

В.А.ДОГЕЛЬ

ЗООЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

ИЗДАНИЕ СЕДЬМОЕ,
ПЕРЕРАБОТАННОЕ
И ДОПОЛНЕННОЕ

Под общей редакцией
чл.-корр. АН СССР Ю. И. Полянского

Допущено
Министерством высшего и среднего
специального образования СССР
в качестве учебника для студентов
биологических специальностей
университетов



МОСКВА
«ВЫСШАЯ ШКОЛА»
1981

3/6/31

3/6/31

Догель В. А.

Д59 Зоология беспозвоночных: Учебник для ун-тов/Под ред. проф. Полянского Ю. И. — 7-е изд., перераб. и доп. — М.: Высш. школа, 1981. — 606 с., ил.

В пер.: 2 р. 40 к.

В учебнике рассмотрены основные систематические категории беспозвоночных животных. Материал книги излагается в сравнительно-эволюционном аспекте. Основная особенность учебника — экологический подход к изложению фактического материала. Всюду организация животных рассматривается в связи с условиями их существования. Дается анализ адаптаций к условиям природы, биосфере.

Предназначается для студентов-биологов университетов.

Д $\frac{21008-118}{001(01)-81}$ 60-81 2005000000

ББК 28.691
592

Валентин Александрович Догель

ЗООЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Редактор Т. А. Рыкова. Младшие редакторы Л. Е. Кононова, Л. К. Архипова. Художественный редактор Т. А. Колесникова. Технический редактор Э. М. Чижевский. Корректор С. К. Завьялова.

ИБ № 2944

Изд. № Е-372. Сдано в набор 01.09.80. Подп. в печать 24.02.81. Формат 70×100/16. Бум. тип. № 2. Бум. на вкладку офсетная. Гарнитура литературная. Печать высокая. Объем 49,4 усл. печ. л.+вкладка 0,65 усл. печ. л. Усл. кр.-отт. 51,92. 52,75 уч.-изд. л.+0,67 уч.-изд. л. вкладка. Тираж 50 000 экз. Зак. № 763. Цена 2 р. 40 к.

Издательство «Высшая школа», Москва, К-51, Неглинная ул., д. 29/14. Ярославский полиграфкомбинат Союзполиграфпрома при Государственном комитете СССР по делам издательства, полиграфии и книжной торговли. 150014, Ярославль, ул. Свободы, 97.

© Издательство «Высшая школа», 1975
© Издательство «Высшая школа», 1981,
с изменениями

ПРЕДИСЛОВИЕ РЕДАКТОРА

Настоящее седьмое издание «Зоологии беспозвоночных» Валентины Александровича Догеля выходит через пять лет после шестого издания. Учебник широко используется в университетах и педагогических институтах, и почти каждый биолог, независимо от дальнейшей специализации, изучает зоологию по этой книге. Причина столь широкого распространения ее кроется в общей направленности этого курса, его методологической основе. «Зоология беспозвоночных» В. А. Догеля не ограничивается изложением основных фактов систематики, морфологии и распространения разных групп животных. В ней на конкретном зоологическом материале выясняются пути эволюции животного мира. В книге освещаются вопросы экологии животных и частично сравнительной физиологии. Много внимания уделяется паразитическим группам беспозвоночных. Вопросы практического значения животных также освещаются довольно подробно. Перечисленные характерные черты учебника придают ему общебиологический аспект и делают интересным для начинающего биолога.

Впервые этот учебник увидел свет в 1934 г. С тех пор зоология как наука прошла большой путь. Накопилось не только множество новых фактов, но изменились некоторые концепции, касающиеся филогении, построения системы, общих закономерностей эволюции. Естественно, что каждое новое издание учебника, сохраняя общую методологическую и методическую направленность, должно отражать современный этап развития науки. Переработка учебника выполняется учениками В. А. Догеля — членами догелевской зоологической научной школы. Это сотрудники кафедры зоологии беспозвоночных Ленинградского университета и Зоологического института АН СССР.

Хотя срок в 5 лет, прошедших со времени шестого издания, относительно невелик, тем не менее некоторые главы учебника потребовали значительной переработки в соответствии с новыми научными данными. Значительно переработаны многие разделы главы, посвященной простейшим, в особенности инфузориям и споровикам. Включен новый тип самых примитивных многоклеточных — Phagocytellozoa, изучение которого особенно важно для проблемы происхождения многоклеточности. Изменен порядок изложения типов членистоногих и моллюсков. Учитывая многочисленные критические замечания и советы, в настоящем издании мы вернулись к тому порядку, который был принят В. А. Догелем. Изложение членистоногих начинается с ракообразных. Это позволяет более отчетливо показать становление гетерономности сегментации и цефализацию как характерные черты Arthropoda. Непосредственно за ракообразными следуют многоножки и насекомые. Такая последовательность изложения позволяет обобщать ту линию артроподной эволюции, которая объединяется понятием Mandibulata. Рассмотрение трилобитов и хелицерат следует после мандибулат, а не предшествует им. Такой порядок представляется более естественным и педагогически оправданным.

В пределах целомнических животных в новом издании, как и прежде, принимается наличие двух основных путей эволюции — первичноротых (Protostomia) и вторичноротых (Deuterostomia). Однако исследования последних лет все более убеждают, что не все целоматы развились по этим главным путям филогенеза. По-видимому, существуют линии эволюции целомнических животных, не стоящие в прямой связи с Protostomia или Deuterostomia. Таковы, например, типы щупальцевых, шестикочелюстных, погонофор. Изложенные соображения заставили нас несколько изменить содержание заключительной главы книги, посвященной филогении беспозвоночных, а также и заключительную схему эволюции животного мира.

Дополнения, уточнения, изменения внесены во все главы. В ряде глав проведены сокращения текста за счет материалов, имеющих второстепенное значение.

В работе над учебником участвовали доктор биологических наук М. М. Белопольская, Г. А. Гинсипская, А. В. Иванов, Д. В. Наумов, Ю. И. Полянский, доценты А. А. Добровольский и Андр. А. Стрельков, кандидаты биол. наук Ю. С. Миничев, Р. Е. Шудьман. Общая редакция книги осуществлена Ю. И. Полянским.

Кафедра зоологии беспозвоночных Ленинградского университета благодарит всех лиц, сделавших критические замечания и давших советы, направленные на улучшение книги.

Чл.-кор. АН СССР Ю. И. Полянский

Животный мир населяет биосферу нашей планеты, ту поверхностную часть земной коры и те прилегающие к поверхности слои воздуха, в которых разыгрывается жизнедеятельность животных и растительных организмов.

Общий объем животного мира определяется, с одной стороны, количеством входящих в его состав различных видов и, с другой стороны, количеством особей, составляющих каждый вид. В настоящее время вопрос о количестве населяющих Землю животных видов может быть решен лишь в приблизительном масштабе на основании числа видов, описанных до сих пор в науке. Число известных видов в группах с представителями крупных размеров (млекопитающие, птицы и др.) приближается к действительному, количество же видов мелких животных известно лишь приблизительно и с расширением наших зоологических знаний должно, несомненно, увеличиться. Различные авторы несколько расходятся в своих подсчетах количества видов. Если мы возьмем средние из допускаемых разными учеными цифр, то окажется, что общее число до сих пор известных видов составляет свыше 2 000 000.

Исчисление количества особей, относящихся к одному виду, представляет, естественно, еще большие затруднения. Можно указать на следующие крайности: существуют животные (например, слоны, носороги), общее количество которых на Земле не превышает нескольких тысяч, есть даже такие вымирающие виды (как зубры), от которых сохранилось всего несколько сот экземпляров. С другой стороны, миллионные и миллиардные стаи перелетной саранчи представляют противоположную крайность, а количество инфузорий или жгутиконосцев, кишящих в каждом водоеме, вообще не поддается учету.

Плотность заселения животными разных видов районов их обитания неодинакова. Один слон или носорог приходится на несколько десятков квадратных километров, а улитка *Hydrobia* живет на дне Азовского моря в количестве 15 000 особей на 1 м². Если же мы возьмем из желудка жвачных некоторые виды инфузорий из рода *Entodinium*, то их окажется по несколько сот тысяч в 1 см³ содержимого желудка.

Так обстоит дело с организмами, принадлежащими к одному какому-нибудь виду; если же мы захотим подсчитать общее число организмов, приходящихся на единицу площади или объема в разных участках окружающей нас природы, то получим цифры, гораздо большие. Так, на площади луга под Ленинградом в 400 см² можно к концу лета найти до 3000 экземпляров разных животных (мелких клещей, насекомых и др.), а в каждом кубическом сантиметре воды в северной части Атлантического океана находится 77 различных организмов, т. е. в одном кубическом метре — 77 млн.

Вполне естественно, что при таком обилии организмов в природе пищевые и другие ресурсы ее сплошь и рядом лишь с трудом могут удов-

летворить их потребителей. Отсюда происходит ожесточенная конкуренция между организмами и «стремлением» как можно полнее использовать все возможности каждого жилого участка, или биотопа. Каждый сочлен фауны определенного участка природы, или сочлен так называемого сообщества (биоценоза) животных, населяющего данный участок, осваивает в нем определенное место или, как говорят, «нишу», в которой для него хватило бы пищи, мест убежища и т. п. Это обстоятельство приводит, с одной стороны, к тому, что в борьбе за жизнь организмы распространяются на все широты, спускаются на все глубины, поднимаются на все высоты земной поверхности. С другой стороны, в любой отдельной точке земного шара организмы располагаются не на одном уровне, а в несколько ярусов, друг над другом. Даже в таком биотопе, каким является травяной покров луга, удается различить несколько жизненных ярусов, состоящих из животных, проводящих свою жизнь в почве (дождевые черви, личинки многих жуков и др.); из животных, преимущественно обитающих на земле (муравьи); из животных, держащихся в слое мха, который окутывает основания стеблей травы (бескрылые насекомые, клещи *Oribatidae* и др.); из обитателей листьев и стеблей (кузнечики, тли и др.); из обитателей цветков (некоторые пауки и др.).

Еще ярче ярусность выражена в водоемах, особенно в море. Там всегда различаются две большие группировки организмов — обитатели водной толщи, в которой выделяют планктон, охватывающий более или менее пассивно парящих в воде животных, и нектон, охватывающий животных с хорошо выраженным активным движением, например рыб, китообразных, некоторых головоногих моллюсков и др., и обитатели дна водосма, известные под названием бентоса. В свою очередь, эти большие группировки распадаются на меньшие подразделения. Так, морской бентос распадается на четыре зоны, различающиеся по глубине: литоральная зона в области приливо-отливов; сублиторальная — до нижней границы донных водорослей; батинальная — до конца материкового склона, т. е. до 1000—1700 м глубины; наконец, абиссальная, охватывающая все большие глубины вплоть до 11 000 м с лишним (максимальная известная глубина Мирового океана).

Использование животными всякого свободного пространства приводит к тому, что довольно многие беспозвоночные, в особенности среди насекомых, простейших и червей, поселяются на поверхности других, более крупных животных или внутри них, питаются за их счет и превращаются в их паразитов. Число известных сейчас паразитических видов составляет не менее 6% от общего числа известных животных организмов.

В поисках подходящих условий существования виды животных, возникнув в каком-нибудь месте, расселяются из него, как от так называемого центра географического распространения, в разные стороны, завоевывая новые пространства. Можно было бы думать, что в таком случае животное население Земли повсюду должно стать одинаковым. Действительность опровергает это предположение: животное население разных стран, в особенности паходящихся на разных широтах, большей частью неодинаково. Это обстоятельство вызывается рядом причин — современных и исторических. Повсеместному распространению любого вида животных кладут предел разного рода барьеры: таковы для многих сухопутных животных водные преграды в виде разделяющих сушу морей и океанов, высокие горные цепи, безводные пустыни и т. д. Кроме того, каждый вид животных обладает своими физиологическими особенностями и потребностями, делающими для него возможным существование

только в определенных климатических условиях; только места, удовлетворяющие этим требованиям, и могут стать ареалом данного животного.

Вышеупомянутое влияние разного рода барьеров приводит к тому, что поверхность Земли по характеру животного населения может быть разбита на несколько крупных участков, или областей.

В науке о распространении животных — зоогеографии — принимают шесть таких областей: 1) Голарктическая, охватывающая всю Европу (с северным побережьем Африки), Северную Азию и Северную Америку; 2) Эфиопская, т. е. Африка на юг от Сахары; 3) Восточная, или Индо-Малайская, занимающая тропическую часть Азии; 4) Неотропическая, т. е. Южная Америка; 5) Австралийская, занимающая Австралию с рядом прилежащих островов; 6) Антарктическая область, ограничивающаяся островами и побережьями Южного Ледовитого океана.

Каждая из областей обладает известным количеством характеризующих ее эндемических, т. е. свойственных ей одной, животных. В свою очередь, области делятся, опять-таки по составу животного населения, на единицы меньшего порядка: подобласти, провинции и т. п. Самая обширная из областей, Голарктическая, распадается на Палеоарктику, т. е. Европу и Азию (кроме тропической), и Неоарктику, т. е. Северную Америку.

Современный животный мир представляет результат длительной эволюции животных, существовавших в предыдущие эпохи жизни Земли. Остатки этих животных, главным образом скелеты, сохранившиеся в ископаемом состоянии в отложениях разных эпох, свидетельствуют, что наряду с ныне существующими животными в разные эпохи существовал целый ряд групп, в настоящее время полностью вымерших. Строение этих групп и распределение их во времени помогают создать картину родословного древа всего животного царства. Откладывая рассмотрение этого древа, т. е. филогении животных, до конца книги, мы приведем ниже краткую таблицу, иллюстрирующую последовательную смену геологических эпох. Вся история Земли разбивается геологами на 5 главных отрезков, которые называют эрами. Эры делятся на периоды. Исследования последних лет показали, что жизнь существует на нашей планете значительно дольше, чем предполагали еще относительно недавно. В древнейших породах, возраст которых определяется в три и более миллиарда лет, найдены остатки микроскопических организмов, относящихся к прокариотному уровню организации клетки. В этот ранний период развития жизни большую роль играли цианеи (синезеленые водоросли), которые были первыми фотосинтезирующими (аутотрофными) организмами, благодаря деятельности которых в атмосфере Земли началось накопление молекулярного кислорода. Появление эукариотных клеток с обособленным клеточным ядром и хромосомной организацией генома произошло 1,5—2 млрд. лет назад и стало важнейшим этапом в эволюции жизни. Появление многоклеточных животных в истории развития жизни на Земле произошло около 1 млн. лет назад (см. геохронологическую таблицу на стр. 7).

