
9.1. Prymnesiomonada ... 44
9.2. Cryptomonada ... 44
9.3. Heterokonta (= Stramenopilata) ... 45
9.3.1. Proteromonadea ... 46
9.3.2. Opalinea ... 46
9.3.3. Chrysomonadea ... 47
9.3.3.1. Chrysomonadida ... 48
9.3.3.2. Pedinellidida ... 48
9.3.3.3. Silicoflagellida ... 48
9.3.4. Heteromonadea ... 48
9.3.5. Labyrinthulea ... 49
9.3.6. Raphidomonadea ... 50
9.3.7. Plasmodiophorea ... 50
9.3.8. Bicosoecidea ... 50
10. Alveolata ... 50
10.1. Dinoflagellata ... 51
10.2. Apicomplexa ... 53
10.2.1. Gregarinea ... 55
10.2.2. Coccidea ... 55
10.2.2.1. Coelotrophiida ... 56
10.2.2.2. Adeleida ... 56
10.2.2.3. Eimeriida ... 56
10.2.3. Haematozoea ... 57
10.2.3.1. Haemosporida ... 57
10.2.3.2. Piroplasmida ... 59
10.3. Ciliophora ... 59
10.3.1. Postciliodesmatophora ... 63
10.3.1.1. Karyorelictea ... 63
10.3.1.2. Spirotrichea ... 63
10.3.2. Rhabdophora ... 65
10.3.2.1. Prostomatea ... 65
10.3.2.2. Litostomatea ... 65
10.3.3. Cyrtophora ... 66
10.3.3.1. Phyllopharyngea ... 67
10.3.3.2. Nassophorea ... 68
10.3.3.3. Oligohymenophorea ... 68
10.3.3.4. Colpodea ... 71
11. Chlorophyta ... 72
11.1. Phytomonadea (Volvocida) ... 72
11.2. Prasinomonadea ... 72
12. Choanoflagellata ... 72
13. Одноклеточные Eukaryota incertae sedis, полифилетические группы неопределённого положения ... 73
13.1. Amoebozoa ... 74
13.1.1. Lobosea ... 74
13.1.1.1. Gymnamoebea ... 74
13.1.1.2. Testacealobosea ... 74
13.1.2. Acarpomyxea ... 75
13.1.3. Filosea ... 75
13.2. Granuloreticulosea ... 76
13.2.1. Athalamea ... 76
13.2.2. Monothalamea ... 76
13.2.3. Foraminiferea ... 77
13.3. Actinopodea ... 78
13.3.1. Acantharea ... 79
13.3.2. Polycystinea ... 79
13.3.3. Phaeodarea ... 80
13.3.4. Heliozoea ... 81
13.3.4.1. Actinophryida ... 81
13.3.4.2. Desmothoracida ... 81
13.3.4.3. Ciliophryida ... 81
13.3.4.4. Taxopodida ... 82
13.3.4.5. Centrohelida ... 82