Из осадочных пород протерозойской эры известны остатки радиолярий, отпечатки фораминифер, скелетные иглы губок, трубки кольчатых червей, раковины плеченогих и моллюсков и даже остатки членистоногих. Следовательно, уже в это время мир животных был представлен почти всеми типами, т. е. достиг высокой ступени развития, которая стала результатом очень длительной предшествующей эволюции.

Как ни ценны ископаемые остатки животных, существовавших в прежние геологические эпохи, для построения филогенетического древа животного мира все же одни они не могут служить достаточным мате-

Геохронологическая таблица¹

Эры	Продолжительность, млн. лет	Периоды	Продолжительность, млн. лет
Кайнозойская	60—70	Антропоген	1,5—2,0
		Палеоген, неоген	65
Мезозойская	173	Меловой, или мел	70
		Юрский, или юра	58
		Триасовый, или триас	45
Палеозойская	310—350	Пермский, или пермь	45
		Каменноугольный, или карбон	55—75
		Девонский, или девон	50—70
		Силурийский, или силур	30
		Ордовикский, или ордовик	60
		Кембрийский, или кембрий	70
Протерозойская			2000
Архейская			Более 2000

¹ Длительность эр и периодов указывается по докладу Комиссии по определению абсолютного возраста геологических формаций при Отделении наук о Земле АН СССР на Международном геологическом конгрессе в 1964 г.

риалом. Во-первых, палеонтология ничего не говорит о самом длительном и важном первоначальном этапе эволюции, когда формировались основные группы животных — типы и классы (архейская эра). Во-вторых, лишь в редких случаях удается получить филогенетические ряды ископаемых форм, связанных непосредственным родством (таковы, например, ряды моллюсков неогена и палеогена — *Viviparus* и *Didacna* или ряды предков лошадей и слонов). Поэтому судить о происхождении отдельных групп животных и об их эволюции приходится на основе косвенных данных — не столько палеонтологии, сколько сравнительной анатомии и эмбриологии современных животных. В последнее время ценные заключения помогают сделать также экспериментальная зоология и биохимия.

Законы филогенетического развития были установлены главным образом зоологами. Остановимся на главнейших из них.

1. *Эволюционные изменения всегда являются приспособлениями к изменившимся условиям среды.* Они возникают и развиваются в результате естественного отбора, как это было блестяще показано еще в середине прошлого века Ч. Дарвином (1809—1882) в его классическом труде «Происхождение видов путем естественного отбора, или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь» (1859).

Некоторые приспособления имеют более общее значение и не только позволяют животному обитать в разнообразных условиях среды, но и

обуславливают высокую пластичность его организации. Такие приспособления, названные А. Н. Северцовым ароморфозами, затрагивают жизненно важные органы (органы питания, дыхания, органы чувств, нервную систему и т. д.) и ведут к общему подъему организации и жизнедеятельности. Они открывают широкую дорогу дальнейшим эволюционным преобразованиям. Путем ароморфозов, вероятно, совершался эволюционный переход от одних больших групп к другим (например, от одного класса или типа к другому).

С другой стороны, очень часто происходят узкие приспособления к строго определенным и ограниченным условиям среды. Они носят характер специализации, при которой существование в иной среде становится невозможным, ограничивают возможность дальнейшей прогрессивной эволюции и называются частными приспособлениями — идиоадаптациями (А. Н. Северцов). Иногда у неподвижно прикрепленных животных и особенно у паразитов этот путь частных приспособлений выражается в регрессивной эволюции, которая характеризуется исчезновением (редукцией) ряда органов и нередко приводит к крайнему упрощению строения всего организма. Однако даже в этих случаях регресс одних органов сопровождается прогрессивным развитием других (органов прикрепления, половой системы и др.).

2. *Эволюция — в основном процесс монофилетический, т. е. развитие происходит от одного общего корня.* Как хорошо показал Ч. Дарвин (1859), естественные группы организмов (виды, роды и т. д.) развивались путем расхождения признаков, или дивергенции, из одного общего ствола в результате вымирания менее приспособленных промежуточных форм. Говоря о монофилетическом развитии, отнюдь не предполагают развитие от одной пары прародительских особей, а от группы близко родственных форм. Результатом дивергентного развития всегда бывает возрастающее расхождение эволюционирующих ветвей.

Начальная фаза эволюционного процесса внутри одного вида проявляется в распадении его на местные географические или экологические формы или разновидности, которые при дальнейшей эволюции дивергируют все более и более и, наконец, становятся видами. Среди видов тоже происходят дифференциация и соответственно дивергенция, и они преобразовываются в роды, роды становятся семействами и т. д. Однако дивергенция необязательно проявляется в обособлении только двух новых форм, гораздо чаще происходит одновременное обособление нескольких или даже многих филогенетических ветвей. В таких случаях термин дивергенция оказывается недостаточным и заменяется термином адаптивная радиация.

Сплошь и рядом, однако, наблюдается вторичное сходство в организации неродственных форм, уже далеко разошедшихся вследствие дивергенции. Это сходство — схождение признаков, или конвергенция, развивается как приспособление к одинаковым условиям среды. Так, например, сидячий образ жизни у водных животных независимо от их родства и систематического положения приводит к формированию сходных черт строения — тело приобретает более или менее полную лучистую (радиальную) симметрию, на полюсе, обращенном от субстрата, вокруг рта развивается венчик щупалец, питание принимает пассивный характер и часто осуществляется подгоном ресничками взвешенных в воде пищевых частиц, иногда анальное отверстие смещается на верхнюю сторону животного, а кишечник становится петлеобразным, часто развивается способность к бесполому размножению. Эти признаки характерны для ряда неродственных неподвижно прикрепленных животных, и неудивительно, что внешний облик их бывает очень сходным. Таковы

мшанки (Bryozoa), сидячие многощетинковые черви (Polychaeta, Sedentaria), крыложаберные (Pterobranchia), погонофоры (Pogonophora), низшие, в том числе палеозойские, иглокожие и др.

Другой случай конвергентного сходства мы видим, например, при эндопаразитическом образе жизни. У грегарин (из класса Sporozoa) для прикрепления к стенке кишки хозяина — беспозвоночного — на переднем конце часто развивается особый участок их одноклеточного тела — эпимерит, снабженный крючками. С другой стороны, у кишечных паразитов позвоночных — ленточных червей (Cestoda) для этой цели служит усаженная нередко крючками головка, или сколекс. Подобных примеров много.

Иногда сходные признаки развиваются независимо, но в более или менее родственных ветвях в результате эволюции в сходной среде. Это явление именуется параллельным развитием.

Так, в типе членистоногих различные подтипы Trilobitomorpha, Chelicerata, Branchiata, Tracheata, по-видимому, настолько рано обособились как самостоятельные ветви, что эволюционное развитие их во многом протекало параллельно и очень многие общие особенности их организации возникли независимо. То же можно сказать и о разных отрядах паукообразных, которые представляют собой рано разошедшиеся, самостоятельные ветви развития. Они связаны общим происхождением, которым объясняются многие общие черты их строения. Однако сходные воздухоносные трубочки — трахеи приобретены ими независимо как неизбежное приспособление к воздушному дыханию. В разных семействах легочных брюхоногих моллюсков (Gastropoda, Pulmonata) независимо происходила редукция раковины, что привело к параллельному образованию в этих семействах голых слизнеобразных форм.

3. *Животный организм представляет единое целое, в котором все части и органы взаимосвязаны.* Когда в эволюционном процессе изменяется строение и функция одного органа, то это неизбежно влечет соответственные или, как говорят, коррелятивные изменения и в других органах, связанных с первыми физиологически, морфологически, через наследственность и т. д. Закон корреляции, или соотносительного развития органов, был открыт Ж. Кювье (1812). Пользуясь этим законом, нередко удается реконструировать целый ископаемый организм по частям, например по части скелета.

Приведем примеры коррелятивных зависимостей. Одним из самых существенных, прогрессивных изменений в процессе эволюции членистоногих было появление у них мощного наружного кутикулярного скелета. Это неизбежно отразилось на многих других органах — сплошной кожномускульный мешок не мог функционировать при жестком наружном панцире и распался на отдельные мускульные пучки; вторичная полость тела утратила свое опорное значение, и ее сменила имеющая иное происхождение смешанная полость тела (миксоцель), выполняющая в основном трофическую функцию; рост тела принял периодический характер и стал сопровождаться линьками и т. д. У насекомых отчетливо выступает корреляция между органами дыхания и кровеносными сосудами. При сильном развитии трахей, доставляющих кислород непосредственно к месту его потребления, кровеносные сосуды становятся излишними и исчезают. Не менее ясная корреляция наблюдается и у ракообразных, где положение сердца и кровеносных сосудов связано с локализацией жабр и т. д.

4. *Эволюция — процесс необратимый, как вообще всякое развитие.* Закон необратимости эволюции был сформулирован бельгийским палеонтологом Долло (1893). Если орган подвергся редукции и исчез, то

вновь он никогда не появляется. Взамен утраченного органа может появиться его заместитель, выполняющий аналогичную функцию, однако это будет совсем другой орган, по происхождению ничего общего не имеющий с исчезнувшим.

5. *Эволюция организмов всегда сопровождается дифференциацией частей и органов* (Мильн-Эдвардс, 1851). Дифференциация состоит в том, что первоначально однородные части организма постепенно все более отличаются друг от друга как по форме, так и по отправлениям или подразделяются на разные по функции части. Специализируясь для выполнения определенной функции, они в то же время утрачивают способность выполнять иные функции и тем самым становятся в большую зависимость от других частей организма. Следовательно, дифференциация всегда приводит не только к усложнению организма, но и к подчинению частей целому — одновременно с морфофизиологическим расчленением организма происходит обратный процесс формирования гармонического целого, называемый интеграцией.

6. *В эволюции животных имеет место олигомеризация (уменьшение числа) гомологичных (имеющих общее происхождение) органов* (В. А. Догель, 1936, 1954). Она реализуется в эволюции всех основных филогенетических стволов многоклеточных животных. Уменьшение числа органов сопровождается прогрессивной морфологической и функциональной дифференцировкой их.

При возникновении в процессе эволюции крупных групп животных происходят большей частью значительные перестройки организации, ведущие к возникновению новых органов. Особенно способствует образованию новых органов перемена образа жизни, например переход от сидячего образа жизни к подвижному или от водного к наземному. Новые органы возникают обычно в большом числе, слабо развиты, однородны и часто располагаются без определенного порядка (принцип множественной закладки новообразующихся органов, открытый В. А. Догелем). По мере дифференциации они приобретают определенную локализацию, а число их все более уменьшается и становится постоянным для данной группы животных. Например, сегментация тела в типе кольчатых червей носит множественный и неустойчивый характер. Все сегменты однородны. У произошедших от кольчатых червей членистоногих число сегментов в большинстве классов сокращается, становится постоянным, а отдельные сегменты тела, объединяемые обычно в группы (голова, грудь, брюшко и т. п.), специализируются на выполнении определенных функций.

Явление олигомеризации имеет важное значение в решении ряда вопросов эволюции и филогении. Анализ состояния тех или иных органов (сохраняют они множественный характер или уже подверглись олигомеризации) позволяет судить о большей или меньшей древности их возникновения, а по комбинации органов разного возраста нередко удается сделать выводы о филогении данной группы животных. Примеры подобного рода мы неоднократно встретим в специальной части нашей книги.

В отличие от многоклеточных животных в эволюции одноклеточных (простейших) преобладает не олигомеризация, а полимеризация (увеличение, умножение) частей клетки (органов). Это показано в соответствующих главах книги.

7. *Важную роль в выяснении родственных отношений между различными группами животных играет биогенетический закон* (Ф. Мюллер, 1864; Э. Геккель, 1866; А. Н. Северцов, 1939), закон о соотношениях между онтогенезом (индивидуальным развитием) и филогенезом.

Обычно эмбриональные стадии развития изменяются в процессе эволюции не так значительно, как взрослые животные. Поэтому при сравнении эмбрионов и личинок даже далеких друг от друга животных между ними нередко обнаруживается большое сходство, свидетельствующее о родстве. Особенный интерес для эволюционной зоологии представляют рекапитуляции, т. е. повторения в ходе индивидуального развития характерных особенностей строения более или менее отдаленных предков.

Приведем лишь один классический пример. Систематическое положение и происхождение асцидий (*Ascidiae*), ведущих сидячий образ жизни, долгое время были совершенно неясны, и только знаменитое исследование А. О. Ковалевского (1866) по развитию этих животных окончательно решило вопрос. Из яйца асцидий выходит свободноплавающая хвостатая личинка, сходная по плану строения с хордовыми (*Chordata*). Во время метаморфоза осевшей на дно личинки хвост с хордой и мускулатурой и органы чувств исчезают, нервная трубка редуцируется до степени небольшого нервного узелка, происходит усиленное разрастание брюшной поверхности тела, образуются сифоны и т. д., т. е. появляются особенности организации, связанные с сидячим образом жизни. Сформированная молодая асцидия не имеет уже почти ничего общего с другими хордовыми животными. В этом примере личинка своей организацией рекапитулирует (повторяет) главные черты строения свободноплавающего предка. Так было найдено естественное место асцидий в системе животного царства. В дальнейшем нам неоднократно придется иметь дело с аналогичными фактами.

Начало накопления человеком сведений о животном мире относится к каменному веку (палеолиту). Животные были объектом охоты, рыболовства и т. п. Сочинения о животных известны уже в Древнем Китае, Индии. Широко распространены изображения животных, в том числе и беспозвоночных (см. рис. 90), в которых наивная фантазия нередко сочетается с точными и живыми деталями. Однако научная зоология берет начало от великого ученого и мыслителя Древней Греции Аристотеля (IV в. до н. э.). Он разделил всех известных ему животных (их было около 500) на две группы: 1) животные, имеющие кровь, и 2) животные без крови. К первой группе он отнес всех высших животных (зверей, птиц, гадов и рыб), ко второй — насекомых, раков, моллюсков и других низших животных. Эта первая зоологическая система просуществовала очень долго. Кроме того, в работах Аристотеля высказывается ряд важных идей и обобщений, в том числе и учение о корреляциях частей организма.

Средневековый феодализм с характерным для него почти безграничным господством церкви подавлял движение научной мысли. Лишь в XV в., в эпоху Возрождения, начинается развитие естествознания вообще и зоологии в частности. В течение XVI — XVII вв. происходит первоначальное накопление сведений о многообразии животных, их строении, образе жизни (сочинения К. Геснера в Швейцарии, Г. Ронделе и П. Белона во Франции и др.).

Большое значение для развития зоологии на рубеже XVI и XVII вв. имело изобретение микроскопа, положившее начало познанию нового мира самых мелких живых существ, исследованию тонкого строения организмов и их эмбрионального развития (А. Левенгук в Голландии, М. Мальпиги в Италии, У. Гарвей в Англии и др.).

В конце XVII и в первой половине XVIII в. закладываются основы системы животного мира. Большое значение в этом плане имели работы Дж. Рея (Англия) и в особенности выдающегося шведского естествоиспытателя К. Линнея, который ввел рациональную номенклатуру, сыгравшую важную роль в развитии систематической зоологии и ботаники. Его классический труд «*Systema naturae*» («Система природы») впервые вышел в 1735 г., а в 10-м издании его (1758) уже последовательно были разработаны принципы бинарной номенклатуры (с. 17). В системе Линнея различались 4 взаимно подчиненные систематические категории — таксоны: вид, род, порядок, класс. Он установил и назвал более 300 родов животных, которые по степени сходства сгруппировал в порядки. Сходные порядки были объединены в классы, которые рассматривались как высшие систематические категории. Линней установил 6 классов: 1. *Mammalia* (млекопитающие); 2. *Aves* (птицы); 3. *Amphibia* (гады); 4. *Pisces* (рыбы); 5. *Insecta* (насекомые) и 6. *Vermes* (черви, моллюски

и все прочие низшие животные). К. Линней стоял на позициях учения о неизменяемости видов.

В конце XVIII и начале XIX в. французский зоолог Ж. Кювье разработал основы сравнительной анатомии животных и, в частности, учение о корреляциях. На основе этих работ его ученик Бленвиль в 1825 г. вводит в систему понятие тип как высшую таксономическую единицу. Сначала таких типов было установлено немного. Потом с углублением знаний о строении и развитии животных количество их увеличилось. Ж. Кювье, как и К. Линней, считал виды неизменяющимися.

В первой половине XIX в. в зоологии появляется идея исторического развития животного мира. Современник и соотечественник Ж. Кювье, Э. Жоффруа Сент Илер развивал идею изменчивости видов под прямым воздействием факторов среды. В этот же период Ж. Б. Ламарк опубликовал книгу «Философия зоологии» (1809), в которой излагалась первая научная теория эволюции органического мира. Ламарк много сделал также и для разработки системы беспозвоночных животных. Ему принадлежит термин «беспозвоночные», среди которых он различал 10 классов (у Линнея было лишь 2 класса). Против идеи неизменяемости видов в этот же период в России выступил профессор Московского университета К. Ф. Рулье. Большую роль в развитии зоологии в середине XIX в. сыграл академик Российской Академии Наук К. М. Бэр, автор выдающихся исследований в области эмбриологии животных, создатель учения о зародышевых листках.

Большое влияние на развитие зоологии оказала сформулированная в конце 30-х годов XIX в. клеточная теория, созданная трудами М. Шлейдена и Т. Шванна. Эти работы убедительно показали единство микроскопической структуры животных и растений.

Новый период в развитии зоологии, как и всех биологических наук, начинается во второй половине XIX в. после работ Ч. Дарвина, утвердившего в своем знаменитом труде «Происхождение видов путем естественного отбора, или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь» (1859) эволюционное учение и открывшего основной фактор органической эволюции — естественный отбор. На основе эволюционного учения зоология стала быстро развиваться и возникли новые, ранее не существовавшие зоологические дисциплины.

В Германии Э. Геккель использует идеи Ч. Дарвина для разработки филогении животного мира. Ему принадлежит и классическая формулировка «основного биогенетического закона», устанавливающего определенное соотношение между онтогенезом (индивидуальным развитием) и филогенезом (историческим развитием). Честь открытия этих закономерностей принадлежит крупному зоологу и эмбриологу Ф. Мюллеру. Возникают эволюционная сравнительная анатомия (Р. Видерсгейм, К. Гегенбаур, Э. Рей Ланкастер и др.) и эволюционная сравнительная эмбриология. В создании последней ведущая роль принадлежит русским ученым, в первую очередь И. И. Мечникову и А. О. Ковалевскому. В этот же период В. О. Ковалевский исследованиями по ископаемым копытным закладывает основы эволюционной палеозоологии (наука, изучающая ископаемых животных). Быстрыми темпами происходит развитие систематики и зоогеографии животных. Об этом свидетельствует число описанных видов. К. Линнею было известно 4208 видов, в первой половине XIX в. это число возросло до 48 000, а в конце века зоологи насчитывали около 400 тыс. видов.

В это же время возникает как самостоятельная отрасль зоологии — экология животных — наука, изучающая взаимоотношения организмов между собой и физической средой обитания.

Быстрыми темпами развивается зоология в XX в. Возрастают число и объем фаунистических исследований на всей поверхности нашей планеты. Особенно много для зоологии и зоогеографии дали исследования Мирового океана, осуществлявшиеся многими экспедиционными судами. Очень большое значение имели работы, проводившиеся советским экспедиционным судном «Витязь» и датским — «Галатея». За последнюю четверть века главным образом этими судами были изучены глубины океана до 11 000 м и при этом был сделан ряд важных зоологических открытий. В частности, А. В. Ивановым было описано и подробно изучено несколько десятков видов нового типа животных, названного погонофорами.

В XX в. (и до наших дней) продолжается работа зоологов по развитию и усовершенствованию системы животного мира. На основе этих исследований значительно возросло количество высших систематических категорий — типов и классов. Во времена Кювье различали 4 типа, в современных же системах их насчитывается много больше. В настоящей книге мы принимаем существование 23 типов.

В последние десятилетия большое внимание уделяется не только исследованию высших категорий, но и проблеме вида в зоологии. Изучение внутривидовых подразделений (популяций) непосредственно подводит к одной из центральных проблем биологии — видообразованию. Значительно расширяются методы зоологических исследований. Применяются тонкие цитологические методики. В последнее время широко используются результаты изучения числа и строения хромосом (кариосистематика). Внедряются в зоологию и биохимические методы. Так, например, акад. А. Н. Белозерский для целей систематики и филогении изучал нуклеотидный состав ДНК, что знаменует новый молекулярно-биологический аспект систематики. Изучение ультраструктуры клеток с помощью электронного микроскопа также находит свое применение в зоологических исследованиях.

Для понимания путей эволюции животных большое значение имеет и имеет, как это будет видно при изложении материала курса, разработка морфофизиологических закономерностей эволюционного процесса. В этой области особенно значительный вклад внесен работами акад. А. Н. Северцова, акад. И. И. Шмальгаузена, немецкого исследователя Б. Ренша, английского — Ю. Гексли. Большую роль сыграло также разработанное В. А. Догелем учение об олигомеризации гомологичных органов, со многими примерами которого мы познакомимся ниже.

Результаты зоологических исследований в XX в. характеризуются значительными достижениями в области филогенетики — познании конкретных путей эволюции животного мира. В разработке этих проблем важное значение имеют успехи сравнительной анатомии и эмбриологии, а также палеозоологии. Вопросам филогении мы уделим в этой книге существенное внимание.

Развитие зоологии в России и Советском Союзе неразрывно связано с мировой наукой, по имеет и свои характерные особенности.

Фаунистическим исследованиям необъятных просторов нашей Родины положили начало экспедиции таких выдающихся зоологов и географов, как С. П. Крашенинников, Г. В. Стеллер, И. Г. Гмелин, И. И. Лепехин, изучавших территорию Сибири и Камчатку. Важную роль сыграли также экспедиции П. С. Палласа в Поволжье и Сибирь, К. М. Бэра на Волгу, по Финскому заливу и на Новую Землю. Во второй половине XIX в. ценный вклад в дело познания фауны России (районы Средней и Центральной Азии) был внесен исследованиями Н. М. Пржевальского, А. П. Федченко и П. К. Козлова. Особенно большое значение имели ра-

боты выдающихся русских ученых-гидробиологов: Н. М. Книповича по Баренцеву, Черному, Азовскому и Каспийскому морям, С. А. Зернова по Черному морю, К. М. Дерюгина по Баренцеву, Белому и дальневосточным морям, Л. А. Зенкевича по Баренцеву и Каспийскому морям и многие другие.

В XIX в. в Россию проникают идеи дарвинизма. Они положительно воспринимаются большинством русских зоологов и способствуют быстрому расширению и росту научных исследований. Отечественная зоология выходит на одно из первых мест в мировой зоологической науке благодаря выдающимся работам А. О. Ковалевского, И. И. Мечникова, В. О. Ковалевского, а также ряда других видных зоологов того времени — В. В. Заленского, Н. В. Бобрецкого, Н. В. Насонова и т. д.

До Великой Октябрьской революции развитие зоологии в России, так же как и других биологических наук, было приурочено к немногим научным центрам — университетским городам Москве, Петербургу, Киеву, Харькову, Казани. На огромных просторах Сибири был лишь один университетский центр развития науки — Томск. В послереволюционное время картина совершенно меняется. Возникает множество новых научных центров и учреждений не только в центральных городах России, но и во всех союзных республиках, в которых создаются национальные академии наук, университеты и другие вузы. В развитие зоологии, так же как и науки в целом, вносится плановость. Разработка зоологических проблем тесно связывается с задачами народного хозяйства. Интенсивно ведется изучение фауны Советского Союза, которое направляется крупнейшим научным центром — Зоологическим институтом Академии наук СССР в Ленинграде, где издается включающая многие десятки томов «Фауна СССР».

В разработке проблем сравнительной анатомии и экологии ведущую роль играет Институт эволюционной морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова Академии наук СССР в Москве. В СССР работали и работают много выдающихся зоологов. Вокруг некоторых из них создались большие коллективы учеников и сотрудников — научные школы. Успешно развиваются сравнительная анатомия и эмбриология беспозвоночных животных в тесной связи с разработкой проблем филогении. В этом направлении особенно большой вклад принадлежит В. М. Шимкевичу, В. Н. Беклемишву, П. П. Иванову, В. А. Догелю, А. А. Захваткину, А. В. Иванову, Н. А. Ливанову, Д. М. Федотову. Широкий размах приобретают исследования по паразитическим беспозвоночным, в изучении которых сочетаются разработка теоретических проблем с решением задач большой практической значимости. Возникает несколько крупных паразитологических школ. Создатель одной из них — акад. Е. Н. Павловский разработал учение о природной очаговости трансмиссивных заболеваний (с. 423). Акад. К. И. Скрябин — глава обширной школы гельминтологов (гельминтология — наука о паразитических червях), проведшей грандиозную работу по изучению состава фауны гельминтов на территории СССР и разрабатывающей методы борьбы с гельминтами.

Большая научная школа сформировалась вокруг В. А. Догеля — создателя экологического направления в паразитологии, которое ставит своей задачей изучение зависимости паразитофауны от условий, окружающих животное-хозяина, и от физиологического состояния последнего.

Паразитологические исследования широко развернулись в союзных республиках. Крупная паразитологическая школа возникла на Украине, где ее возглавляет акад. А. П. Маркевич.

Исключительно велики объем и значение выполненных в СССР энтомологических работ (энтомология — наука о насекомых). Большой коллектив советских энтомологов, состоящий из сотен научных работников, изучает систему насекомых, их строение, экологию, а также значение для народного хозяйства и здоровья человека. Среди насекомых имеется много опасных вредителей сельскохозяйственных культур, переносчиков возбудителей ряда опасных заболеваний человека и домашних животных и т. п. Наряду с вредными насекомыми имеются и полезные виды — опылители культурных растений, продуценты ряда ценных продуктов: меда, натурального шелка и т. п. В области энтомологии трудились и трудятся выдающиеся русские и советские ученые: Н. А. Холодковский, М. Н. Римский-Корсаков, Б. Н. Шванвич, А. С. Данилевский, А. П. Семёнов-Тян-Шанский, Г. Я. Бей-Биенко, А. А. Штакельберг, А. С. Мончадский, М. С. Гиляров, В. П. Пospelов и многие другие.

Выше приведен краткий очерк лишь основных моментов развития зоологии. Зоология — наука, всесторонне изучающая животный мир: его многообразие (систематика), строение и жизнедеятельность животных (морфология и физиология), их распространение (зоогеография), связь со средой обитания (экология), закономерности индивидуального (эмбриология) и исторического развития. Зоология тесно связана с практической деятельностью человека. Изучение животного мира необходимо для его охраны и реконструкции.

В предыдущем разделе подчеркивалось, что история развития зоологии тесно связана с историей формирования основных принципов систематики животных. И действительно, разобраться во всем многообразии фауны Земли было бы невозможно, если бы ученые не имели в руках универсального аппарата, позволяющего им точно фиксировать положение изучаемых и описываемых организмов на филогенетическом древе животного царства. Таким аппаратом является современная систематика, возникшая в результате кропотливой работы многих зоологов на протяжении всей истории развития науки. На смену часто весьма формальным построениям прошлого приходит естественная система, в которой ученые стремятся отразить реальные пути эволюции животного мира.

В настоящее время царство животных принято делить на серию взаимоподчиненных систематических категорий — таксонов. Основной таксон — «вид». Для обозначения видов используется принцип бинарной номенклатуры, разработанный еще К. Линнеем. Каждому виду присваивается латинское название, состоящее из двух слов. Первое слово — существительное — название рода, в который объединена группа близких видов, второе — обычно прилагательное — название вида. Так, например, научное название белянки капустной — *Pieris brassicae*, тогда как близкородственные виды, относимые к тому же роду — *Pieris*, называются: репница — *Pieris rapae*, брюквенница — *Pieris napi* и т. д. Двойные названия удобны, так как сразу указывают на родовую принадлежность данного вида.