http://jurassic.ru/

14. Ascetospora ... 82
14.1. Haplosporea ... 82
14.2. Paramyxea ... 83
15. Myxozoa ... 83
METAZOA, МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ ЖИВОТНЫЕ ... 85
I. Parazoa ... 105
Porifera, Губки ... 108
1. Hexactinellida (= Symplasma), Стеклянные губки ... 125
2. Cellularia ... 126
2.1. Calcarea, Известковые губки ... 126
2.2. Demospongiae, Обыкновенные губки ... 126
2.2.1. Astrophorida (Choristida) ... 127
2.2.2. Hadromerida ... 127
2.2.3. Agelasida ... 128
2.2.4. Halichondrida ... 128
2.2.5 Poecilosclerida ... 128
2.2.6. Haplosclerida ... 129
2.2.7. Keratosa ... 130
II. Placozoa ... 131
III. «Mesozoa» ... 135
1. Rhombozoa ... 135
1.1. Dicyemidae ... 135
1.2. Heterocyemidae ... 136
2. Orthonectida ... 138
3. Salinella salve ... 139
IV. Двуслойные Eumetazoa, или Diploblastica ... 140
«Coelenterata», Кишечнополостные ... 152
Cnidaria, Стрекающие ... 154
1. Anthozoa, Коралловые полипы ... 164
1.1. Octocorallia, Восьмилучевые кораллы ... 166
1.1.1. Stolonifera ... 167
1.1.2. Helioporida, Голубые кораллы ... 167
1.1.3. Alcyonaria, Мягкие кораллы ... 167
1.1.4. Gorgonaria, Роговые кораллы ... 168
1.1.5. Pennatularia, Морские перья ... 168
1.2. Hexacorallia ... 169
1.2.1. Ceriantharia ... 169
1.2.2. Madreporaria, Мадрепоровые кораллы ... 169
1.2.3. Actiniaria, Актинии, или Морские анемоны ... 171
1.2.4. Zoantharia, Зоантарии ... 173
1.2.5. Antipatharia, Антипатарии ... 173
2. Cubozoa, Кубомедузы ... 173
2.1. Charybdeida ... 176
2.2. Chirodropida ... 176
3. Scyphozoa, Сцифоидные медузы ... 176
†Conulata ... 178
3.1. Coronata ... 178
3.2. Stauromedusida (Lucernariida), Ставромедузы ... 178
3.3. Semaeostomea ... 179
3.4. Rhizostomea, Корнеротые медузы ... 181
4. Hydrozoa ... 181
4.1. Hydroida ... 183
4.1.1. Thecata/Leptomedusae ... 183
4.1.2. Athecata/Anthomedusae ... 184
4.1.3. Hydrina ... 186
4.1.4. Halammohydrina ... 188
4.1.5. Limnohydrina ... 188
4.1.6. Velellina, Парусники ... 188
4.2. Trachylida ... 189
4.2.1. Trachymedusae ... 189
4.2.2. Narcomedusae ... 189
4.3. Siphonophora ... 189
4.3.1. Cystonectida ... 190
4.3.2. Physophorida ... 190
4.3.3. Calycophorida ... 190
Ctenophora, Гребневики ... 192
1. Tentaculifera ... 195
1.1. Cydippida ... 195
1.2. Thalassocalycida ... 196
1.3. Lobata ... 196
1.4. Cestida ... 196
1.5. Platyctenida ... 196
1.6. Tjalfiellida ... 197
2. Atentaculata (Beroida) ... 197
Трёхслойные Eumetazoa, или Bilateria ... 198
Spiralia ... 214
Plathelminthes, Плоские черви ... 219
1. «Turbellaria», Ресничные черви ... 232
1.1. «Turbellaria» – Acoelomorpha ... 232
1.1.1. Nemertodermatida ... 233
1.1.2. Acoela ... 234
1.2. «Turbellaria» – Catenulida ... 234
1.3. «Turbellaria» – Rhabditophora ... 235
1.3.1. Macrostomorpha ... 237
1.3.2. Polycladida ... 237
1.3.3. «Lecithoepitheliata» ... 238
1.3.4. Prolecithophora ... 238
1.3.5. Seriata ... 238
1.3.5.1. Proseriata ... 238
1.3.5.2. Tricladida ... 238
1.3.6. Rhabdocoela ... 239
2. Neodermata ... 240
2.1. Trematoda, Трематоды ... 243
2.1.1. Aspidobothrii ... 243
2.1.2. Digenea, Дигенетические сосальщики ... 245
2.2. Cercomeromorpha ... 253
2.2.1. Monogenea, Моногенетические сосальщики, или Моногенеи ... 253
2.2.2. Cestoda, Ленточные черви ... 258
Gnathostomulida, Гнатостомулиды ... 270
1. Filospermoida ... 275