Если название вида установлено по правилам «Международного кодекса зоологической номенклатуры», то оно считается обязательным для всех: кто бы и где бы ни писал о данном виде, должен употреблять только это название. Правильным наименованием вида считается только установленное раньше всех других; название, предложенное позднее, не признается. Однако первое по времени название закономерно лишь тогда, когда оно сопровождается достаточно ясным описанием вида или хотя бы его изображением.

Близкородственные роды объединяются в семейства, семейства — в отряды, отряды — в классы. Высший таксон современной систематики — тип, который объединяет несколько родственных классов. Очень часто зоологами используются «промежуточные» таксоны: подтипы, подклассы, надотряды, подотряды и т. п., объединяющие в пределах данного таксона группы более низкого ранга. Например, классы в пределах типа могут быть сгруппированы в несколько подтипов.

Для примера укажем основные систематические категории, к которым причисляется какой-нибудь определенный вид, скажем, белянка капустная.

Тип Arthropoda — Членистоногие
 Подтип Tracheata — Трахейные
 Класс Insecta — Насекомые
 Подкласс Ectognatha — Открыточелюстные
 Отряд Lepidoptera — Чешуекрылые, или Бабочки
 Подотряд Frenata — Разнокрылые бабочки
 Семейство Pieridae — Белянки
 Род Pieris — Белянка
 Вид Pieris brassicae — Белянка капустная.

В основу принимаемой в настоящей книге системы животного мира положены следующие 23 типа:

1. Саркомастигофоры (Sarcomastigophora)
2. Споровики (Sporozoa)
3. Кнidosпоридии (Cnidosporidia)
4. Микроспоридии (Microsporidia)
5. Ресничные, или Инфузории (Ciliophora)
6. Пластинчатые (Plasozoa)
7. Губки (Spongia, или Porifera)
8. Кишечнополостные (Coelenterata, или Cnidaria)
9. Гребневники (Ctenophora)
10. Плоские черви (Plathelminthes)
11. Немертины (Nemertini)
12. Первичнополостные черви (Nemathelminthes)
13. Скребни (Acanthocephala)
14. Аннелиды, или Кольчатые черви (Annelida)
15. Членистоногие (Arthropoda)
16. Онихофоры (Onichophora)
17. Моллюски (Mollusca)
18. Щупальцевые (Tentaculata)
19. Иголкожные (Echinodermata)
20. Полухордовые (Hemichordata)
21. Погонофоры (Pogonophora)
22. Шестинкочелюстные (Chaetognatha)
23. Хордовые (Chordata).

Chordata, к которым в качестве одного из подтипов относятся. Позвоночные (Vertebrata), нами не рассматриваются.

В современной зоологии, кроме того, явно ощущается необходимость классифицировать и высшие систематические категории — типы. Под одним названием объединяют сходные по существенным признакам родственные типы.

Так, всех животных естественно делить на Одноклеточных (Protozoa) и Многоклеточных (Metazoa).

Все типы многоклеточных естественно распадаются на три большие группы (надразделы): Фагоцителлообразные (Phagocytellozoa) с одним типом — пластинчатые животные (Plasozoa). Низшие многоклеточные (Parazoa) тоже с одним типом — Губки (Spongia) и остальные многоклеточные (Eumetazoa), включающие все оставшиеся типы животных и распадающиеся на Лучистых (Radiata) и Билатеральных многоклеточных (Bilateria).

В дальнейшем изложении мы примем следующие подразделения животного царства на группы, стоящие выше типа:

Подцарство

Надраздел

Раздел

Подраздел.

Нужно, однако, иметь в виду, что перечисленные подразделения, стоящие над типом, не следует рассматривать как систематические (таксономические) категории. Высшей таксономической категорией остается тип, распадающийся на ряд подчиненных ему систематических единиц, из которых низшая — это вид. Группировки, стоящие выше типа, позволяют подчеркнуть, с одной стороны, уровень морфофизиологической дифференцировки, а с другой — родственные (филогенетические) связи между типами.

ПОДЦАРСТВО ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ

К одноклеточным (Protozoa) относятся животные, тело которых морфологически соответствует одной клетке, будучи вместе с тем самостоятельным организмом со всеми присущими организму функциями.

Простейшие — это организмы на клеточном уровне организации. В морфологическом отношении тело их равноценно клетке, но в физиологическом представляет целый самостоятельный организм. Подавляющее большинство их микроскопически малых размеров. Общее число известных видов превышает 30 000.

По сравнению с другими типами животного мира простейшие стали известны сравнительно недавно, со времени изобретения микроскопа. Первые описания простейших относятся ко второй половине XVII в. Само же понятие о простейших как одноклеточных организмах было сформулировано лишь в середине XIX в. Келликером и Зибольдом.

Строение простейших чрезвычайно разнообразно, но все они обладают чертами, характерными для организации и функции клетки. Два основных компонента тела простейших — цитоплазма и ядро. Цитоплазма ограничена наружной мембраной, которая, как показывает электронный микроскоп, имеет толщину около 7,5 нм¹ и состоит из трех слоев, примерно по 2,5 нм каждый. Эта основная мембрана, состоящая из белков и липидов и регулирующая поступление веществ в клетку, у многих простейших усложняется дополнительными структурами, увеличивающими толщину и механическую прочность наружного слоя цитоплазмы. Таким образом возникают образования типа пелликулы (табл. I. I) и оболочки, которые будут рассмотрены ниже при описании отдельных типов и классов простейших.

Цитоплазма простейших обычно распадается на два слоя — наружный, более светлый и плотный, — эктоплазму и внутренний, снабженный многочисленными включениями, — эндоплазму. В цитоплазме локализируются общеклеточные органоиды: митохондрии (табл. II.3), эндоплазматическая сеть, рибосомы, элементы аппарата Гольджи. Кроме того, в цитоплазме многих простейших могут присутствовать разнообразные специальные органеллы. Особенно широко распространены различные фибриллярные образования — опорные и сократимые волокна, сократительные вакуоли, пищеварительные вакуоли и др. Простейшие обла-

¹ 1 нм равен 10⁻⁶ мм.

дают типичным клеточным ядром, одним или несколькими. Прежние представления о примитивности структуры и формах деления ядра простейших в свете современных данных не соответствуют действительности. Ядро Protozoa обладает типичной двухслойной ядерной оболочкой, пронизанной многочисленными порами (табл. II.4). Содержимое ядра состоит из ядерного сока (кариоплазмы), в котором распределен хроматин из ядерного материала и ядрышки. Хроматин представляет собой деспирализованные хромосомы, слагающиеся из ДНП — дезоксирибонуклеопротеидов, в свою очередь, состоящих из дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК) и белков типа гистонов. Ядрышки, которых может быть одно, несколько или много, — это скопления ультрамикроскопических гранул типа рибосом, состоящие из рибонуклеиновой кислоты (РНК) и белков. Экспериментально доказано, что синтез РНК у простейших, как и в клетках многоклеточных, происходит в ядре, откуда РНК различного назначения переходит в цитоплазму и участвует в биосинтезе белка на рибосомах. Ядро простейших слагается из тех же структур и биохимических компонентов, что и ядро клеток многоклеточных животных. При всем этом ядра простейших характеризуются исключительным морфологическим многообразием. Они варьируют по размеру, количеству кариоплазмы, числу и характеру распределения ядрышек, их расположению в ядре, отношению к centrosome (клеточному центру) и т. п. Разнообразны и формы деления ядра простейших. Однако в настоящее время доказано, что во всех случаях деление ядра Protozoa есть митоз, которому предшествует типичный митотический цикл ДНК. Формы митоза простейших гораздо многообразнее, чем в клетках многоклеточных. Недавно существовавшие представления о том, что у некоторых простейших имеют место примитивные формы митоза, при которых не происходит продольного удвоения хромосом и к которым не применим закон постоянства числа хромосом и их индивидуальности, должны быть оставлены.

Все закономерности митоза в полной мере распространяются и на простейших, обладающих вполне типичными ядрами. В прогрессивной эволюции некоторых групп простейших происходило многократное увеличение хромосомных комплексов, приводящее к высокой степени полиплоидии. Такой путь филогенеза ядерных структур имеет место в эволюции радиолярий, инфузорий (см. ниже). Полиплоидизация — это один из путей прогрессивной эволюции на клеточном уровне организации. Другим своеобразным путем изменения ядра у простейших служит дифференцировка ядер на генеративные и вегетативные. Это происходит у инфузорий, некоторых фораминифер и миксоспорицидий.

Жизненный цикл. Клетки, входящие в состав многоклеточного организма (за исключением половых), не имеют жизненного цикла, они дифференцируются, входя в состав той или иной ткани, того или иного органа, и выполняют функции, направленные на сохранение целостности и жизни многоклеточного организма. Жизнь многих клеток при этом оказывается кратковременной, они уступают место новым поколениям таких же клеток, как, например, эпителиальные клетки кожи или кишечника. Другие, напротив (нервные клетки), сохраняются в течение всей жизни многоклеточного организма и погибают лишь вместе с ним. В отличие от соматических клеток многоклеточных простейших характеризуются наличием жизненного цикла. Последний слагается из ряда следующих друг за другом стадий, которые в существовании каждого вида повторяются с определенной закономерностью. Это явление называется циклическостью, а отрезок жизни вида между двумя однозначными стадиями составляет его жизненный цикл. Чаще всего цикл начинается стадией зиготы, отвечающей оплодотворенному яйцу многоклеточ-

ных. За этой стадией следует однократно или многократно повторяющееся бесполое размножение, осуществляемое путем клеточного деления. Затем следует образование половых клеток (гамет), попарное слияние которых вновь дает зиготу. Последняя или непосредственно превращается в вегетативную стадию, или предварительно делится один или несколько раз.

Важная биологическая особенность многих простейших — способность к инцистированию. При этом животные округляются, сбрасывают или втягивают органеллы движения, выделяют на своей поверхности плотную оболочку и переходят от активной жизни в состояние покоя. В инцистированном состоянии простейшие могут переносить резкие изменения окружающей среды (подсушивание, охлаждение и т. п.), сохраняя жизнеспособность. При возвращении благоприятных для жизни условий цисты раскрываются и простейшие выходят из них в виде активных, подвижных особей.

Среды обитания простейших. Простейшие обладают широким всеветным распространением. Множество их живет в море. Некоторые входят в состав бентоса на различных глубинах — от литорали до абиссали (фораминиферы, инфузории, жгутиконосцы). Многочисленные виды радиолярий, жгутиконосцев и инфузорий являются компонентами морского планктона. Многие простейшие (жгутиконосцы, инфузории, корнежки) входят в состав пресноводного бентоса и планктона. Существуют некоторые виды, живущие во влажной почве. Наконец, широкое распространение среди всех классов простейших получил паразитизм. Многие виды паразитических простейших вызывают тяжелые заболевания человека, домашних и промысловых животных. Некоторые виды паразитируют в растениях. Таким образом, простейшие имеют важное практическое значение для медицины, ветеринарии, сельского хозяйства.

Сказанное о распространении простейших показывает, что многие группы их находятся в состоянии биологического прогресса и обнаруживают различные приспособления к условиям жизни в разнообразных средах обитания.

Классификация Protozoa. Простейших еще недавно рассматривали как один тип животного мира. В настоящее время, главным образом благодаря исследованиям с электронным микроскопом, установлено, что в пределах подцарства Protozoa существуют разные планы строения. Поэтому в современной систематике простейших разделяют на 5 самостоятельных типов: I Саркомастигофоры (Sarcomastigophora), II Споровики (Sporozoa), III Кнidosпоридии (Cnidosporidia), IV Микроспоридии (Microsporidia), V Ресничные, или Инфузории (Ciliophora).

ТИП САРКОМАСТИГОФОРЫ (SARCOMASTIGOPHORA)

К саркожгутиконосцам (Sarcomastigophora) относятся свободноживущие или паразитические простейшие, органоидами движения которых служат непостоянные выросты цитоплазмы — ложные ножки или бичевидные выросты — жгутики. Иногда оба этих типа органоедов движения существуют одновременно или последовательно в ходе жизненного цикла. Тип Sarcomastigophora распадается на классы саркодовых (Sarcodina) и жгутиконосцев (Mastigophora).

КЛАСС I. САРКОДОВЫЕ (SARCODINA)

В течение всего или большей части жизненного цикла органоеды движения — псевдоподии.

Главная масса саркодовых — обитатели морей. Наряду с морскими видами имеется немало пресноводных, почвенных и небольшое число паразитов. Общее число современных видов саркодовых около 10 000. В пределах класса различается 3 подкласса: 1. Корненожки (Rhizopoda). 2. Лучевики (Radiolaria) и 3. Солнечники (Heliozoa).

ПОДКЛАСС 1. КОРНЕНОЖКИ (RHIZOPODA)

Корненожки характеризуются разнообразной формой, подвижными псевдоподиями и отсутствием дифференцировки цитоплазматического тела на более или менее постоянные зоны. В подклассе Rhizopoda различают 3 отряда: 1. Амебы (Amoebina). 2. Раковинные корненожки (Testacea). 3. Фораминиферы (Foraminifera).

Отряд 1. Амебы (Amoebina). Низшие, наиболее просто устроенные корненожки, лишенные скелета. Большинство амеб — обитатели пресных вод. Некоторые виды живут в море, а также в почве. Небольшое число — паразиты.

Строение и физиология. Размеры амеб различны: от 10—15 мкм до

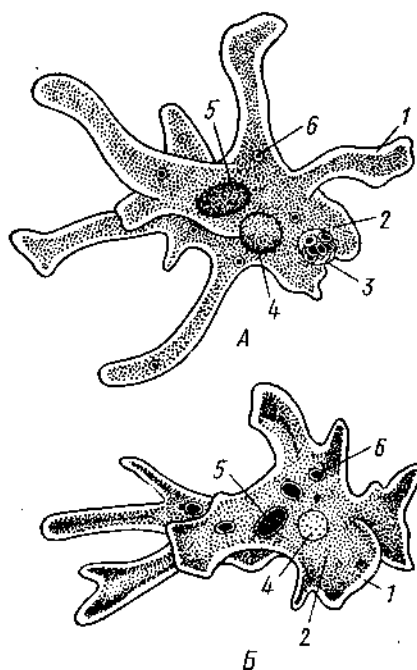


Рис. 1. Амеба *Amoeba proteus* (по Дофлейну).