http://jurassic.ru/

2. Bursovaginoida ... 275
2.1. Scleroperalia ... 276
2.2. Conophoralia ... 276
Nemertini, Немертины ... 277
1. Anopla, Невооружённые немертины ... 286
1.1. Palaeonemertini (Palaeonemertea) ... 286
1.2. Heteronemertini (Heteronemertea) ... 286
2. Enopla, Вооружённые немертины ... 286
2.1. Hoplonemertini (Hoplonemertea) ... 286
2.2. Bdellonemertini (Bdellonemertea) ... 287
Mollusca, Мягкотелые ... 288
1. Aculifera, Шипастые моллюски ... 297
1.1. Aplacophora, Беспанцирные ... 297
1.1.1. Caudofoveata, Каудофовеаты ... 297
1.1.2. Solenogastres, Бороздчатобрюхие, Соленогастры ... 298
1.2. Polyplacophora (Placophora, Loricata), Хитоны ... 299
2. Conchifera, Раковинные ... 302
2.1 Cyrtosoma, Циртосомы ... 303
2.1. Monoplacophora, Моноплакофоры ... 303
2.1.2. Gastropoda, Брюхоногие моллюски, Улитки ... 304
2.1.2.1. Prosobranchia, Переднежаберные ... 314
2.1.2.2. Pulmonata, Лёгочные улитки ... 317
2.1.2.3. Opisthobranchia, Заднежаберные ... 319
2.1.3. Cephalopoda, Головоногие моллюски ... 322
2.1.3.1. Nautiloida (Terabranchiata), Четырёхжаберные головоногие ... 330
2.1.3.2. Coleoida (Dibranchiata), Двужаберные головоногие ... 330
2.2. Diasoma ... 332
2.2.1. Bivalvia (Acephala, Pelecypoda), Двустворчатые моллюски, Ракушки ... 332
2.2.1.1. Protobranchia, Протобранхии, Первичножаберные ... 339
2.2.1.2. Pteriomorpha ... 339
2.2.1.3. Palaeoheterodonta ... 340
2.2.1.4. Heterodonta ... 340
2.2.1.5 Anomalodesmata ... 342
2.2.2. Scaphopoda, Лопатоногие ... 342
Sipuncula (Sipunculida), Сипункулиды ... 344
1. Sipunculida ... 349
2. Phascolosomida ... 349
Kamptozoa (Entoprocta), Внутрипорошицевые, или Энтопрокты ... 350
1. Solitaria ... 356
2. Coloniales ... 357
Echiura (Echiurida), Эхиуриды ... 358
1. Echiuroinea ... 362
2. Xenopneusta ... 362
3. Heteromyota ... 362
Articulata, Сегментированные животные ... 363
Annelida, Кольчатые черви ... 366
1. «Polychaeta», Многощетинковые черви ... 379
1.1. «Собственно Polychaeta» ... 391
1.1.1. Amphinomida ... 391
1.1.2. Spintherida ... 391
1.1.3. Phyllodocida ... 391
1.1.4. Eunicida ... 392
1.1.5. Diurodrilida ... 393
1.1.6. Nerillida (илл. 526В) ... 393
1.1.7. Spionida ... 393
1.1.8. Protodrilida ... 393
1.1.9. Cirratulida ... 393
1.1.10. Cossurida ... 393
1.1.11. Polygordiida ... 393
1.1.12. Flabelligerida ... 393
1.1.13. Poeobiida ... 393
1.1.14. Orbiniida ... 393
1.1.15. Questida ... 393
1.1.16. Opheliida ... 393
1.1.17. Capitellida ... 394
1.1.18. Psammodrilida ... 394
1.1.19. Sternaspida ... 394
1.1.20. Oweniida ... 394
1.1.21. Terebellida ... 394
1.1.22. Sabellida ... 395
1.2. Aeolosomatida ... 396
1.3. Potamodrilida ... 396
1.4. Myzostomida ... 396
1.5. Pogonophora, «Бородатые черви» ... 397
1.5.1. Perviata (Frenulata), Собственно погонофоры ... 408
1.5.1.1. Athecanephria ... 408
1.5.1.2. Thecanephria ... 408
1.5.2. Obturata (Vestimentifera) ... 408
1.5.2.1. Axonobranchia ... 408
1.5.2.2. Basibranchia ... 409
1.6. Lobatocerebrida ... 409
2. Clitellata, Поясковые кольчецы ... 409
2.1. «Oligochaeta», Малощетинковые черви ... 412
2.1.1. Haplotaxida ... 413
2.1.2. Enchytraeida ... 415
2.1.3. Lumbricida, Дождевые черви ... 415
2.1.4. Lumbriculida ... 416
2.1.5. Branchiobdellida ... 416
2.1.6. Tubificida ... 417
2.2. Hirudinea, Пиявки ... 417
2.2.1. Acanthobdellida, Щетинконосные пиявки ... 419
2.2.2. Euhirudinea, Настоящие пиявки ... 421
Arthropoda, Членистоногие ... 424
1. Onychophora, Онихофоры, или Первичнотрахейные ... 433

http://Jurassic.ru/

2. Tardigrada, Тихоходки 442
2.1. Heterotardigrada 446
2.1.1. Arthrotardigrada 446
2.1.2. Echiniscoida 446
2.2. Mesotardigrada 447
2.3. Eutardigrada 447
2.3.1. Parachela 447
2.3.2. Apochela 447
Euarthropoda, Настоящие членистоногие 448
†Trilobita, Трилобиты 458
3. Chelicerata, Хелицеровые 462
3.1. Xiphosura, Мечехвосты 465
3.2 Arachnida, Арахниды, или Паукообразные 469
3.2.1. Scorpiones, Скорпионы 475
3.2.2. Uropygi, Телифоны 479
3.2.2.1. Thelyphonida (Holopeltidia) 481
3.2.2.2. Schizomida (Schizopeltidia) 481
3.2.3. Amblypygi, Фрины 481
3.2.4. Araneae, Пауки 482
3.2.4.1. Mesothelae, Членистобрюхие пауки 491
3.2.4.2. Opisthothelae 492
3.2.5. Palpigradi, Кенении, или Щупальцеходные 495
3.2.6. Pseudoscorpiones (Chelonethi), Ложноскорпионы 496
3.2.7. Solifugae (Solpugida), Сольпуги 498
3.2.8. Opiliones, Сенокосцы 499
3.2.8.1. Cyphopalpatores 500
3.2.8.2. Laniatores 501
3.2.9. Ricinulei, Рицинулеи 502
3.2.10. Acari (Acarina), Клещи 503
3.2.10.1. Anactinotrichida (Parasitiformes) . 506
3.2.10.2. Actinotrichida (Acariformes) 507
3.3. Pantopoda (Pycnogonida), Морские пауки 510
Содержание i

ЗООЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ в двух томах

Том 1: от простейших до моллюсков и артропод. Под ред. В. Вестхайде и Р. Ригера

Пер. с нем. под ред. проф. А.В. Чесунова

М.: Т-во научных изданий КМК. 2008. iv + 512 + iv с.

Для заявок:
123100, Москва, а/я 16, Издательство КМК
электронный адрес: kmk2000@online.ru или mikhailov2000@gmail.com
http://webcenter.ru/~kmk2000

Подписано в печать 28.08.2008. Заказ № 1555
Формат 60×90/8. Объём 65 п.л. Бумага офсетная. Тираж 1000 экз.
Отпечатано в ГУП ППП «Типография «Наука» АИЦ РАН,
121099, Москва, Шубинский пер., 6

http://jurassic.ru/

ЗООЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ в двух томах. Том 1: от простейших до моллюсков и артропод. Под ред. В. Вестхайде и Р. Ригера. Пер. с нем. под ред. проф. А.В. Чесунова. М.: Т-во научных изданий КМК. 2008. iv + 512 + iv с.

Учебник и одновременно руководство по зоологии беспозвоночных. Перевод с немецкого издания 2003 г. На основании современных морфологических и молекулярно-филогенетических данных пересмотрена вся система животного мира. Описано строение, размножение и развитие, охарактеризована система, перечислены главнейшие представители всех беспозвоночных животных — от простейших до хордовых. Особое внимание уделено малым группам животного царства. Учебник богато иллюстрирован.

Для преподавателей, аспирантов и студентов биологических и экологических специальностей вузов, специалистов по зоологии беспозвоночных, а также для всех биологов, интересующихся современным состоянием зоологии.

Ил. 1172 (в двух томах).

SCIENTIFIC PRESS Ltd. КМК

http://jurassic.ru/

ЗООЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ в двух томах. Том 1: от простейших до моллюсков и артропод. Под ред. В. Вестхайде и Р. Ригера. Пер. с нем. под ред. проф. А.В. Чесунова. М.: Т-во научных изданий КМК. 2008. iv + 512 + iv с.

Учебник и одновременно руководство по зоологии беспозвоночных. Перевод с немецкого издания 2003 г. На основании современных морфологических и молекулярно-филогенетических данных пересмотрена вся система животного мира. Описано строение, размножение и развитие, охарактеризована система, перечислены главнейшие представители всех беспозвоночных животных — от простейших до хордовых. Особое внимание уделено малым группам животного царства. Учебник богато иллюстрирован.

Для преподавателей, аспирантов и студентов биологических и экологических специальностей вузов, специалистов по зоологии беспозвоночных, а также для всех биологов, интересующихся современным состоянием зоологии.

Ил. 1172 (в двух томах).

SCIENTIFIC PRESS Ltd. КМК