А — захватывающая пищу; Б — ползущая (×200):

1 — эктоплазма, 2 — эндоплазма, 3 — заглываемые пищевые частицы, 4 — сократительная вакуоль, 5 — ядро, 6 — пищеварительные вакуоли

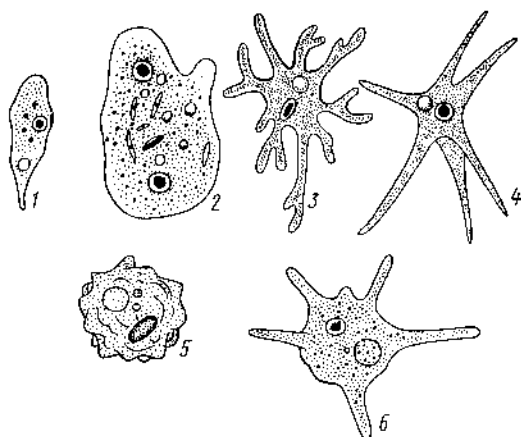


Рис. 2. Формы псевдоподий у различных видов амеб (по Дофлейну):

1 — *Amoeba limax*, 2 — *Pelomyxa binucleata*, 3 — *Amoeba proteus*, 4 — *A. radiosa*, 5 — *A. verrucosa*, 6 — *A. polypodia*

2—3 мм. Большинство амеб одноядерны, но есть и многоядерные виды. Рассмотрим в качестве примера обычную пресноводную амебу — протей (*Amoeba proteus*). Это довольно крупная амеба размером около 0,5 мм (рис. 1). Рассматривая ее под микроскопом, видим многочисленные разнообразной формы выросты — псевдоподии, или ложные ножки. Легко наблюдать, как форма псевдоподий все время меняется и благодаря этому происходит передвижение животного, которое обычно прикрепляется к субстрату. Происходит медленное перетекание амебы с места на мес-

то. Снаружи тело ее покрыто тонкой цитоплазматической мембраной (7,5 нм), за которой идет слой прозрачной довольно плотной эктоплазмы. Далее располагается зернистая полужидкая эндоплазма, составляющая основную массу тела животного.

При формировании псевдоподии появляется сначала небольшой выступ эктоплазмы. Потом он растет и в него входит, как бы вливаясь, часть жидкой эндоплазмы. Псевдоподии амёб обычно не образуют разветвлений. Форма их может широко варьировать в зависимости от условий среды (рН, температура, содержание солей в воде и др.). Разные виды амёб отличаются по числу и форме псевдоподий (рис. 2). Последние могут быть короткими, длинными, тупыми, заостренными на концах и т. п. Быстрота движения *Amoeba proteus* составляет при благоприятных условиях примерно 200 мкм в минуту.

Передвигаясь, амёбы наталкиваются на различные мелкие объекты: одноклеточные водоросли, клетки бактерий, частицы органического детрита, мелких простейших и т. п. Если объект достаточно мал, амёба обтекает его со всех сторон и он вместе с небольшим количеством жидкости оказывается внутри цитоплазмы простейшего. Таким образом в эндоплазме образуются пищеварительные вакуоли. Внутрь последних из эндоплазмы поступают пищеварительные ферменты, и происходит внутриклеточное пищеварение. Жидкие продукты переваривания поступают в эндоплазму. Амёбы обладают ферментами, расщепляющими белки, углеводы и липиды. Вакуоль с неперевавшими остатками пищи подходит к поверхности тела и выбрасывается наружу. У амёб нет ни постоянного рта, ни порошницы (отверстие для выведения экскрементов). У *Amoeba proteus* пищей служат другие мелкие простейшие и одноклеточные водоросли. Описанный способ заглатывания оформленной пищи при посредстве псевдоподий называется фагоцитозом. Наряду с ним недавно (главным образом благодаря применению для исследования электронного микроскопа) открыт другой способ поступления веществ снаружи в тело амёбы, который называется пиноцитозом. Этим путем поглощаются жидкие вещества. Снаружи внутрь цитоплазмы впячивается тонкий канал, имеющий форму трубочки, в которую засасывается окружающая амёбу жидкость. Затем образующаяся пиноцитозная вакуоль отшнуровывается и оказывается лежащей внутри цитоплазмы. При помощи этого механизма амёба как бы «пьет» жидкость. Обычно пиноцитозные каналы и вакуоли очень малы (меньше микрометра) и поэтому их удастся рассмотреть лишь на ультратонких срезах с применением электронного микроскопа.

Кроме пищеварительных вакуолей в теле амёб находится еще одна так называемая сократительная, или пульсирующая, вакуоль. Это пузырьки водянистой жидкости, который периодически нарастает, а затем, достигнув определенного объема, лопается, опорожняя свое содержимое наружу. Вскоре на том же месте снова появляется маленькая капелька, продельвающая тот же цикл. Промежуток между двумя пульсациями вакуоли у разных амёб равен 1—5 мин. Основная функция сократительной вакуоли — регуляция осмотического давления внутри тела простейшего. Вода из окружающей среды проникает в тело амёбы через наружную мембрану осмотически. Концентрация различных растворенных веществ в теле амёбы выше, чем в пресной воде, благодаря чему создается разность осмотического давления внутри и вне тела простейшего. Однако в организме простейшего есть своего рода откачивающий аппарат, периодически выводящий избыток воды из тела, — сократительная вакуоль. Подтверждением этой функции вакуоли служит распространение их преимущественно у пресноводных простейших. У морских и па-

разитических форм, окруженных жидкостью с более высоким, чем в пресной воде, осмотическим давлением, сократительные вакуоли обычно отсутствуют или же сокращаются очень редко.

Сократительная вакуоль кроме осморегуляторной функции частично выполняет и выделительную функцию, выводя вместе с водой в окружающую среду продукты обмена веществ. Однако основная функция выделения осуществляется непосредственно через наружную мембрану. Известную роль играет, вероятно, сократительная вакуоль и в процессе дыхания, ибо проникающая в результате осмоса в цитоплазму вода несет растворенный кислород.

В эндоплазме амёб находится пузырьковидное ядро, богатое ядерным соком и обладающее всеми компонентами клеточного ядра — оболочкой, пронизанной многочисленными порами, ядерным соком, хроматином и одним или несколькими ядрышками. Существуют некоторые виды амёб, обладающие не одним, а несколькими ядрами.

Многие виды свободноживущих амёб (особенно те, которые живут в почве) способны при наступлении неблагоприятных условий (например, подсыхании) инцистироваться. При этом амёба втягивает псевдоподии, округляется и выделяет вокруг себя прочную двойную оболочку белковой природы. В таком неактивном состоянии амёбы могут сохраняться долгое время (месяцами), а затем вновь переходить к активной жизни.

Размножение. Амёбам свойственно бесполое размножение, осуществляемое путем деления надвое. Этот процесс начинается с

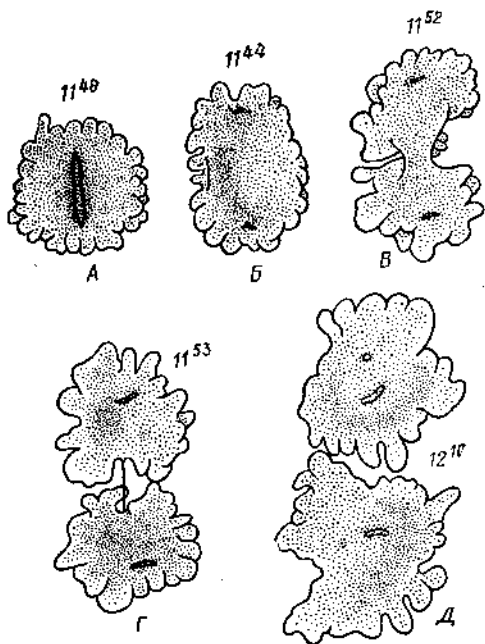


Рис. 3. *Amoeba proteus*.

А—Д — последовательные стадии деления (по Греллю):
цифры — часы прохождения отдельных стадий

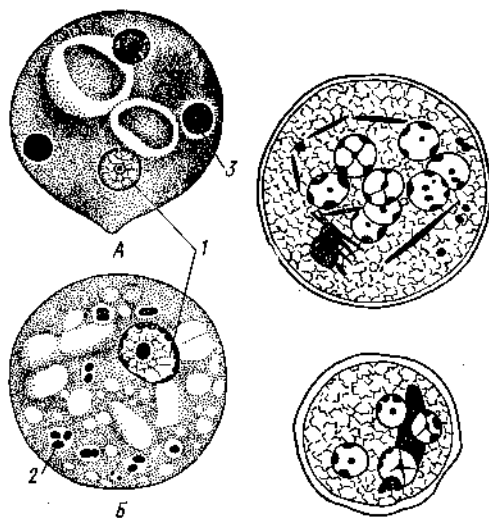


Рис. 4. Амёба из кишечника человека (по Веньону). А — дизентерийная амёба (*Entamoeba histolytica*); Б — кишечная амёба (*Entamoeba coli*):

1 — ядро, 2 — заглоченные бактерии, 3 — заглоченные эритроциты

Рис. 5. Цисты кишечной амёбы (вверху) и дизентерийной амёбы (внизу). В цистах видны ядра (у кишечной амёбы их восемь, у дизентерийной — четыре) и хроматинные тельца (по Кофойду)

митотического деления ядра. Наблюдения авторов, считающих, что ядра амев делятся путем amitоза, оказались ошибочными. На теле появляется легкий перехват, постепенно врезающийся в тело простейшего и перешнуровывающий ее на две дочерние особи (рис. 3). В период деления прием пищи обычно прекращается.

Кишечные амевы человека и их значение. В кишечнике человека и ряда позвоночных обитает большое количество видов паразитических амев, которые питаются содержимым кишечника, бактериями и большей частью не причиняют никакого вреда хозяину. Примером может служить кишечная амeba человека — *Entamoeba coli* (рис. 4). Однако среди обитающих в кишечнике человека амев имеется один вид — дизентерийная амeba — *Entamoeba histolytica*, который может быть возбудителем тяжелой формы кишечного колита — амебиоза. Амeba эта имеет 20—30 мкм в диаметре, подвижна (рис. 4, 5). Живет она в толстых кишках

человека и обычно питается бактериями, не нанося никакого вреда. Подобное явление, когда патогенный паразитический организм не проявляет своей патогенности, называется носительством. Но в ряде случаев дизентерийная амeba начинает вести себя иначе: проникает под слизистую оболочку кишки, начинает там питаться и усиленно размножаться. Слизистая кишечника изъязвляется, результатом чего бывает тяжелый кровавый понос (колит).

Распространение кишечных амев осуществляется при помощи цист, выходящих вместе с фекальными массами наружу. Цисты очень стойки и длительное время сохраняют жизнеспособность и инвазионность (способность к заражению при попадании в кишечник человека). По строению цист можно установить вид амевы. Кишечная амeba *Entamoeba coli* (рис. 5) имеет восьмиядерные цисты, тогда как дизентерийная (*Entamoeba histolytica*) — четырехядерные. В цистах есть особые ярко окрашивающиеся включения — хроматоидные тельца. При сильном заражении с экскрементами выводится до 300 млн. цист в день.

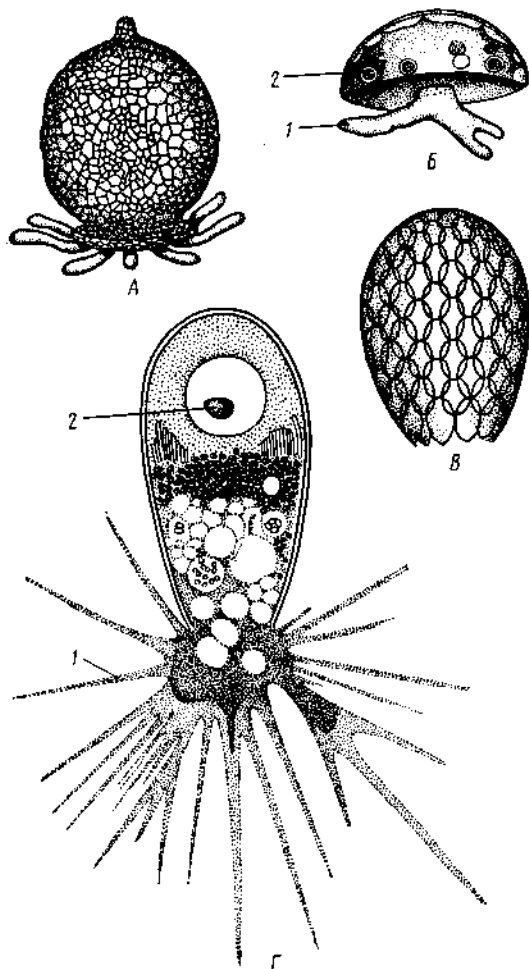


Рис. 6. Разные виды раковинных корненожек (по Полянскому из разных авторов). А — *Difflugia* sp.; Б — *Arcella vulgaris*, В — *Euglypha alveolata* — раковинка; Г — *E. alveolata* — живая корненожка с псевдоподиями:

1 — псевдоподии, 2 — ядро

Кишечные амобы человека распространены по всему Земному шару.
Отряд 2. Раковинные амобы (Testacea). Представители этого отряда отличаются от амоб защитной раковиной, одевающей тело. Раковина Testacea обычно имеет вид округлого или овального мешочка с отверстием (устьем), из которого выдаются псевдоподии, имеющие у

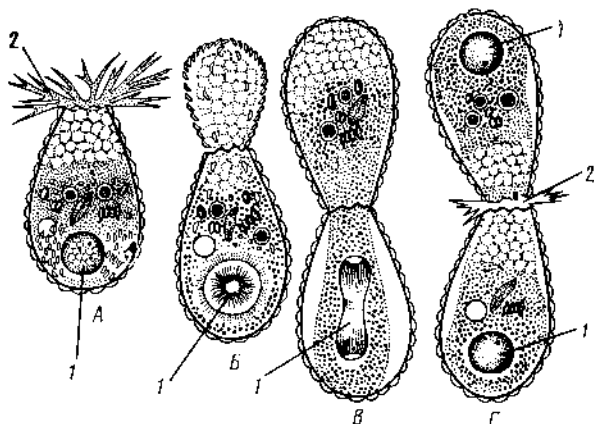


Рис. 7. Последовательные стадии бесполого размножения пресноводной корненожки *Euglypha alveolata* (по Швьякову). А — корненожка перед делением; Б — образование цитоплазматической почки; В — деление ядра, скелетные пластинки образуют новую раковину; Г — конец деления, одно из ядер переместилось в дочернюю особь:

1 — ядро, 2 — псевдоподии

разных видов неодинаковую форму и длину. Раковина у одних форм представляет тонкий слой плотного органического вещества, у других она образуется посторонними частицами (песчинки и т. п.), скеленными выделениями цитоплазмы (рис. 6).

Размножение раковинных амоб совершается, как и у представителей предыдущего отряда, делением надвое, причем одна из половинок выходит наружу через устье и окружается новой раковиной (рис. 7).

Раковинные корненожки распространены в пресных водах, встречаются преимущественно среди прибрежной растительности, на дне вблизи берега. Значительное число видов Testacea живет в торфяных болотах.

Отряд 3. Фораминиферы (Foraminifera). Строение и физиология. Фораминиферы, обитатели моря, устроены сложнее прочих корненожек. Число современных видов превышает 1000. Раковина фораминифер обнаруживает ряд этапов постепенного усложнения.

В наиболее простых случаях раковина состоит из плотного органического вещества — псевдохитина (рис. 8). Это вещество выделяется эктоплазмой. У других видов к этой тонкой пленке приклеиваются захваченные псевдоподиями посторонние частицы, главным образом песчинки. Получается хитиноидная основа, инкрустированная зернами кварца. Раковинки подобного типа массивны и тяжеловесны (например, роды *Hyperammina*, *Rhabdammina*, *Astrorhiza*, рис. 9, 3—7). У большинства современных фораминифер раковина тоже тонкой хитиноидной основы, но пропитанная углекислым кальцием. Обладая большой прочностью, раковины такого рода отличаются гораздо большей легкостью, чем инкрустированные.

Форма раковины фораминифер чрезвычайно разнообразна (рис. 9). У некоторых видов раковина имеет форму продолговатого мешка, у других вытягивается в трубку, у третьих эта трубка закручивается в спираль. Все это однокамерные формы (рис. 9, 1, 2, 8, 9, 10). Но у большинства фораминифер полость раковины поделена поперечными перегородками на камеры (многокамерные формы), которые сообщаются друг с другом отверстиями, имеющимися в перегородках. Взаимное расположение камер может быть различным (рис. 9). Они могут располагаться в один ряд, в два ряда, спирально и т. п. Каждая многокамерная корненожка начинает свою жизнь будучи однокамерной, причем эта первая камера меньше позднейших и называется зародышевой. Отверстие, сообщающее раковину с внешним миром и служащее для выхода псевдоподий, называется устьем. Помимо устья у многих корненожек все стенки раковины пронизаны тончайшими порами, тоже служащими для выхода ложноножек.

Строение псевдоподий у *Foraminifera*, которые называются ризоподиями, чрезвычайно своеобразно. Они представляют собой длинные тонкие переплетающиеся и сливающиеся нити (см. рис. 8), образующие вокруг раковинки сложную сеть. В ризоподиях осуществляется непрерывный ток цитоплазмы. По одной и той же ризоподии одни струи ее текут в центростремительном (к раковине), другие — в центробежном направлении. Ризоподии служат для улавливания и, частично, переваривания пищи, а также для передвижения животного. Они способны сокращаться и вытягиваться.

Размножение. Чередование поколений. Фораминиферы обладают сложным жизненным циклом, в который включаются две формы размножения — бесполое и половое. Некоторые стороны жизненного цикла их были изучены лишь за последнее время. Рассмотрим в качестве примера цикл развития однокамерной корненожки *Muxotheca arenilega* (рис. 10).

Описание цикла начнем с одной ядерной стадии (рис. 10, 1), которая называется гамонтом. Это название связано с ее дальнейшей судьбой. После некоторого периода свободной активной жизни ядро ее начинает многократно делиться и корненожка

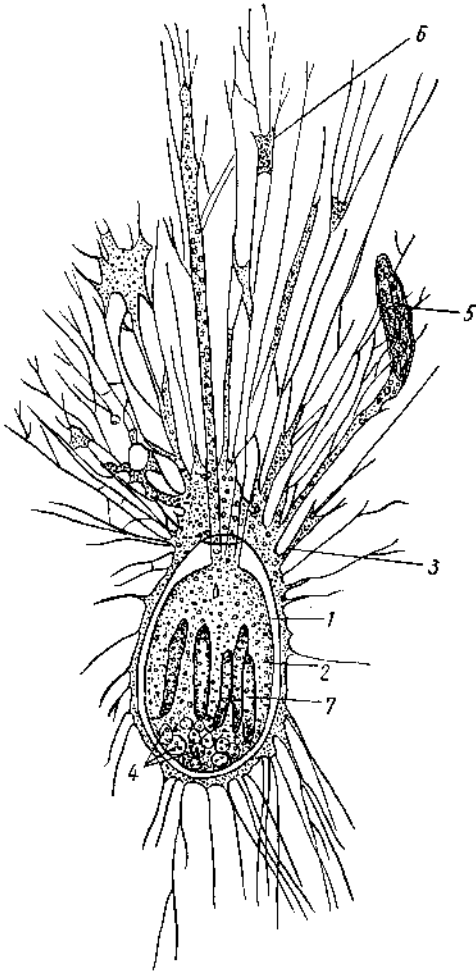


Рис. 8. Однокамерная примитивная фораминифера *Gromia oviformis* (по Ф. Шульце):

1 — хитиновая раковина, 2 — цитоплазма внутри раковины, 3 — цитоплазма, обтекающая раковину снаружи, 4 — ядра, 5 — захваченная ризоподиями диатомовая водоросль, 6 — анастомозы между ризоподиями, 7 — перевариваемые диатомовые водоросли внутри раковины

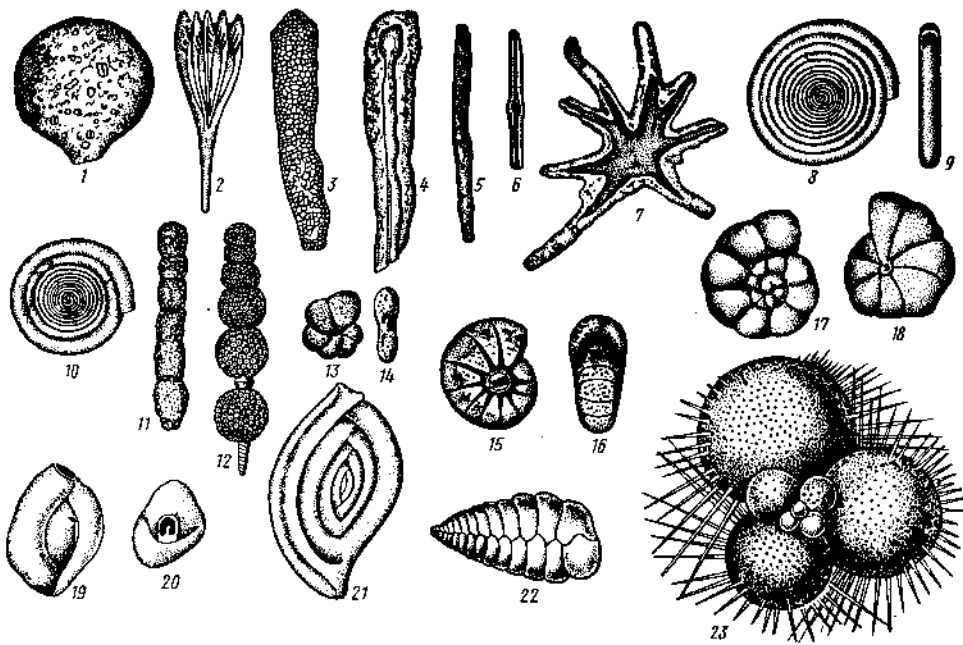


Рис. 9. Раковинки различных фораминифер (из Кешмена, Дофлейна и Ланга):
 1 — *Saccamina sphaerica*, 2 — *Lagena plurigera*, 3 — *Hyperammina elongata*, 4 — то же, в разрезе, 5 — *Rhabdammina linearis*, 6 — то же, в разрезе. 7 — *Astrorhiza limicola* 8 — *Ammodiscus incertus*, 9 — то же, со стороны устья, 10 — *Cornuspira involvens*, 11 — *Rheophax nodulosus*, 12 — *Nodosaria hispida*, 13 — *Haplophragmoides canariensis*, 14 — то же, со стороны устья, 15 — *Nonion umbilicatum*, 16 — то же, со стороны устья, 17 — *Discorbis vesicularis*, 18 — то же, вид со стороны основания, 19 — *Quinqueloculina seminulum* (вид сбоку), 20 — то же, со стороны устья, 21 — *Spiroloculina depressa*, 22 — *Textularia sagittula*, 23 — *Globigerina* sp.

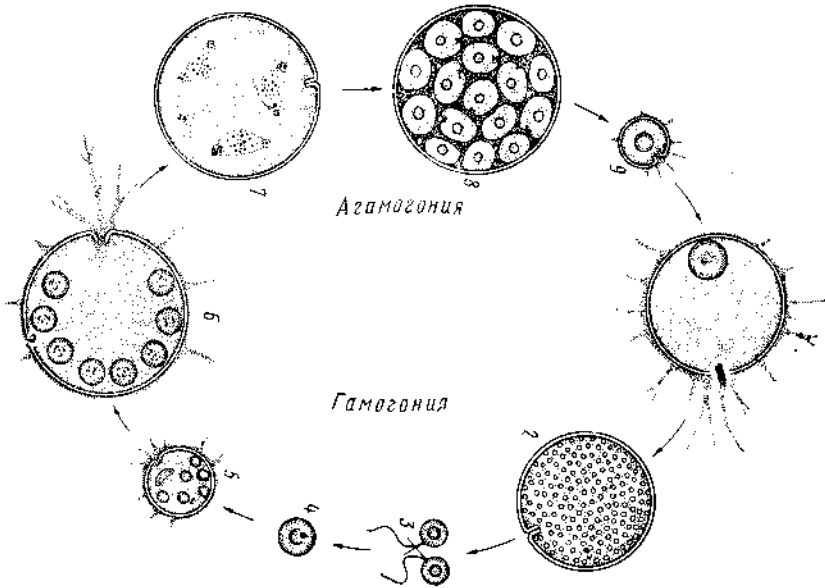


Рис. 10. Цикл развития фораминиферы *Mucotheca arenilega* (по Грелю):
 1 — одноядерный гамонт, 2 — гамонт после образования ядер гамет, 3 — копуляция гамет, 4 — зигота, 5 — молодой агамонт, 6 — растущий агамонт, 7 — мейоз (момент редукции); 8 — образование агамет, 9 — молодая агамета (гамонт)

становится многоядерной (рис. 10, 2). Вокруг каждого из ядер обособляется небольшой участок цитоплазмы и все тело корненожки распадается на множество мелких клеток, каждая из которых формирует два жгутика неравной длины. Клетки выходят из раковины паружу в морскую воду и попарно сливаются (рис. 10, 3). Таким образом, это половые клетки (гаметы), в результате слияния которых образуется зигота (рис. 10, 4). Она даст начало новому поколению, формирующему раковину и называемую агамонтом (рис. 10, 5, 6). В агамонте происходит постоянное увеличение числа ядер в результате их митозов и сам он увеличивается в размерах. Зигота обладает диплоидным комплексом хромосом, так же как и развивающийся из зиготы агамонт. После завершения его роста происходит еще два деления ядер (рис. 10, 7), которые являются редукционными (мейоз), и образующиеся в результате их ядра гаплоидны. Далее вокруг каждого ядра вновь обособляется участок цитоплазмы и все тело распадается на большое количество мелких одноядерных зародышей, именуемых агаметами (частица «а» по-гречески означает отрицание, так что их можно было бы назвать «негаметами»). Это бесполое размножение, которое ведет к образованию нового поколения с гаплоидным ядром. Каждая агамета окружается раковинкой и дает начало гамонту — поколению, с которого мы начали рассмотрение цикла и который далее вновь образует гаметы. Таким образом в жизненном цикле фораминиферы чередуются две формы размножения: половое (при посредстве гамет) и бесполое (через агаметы) и два поколения: гамонты (размножаются половым путем) и агамонты (размножаются бесполом путем).

Особенно замечательно в жизненном цикле фораминифер относительно недавно открытое чередование гаплоидной и диплоидной фаз. Мы видели, что редукция (мейоз) происходит здесь не перед образованием гамет, как это бывает у всех многоклеточных животных, а при образовании стадий бесполого размножения — агамет. Это единственный случай в животном мире, когда одно поколение гаплоидно, а другое диплоидно. Напротив, в растительном мире, где закономерно чередуются спорофит и гаметофит, происходит также и чередование гаплоидной (гаметофит) и диплоидной (спорофит) фаз ядра. Разумеется, это сходство не говорит о связи фораминифер с растениями, но представляет интересный пример конвергентного развития.

В деталях (строение гамет, их число, судьба гамонтов и т. п.) жизненные циклы фораминифер очень разнообразны, и мы не можем останавливаться на их подробном рассмотрении. Однако у всех изученных видов он складывается из двух поколений — полового и бесполого.

Большинство *Foraminifera* живет на дне водосмов, иногда на глубинах в тысячи метров, питаясь разными мелкими организмами. Лишь немногие виды, например *Globigerina*, входят в состав планктона. Раковинки этих видов снабжены обычно длинными радиальными шипами, сильно увеличивающими поверхность и позволяющими «парить» в толще воды.

Палеонтология и практическое значение. Корненожки входят в состав очень многих морских отложений, начиная с древнейших кембрийских. Толстые слои известняков, мела, зеленого песчаника и некоторых других осадочных пород состоят преимущественно из раковин фораминифер.

Благодаря малым размерам и большой распространенности корненожки во многих отношениях удобнее, чем остатки крупных организмов, для определения возраста геологических пластов при поисках нефти и других полезных ископаемых. Каждый пласт имеет свою характерную фауну корненожек. Поэтому в каждом нефтеносном районе достаточно один раз установить залегание нефти в определенном пласте для того, чтобы и в других местах узнавать о вероятной близости нефти по исследованию корненожек в

пробах пород, добываемых из буровых скважин. В СССР, США и других странах имеются специальные лаборатории для изучения распределения корненожек в нефтеносных слоях. Этот метод широко используется в практике геологоразведочных работ.

ПОДКЛАСС II. ЛУЧЕВИКИ (RADIOLARIA)

Строение и физиология. Сюда относятся Sarcodina, отличающиеся геометрической правильностью и необычайным разнообразием форм, что связано с наличием у них внутреннего скелета. Лучевики — исключительно морские животные, ведущие планктонный образ жизни. К этому подклассу относится 7—8 тыс. видов. Они встречаются на всех глубинах. Советские экспедиции находили радиоларий на глубинах, превышавших 8000 м. Наиболее многочисленны они в теплых морях.

Большинство радиоларий обладает минеральным сложно устроенным внутренним скелетом. Тело их в большинстве случаев шарообразно, но может быть и другой формы. От тела во все стороны отходят многочисленные нитевидные, частично анастомозирующие псевдоподии (рис. 11). Большинство лучевиков обладает одним крупным центрально расположенным ядром, но встречаются и многоядерные формы.

Ядро, занимающее, как правило, срединную часть клетки, окружено зоной гомогенной и довольно плотной внутрикапсулярной цитоплазмы

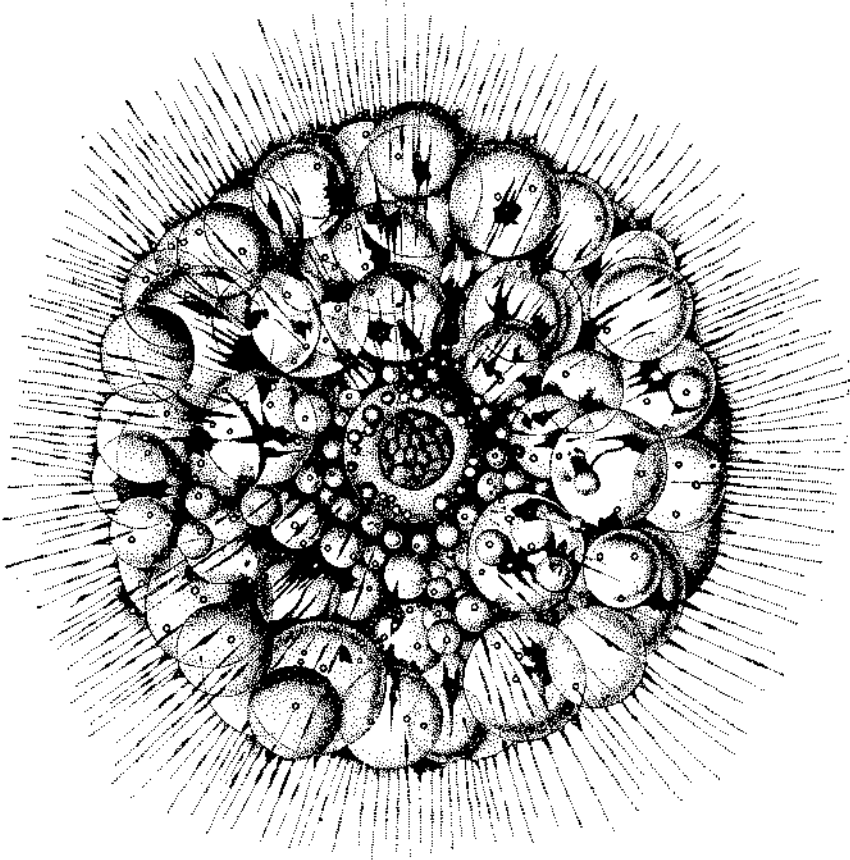


Рис. 11. Радиолария *Thalassophysa pelagica* (из Грассе). В центре видны крупное ядро и центральная капсула

(рис. 12). Дело в том, что эта часть тела радиолярии заключена в прочную центральную капсулу; последняя представляет собой пронизанную отверстиями (чаще многочисленными), состоящую из органического вещества кожистую мембрану, подобную, таким образом, на органическую раковину. Лишь у одного отряда *Acantharia* центральная капсула

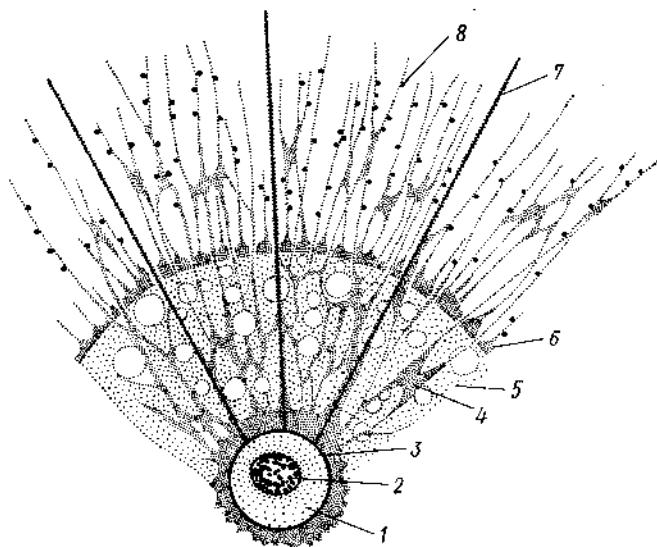


Рис. 12. Схема частей тела радиолярии (по Стрелкову):

- 1 — внутрикапсулярная цитоплазма, 2 — ядро, 3 — слой плотной цитоплазмы, прилегающий к центральной капсуле, 4 — проходящие через пенистый слой основания псевдоподий, 5 — пенистый слой, 6 — наружный уплотненный слой цитоплазмы, 7, 8 — псевдоподии

состоит из слоя уплотненной цитоплазмы или может даже совсем отсутствовать. Через отверстия внутрикапсулярная цитоплазма сообщается с ее более наружными частями — внекапсулярной цитоплазмой. Это разделение цитоплазмы радиолярий на две зоны не соответствует обычному для простейших делению на эктоплазму и эндоплазму и возникло в пределах подкласса лучевиков независимо от других групп простейших. Во внекапсулярной цитоплазме возникает дальнейшая дифференцировка (рис. 12).

Непосредственно к центральной капсуле прилежит слой зернистой плотной цитоплазмы. За ней снаружи следует обычно очень мощный слой пенистой цитоплазмы с многочисленными включениями — слизистыми, жировыми и т. п. Снаружи от этого слоя расположен тонкий периферический слой сетчатой цитоплазмы, непосредственно граничащий с наружной средой. Радиолярии обычно имеют псевдоподии двоякого характера. Одни из них берут начало от самого глубокого слоя внекапсулярной цитоплазмы, проходят через пенистый слой и выдаются наружу. Другие же непосредственно связаны с самым наружным слоем цитоплазмы. Именно эти псевдоподии образуют, анастомозируя друг с другом, сложную сеть, играющую основную роль в улавливании пищи (водоросли, другие простейшие и т. п.). Кроме описанных форм псевдоподий у многих лучевиков есть еще прямые не ветвящиеся аклоподии (напоминающие аналогичные образования у солнечников, с. 35), обладающие осевой скелетной нитью и расположенные более или менее строго радиально. Эти псевдоподии увеличивают общую поверхность тела

простейшего, что способствует «парению» в воде. К аксоподиям также могут прилипать пищевые частицы.

В цитоплазме лучевиков часто имеются одноклеточные симбиотические водоросли — зеленые (зоохлореллы) или желтоватые (зооксантеллы). Эти симбионты снабжают лучевика кислородом, сами же частично перевариваются и служат источником питания.

Лишь немногие лучевики лишены скелета. У большинства имеется сложно устроенный минеральный скелет, состоящий из окиси кремния или же из сернокислого стронция ($SrSO_4$) (отр. Acantharia). В скелете радиоларий сочетается прочность и легкость и выполняет он двоякую функцию — защищает тело простейшего и способствует парению в воде в результате увеличения поверхности путем образования различных выростов, например многочисленных игл. Часто скелет геометрически

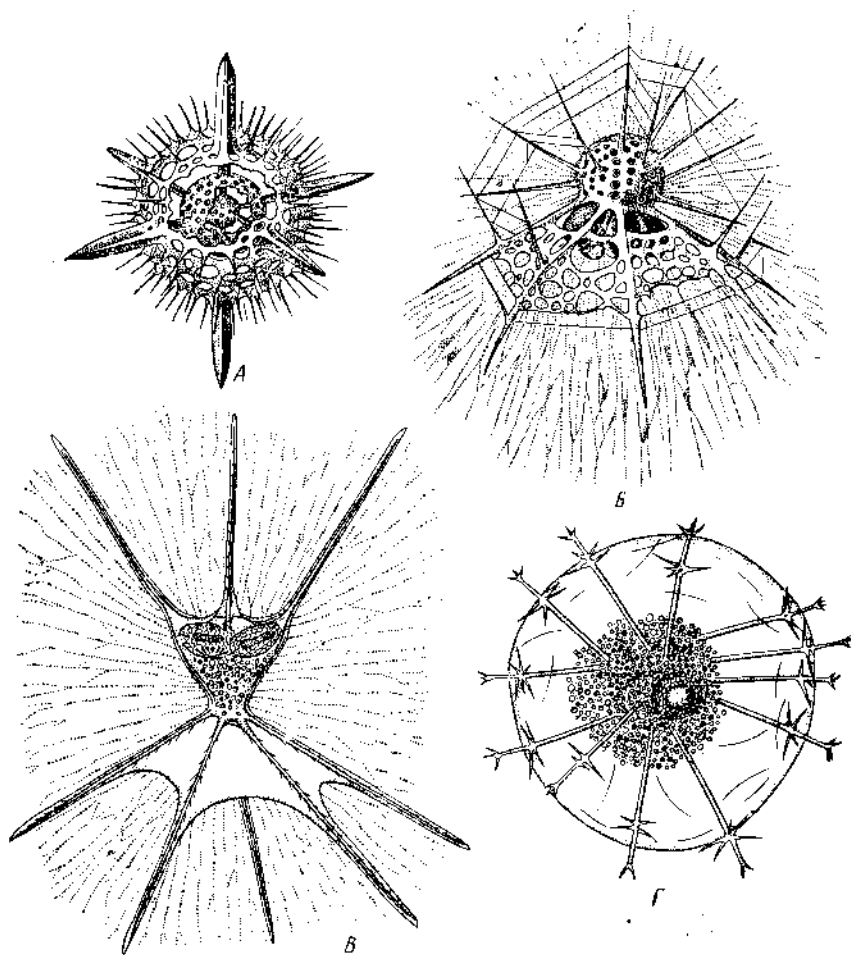


Рис. 13. Различные радиоларии (по Геккелю и др.). А — *Actinomma asteracantha* (отряд Spumellaria), три скелетные сферы, вложенные одна в другую; Б — *Arachnocorys circumtexta* (отряд Nassellaria), рисунок с живого экземпляра с псевдоподиями и лопастной центральной капсулой; В — *Tuscarrilla nationalis* (отряд Phaeodaria), рисунок с живого экземпляра с псевдоподиями, двумя центральными капсулами и скоплением экскреторных зерен; Г — *Autospathis variabilis* (отряд Phaeodaria) с ветвящимися скелетными иглами, центральной капсулой и скоплением экскреторных зерен

правильной формы (рис. 13). В нем могут сочетаться отдельные правильно расположенные иглы (спикулы), полые ажурные шары, вложенные друг в друга, различные, подчас причудливой формы образования, напоминающие колокольчики, головные уборы, короны и т. п. (рис. 13).

Размножение. До настоящего времени формы размножения радиолярий изучены еще недостаточно. Многие виды размножаются бесполом путем, делаясь надвое. При этом скелетные элементы либо распределяются между дочерними особями, либо у одной из дочерних особой скелет формируется заново. Ядро, расположенное в центральной капсуле, при этом делится надвое. Во время этого деления ядра наблюдается необычно большое число хромосом, превышающее 1000. В последнее время доказано, что большое число хромосом зависит от высокого уровня полиплоидности ядра. Подобные высокополиплоидные ядра радиолярий называются первичными. У немногих видов радиолярий, например у *Aulacantha scolymantha* из отряда Phaeodaria, наблюдался процесс распада первичного ядра на большое число вторичных ядер, обладавших небольшим числом хромосом. Вокруг каждого вторичного ядра обособляется участок цитоплазмы и получается стадия бесполого размножения, соответствующая агамете фораминифер (с. 30). Из такой агаметы далее развивается взрослая радиолярия, а в ядре происходит умножение числа хромосом и превращение его в первичное высокополиплоидное ядро. Процесс этот, однако, полностью еще не прослежен. Что касается полового процесса, то он известен пока лишь у немногих представителей отряда Acantharia. При этом тело радиолярий распадается на множество мелких двужгутиковых гамет, сливающихся затем попарно. Из зиготы развивается взрослая акантария.

Колонии. Громадное большинство Radiolaria одиночны, но у некоторых форм образуются шаровидные или колбасовидные колонии (рис. 14), содержащие в общей массе внекапсулярного вещества не одну, а множество центральных капсул, каждая из которых отвечает отдель-

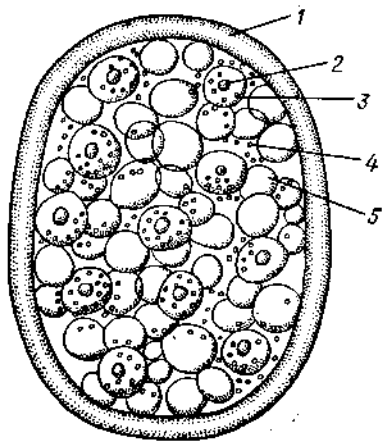


Рис. 14. Колониальная радиолярия *Collozoum* (по Геккелю):

1 — внекапсулярное вещество, 2 — жировые капли в центральных капсулах, 3—4 — зоохлореллы (симбиотические водоросли), 5 — вакуоли внекапсулярной цитоплазмы

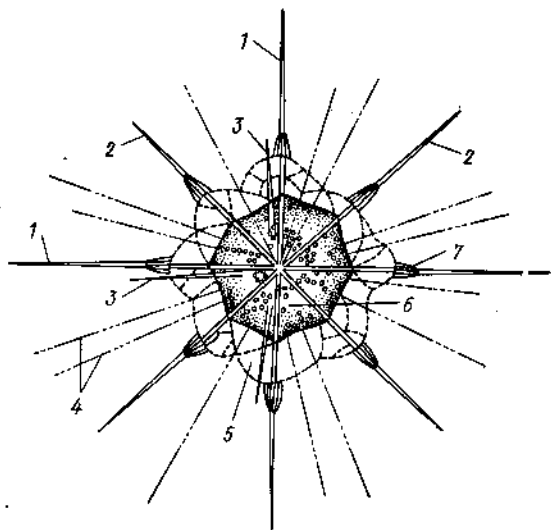


Рис. 15. Радиолярия *Acanthometra elastica* (отряд Acantharia) (по Бюкли):

1, 2, 3 — три расположенных в разных плоскостях венчика игл, 4 — псевдоподии, 5 — внекапсулярная цитоплазма, 6 — внутрикапсулярная цитоплазма, в ней разбросаны многочисленные ядра, 7 — мускульные волокна, прикрепляющиеся к цитоплазме и к иглам

ной особи. Такие колонии образуются из единственной первичной особи путем деления ядер и центральных капсул, тогда как внекапсулярная цитоплазма только растет, не принимая участия в делении. Колонии среди отряда *Spumellaria* могут достигать значительной величины — 1,5—2,0 см.

Классификация. В пределах подкласса радиолярий различают пять отрядов.

Отряд 1. Acantharia. Основу скелета акантарий, слагающегося из $SrSO_4$, составляют 20 радиально расположенных игл (рис. 15), сходящихся в центре животного. Иглы образуют 5 поясов по 4 иглы в каждом. Свободные концы игл торчат из тела простейшего наружу. Разная степень развития игл создает большое многообразие форм в пределах отряда. Скелетные иглы прикрепляются к наружному слою цитоплазмы при помощи мускульных волоконцев, способных к сокращению. При их сокращении или удлинении меняется общий объем тела простейшего. Это механизм очень тонкой «настройки» для поддержания акантарии в состоянии парения в толще морской воды. *Acantharia* обладают центральной капсулой, состоящей из уплотненной цитоплазмы. Наиболее примитивные представители этого отряда лишены центральной капсулы. Представитель — *Acanthometra elastica* (рис. 15).

Отряд 2. Spumellaria. Единичные виды отряда лишены скелета (см. рис. 11), но у большинства имеется разнообразно устроенный кремнеземный скелет. Наиболее примитивной и, вероятно, исходной формой служат мелкие иглы, разбросанные тангенциально в эктоплазме. В результате слияния игл образуются шары, нередко вложенные друг в друга и соединенные радиально идущими иглами. Центральная капсула с многочисленными порами. Представители: *Thalassicola muleata*, *Chromyodrymus abiatanus*.

Отряд 3. Nasselaria. Представители этого многочисленного отряда характеризуются очень разнообразным кремнеземным скелетом. Основой здесь является четырехлучевая спикула, к которой могут присоединяться дополнительные кольца. На этой основе возникают разнообразные подчас причудливые формы скелетов в виде ажурных шапочек, шлемов, шаров и т. п. (см. рис. 13). Центральная капсула нередко не сферическая, а вытянутая в длину, веретеновидная. Представитель — *Medusetta craspedota*.

Отряд 4. Phaeodaria. В высшей степени разнообразно устроен кремневый скелет представителей этого отряда, к которому относятся наиболее глубоководные виды (рис. 13). У некоторых имеются створки, окружающие центральную капсулу. Встречаются также разнообразные радиальные, нередко ветвящиеся иглы. Характерным признаком отряда служит строение центральной капсулы с одним или тремя крупными отверстиями вместо многочисленных пор. Характерно также наличие во внекапсулярной цитоплазме в области центрального отверстия капсулы особого образования, именуемого феоидиумом. Последний обычно окрашен пигментом в темный цвет и представляет скопление выделительных телец, а также пищевых включений и резервных веществ. Он всегда резко выделяется на фоне бесцветной цитоплазмы. Представитель — *Aulacantha scolymantha*.

Отряд 5. Sticholonchea. Своеобразные радиолярии, представленные пока единственным родом *Sticholonche*, найденным в Тихом океане и Средиземном море. Характеризуется вытянутым двусторонне-симметричным телом и наличием радиальных игл, расположенных 18—20 пучками.

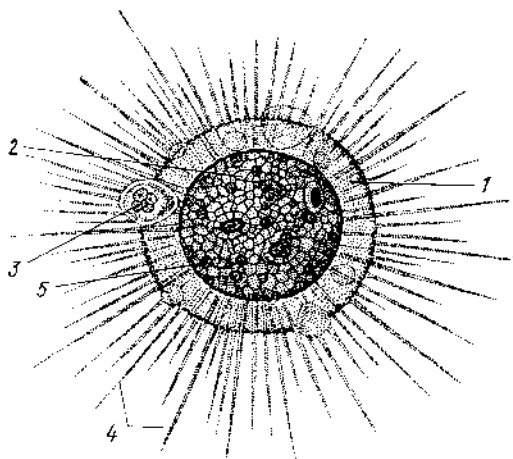
ПОДКЛАСС III. СОЛНЕЧНИКИ (HELIOZOA)

К солнечникам относятся всего несколько десятков видов пресноводных и морских простейших. От радиолярий они отличаются отсутствием центральной капсулы. Тело, чаще всего шаровидное, распадается на широкую зону эктоплазмы и эндоплазму (рис. 16). Имеются многочисленные радиально расположенные аксоподии (с. 32). В эндоплазме одно или несколько ядер. В эктоплазме пресноводных видов есть редко сокращающиеся пульсирующие вакуоли. Большинство видов лишено минерального скелета. Некоторые морские солнечники имеют решетчатый сферический скелет из кремнезема. Бесполое размножение путем деления. У некоторых видов описан половой процесс. Представитель *Actinosphaerium eichhorni*.

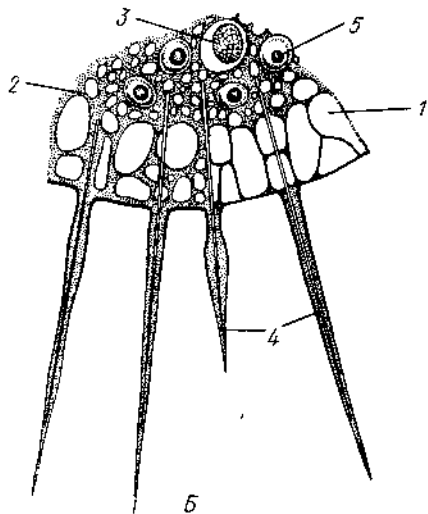
КЛАСС II. ЖГУТИКОНОСЦЫ (MASTIGOPHORA)

Класс жгутиконосцев характеризуется наличием жгутов, служащих органоидами движения. Их может быть один, два или множество. Мы видели, что и у саркодовых на известных стадиях жизненного цикла (у гамет) имеются жгутики. Но у них жгутиконосные стадии преходящи, тогда как у *Mastigophora* жгутики присутствуют постоянно в течение большей части жизненного цикла. Наряду с этим у немногих видов жгутиконосцев могут временно или постоянно присутствовать и псевдоподии (рис. 17). Все это указывает на близость и даже отсутствие резкой границы между саркодовыми и жгутиконосцами, что дает основание объединять эти два класса в тип *Sarcomastigophora*.

Жгутиконосцы представляют большой интерес в том отношении, что в пределах этого класса проходит как бы граница между растительным и животным миром. Представители ряда групп жгутиконосцев обладают хроматофорами, содержащими хлорофилл. Эти формы, как настоящие зеленые растения, способны на свету осуществлять фотосинтез. Другим жгутиковым свойствен гетеротрофный обмен — как все животные, они используют в



A



B

Рис. 16. Солнечник *Actinosphaerium eichhornii* (из Дофлейна). А — общий вид; Б — участок тела при большом увеличении:

1 — эктоплазма, 2 — эндоплазма, 3 — пища, 4 — аксоподии, 5 — ядро

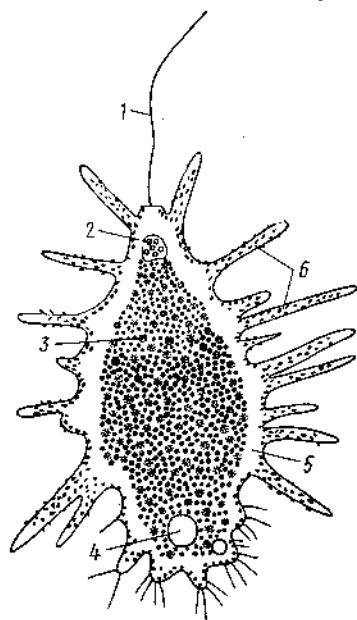


Рис. 17. Жгутиконосец *Mastigamoeba aspera* (по Ф. Шульце):

1 — жгутик, 2 — ядро, 3 — эндоплазма, 4 — сократительная вакуоль, 5 — эктоплазма, 6 — псевдоподии

качестве пищи готовые органические вещества. Имеются, наконец, виды, совмещающие обе формы обмена. Поэтому мы рассмотрим весь класс жгутиконосцев в целом, не выделяя из него растительные формы.

Класс Mastigophora распадается на два подкласса: 1. Phytomastigina (растительные жгутиконосцы, способные к фотосинтезу) и 2. Zoomastigina (животные жгутиконосцы с гетеротрофным типом обмена).

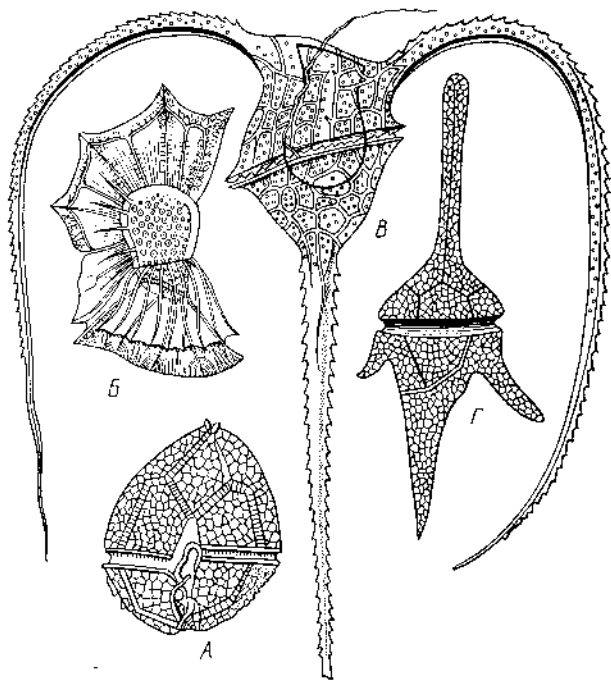


Рис. 18. Пащирные жгутиконосцы (А и Г по Рылову, Б и В по Геккелю). А — *Peridinium*; Б — *Ornithocercus*; В — *Ceratium tripos*; Г — *Ceratium hirsutinella*.

Строение и физиология. Размеры и форма тела жгутиконосцев довольно разнообразны: оно часто бывает яйцевидным, цилиндрическим, шаровидным, бутылковидным и т. п. Иногда, как у представителей отряда Dinoflagellata, тело может приобретать различные выросты и принимать причудливую форму (рис. 18). Цитоплазма делится на экто- и эндоплазму. У некоторых Mastigophora цитоплазма снаружи ограничена лишь элементарной мембраной (у тех немногих видов, которые способны образовывать псевдоподии). У других наружный слой эктоплазмы уплотняется и образует пелликулу, в результате чего тело простейшего теряет способность к изменению формы. Наконец, у многих жгутиконосцев на поверхности клетки выделяется специальная оболочка; последняя у форм, относящихся к разным отрядам, может состоять из различных веществ: из хитиноидного органического вещества, из студенистого вещества (у многих колониальных видов) или же, как у типичных растительных клеток, из клетчатки (у растительных жгутиконосцев).

От переднего полюса тела берут начало жгутики (1, 2, 4, 8 и более — до нескольких тысяч). Если их много, они могут покрывать все тело простейшего (например, в отрядах Hypermastigina, Opalinina — с. 51),

напоминая тем самым инфузорий. Длина жгутиков варьирует в широких пределах — от немногих до нескольких десятков микрометров. Если жгутов два, то нередко лишь один выполняет локомоторную функцию, тогда как второй неподвижно тянется вдоль тела и выполняет функцию руля. У некоторых жгутиконосцев (роды *Trichomonas*, *Trypanosoma*, см. ниже) жгутик проходит вдоль тела (рис. 19) и соединяется с последним при помощи тонкой цитоплазматической перепонки. Таким образом формируется ундулирующая мембрана, которая своими волнообразными колебаниями вызывает поступательное движение простейшего.

В деталях механизм работы жгутиков различен, но в основе это винтообразное движение. Простейшее как бы «завинчивается» в окружающую среду. Жгутик совершает от 10 до 40 об/с. Ультраструктура жгутиков, как показывает электронная микроскопия, очень сложна и обнаруживает поразительное постоянство во всем животном и растительном мире. Все жгутики и реснички животных и растений построены по единому плану (за единичными отклонениями) (табл. I, 3, 4). Каждый жгутик складывается из двух отделов. Большую часть его составляет свободный участок, отходящий от поверхности клетки наружу и являющийся собственно локомоторным. Второй отдел жгутика — базальное тело (или кинетосома) — меньшая

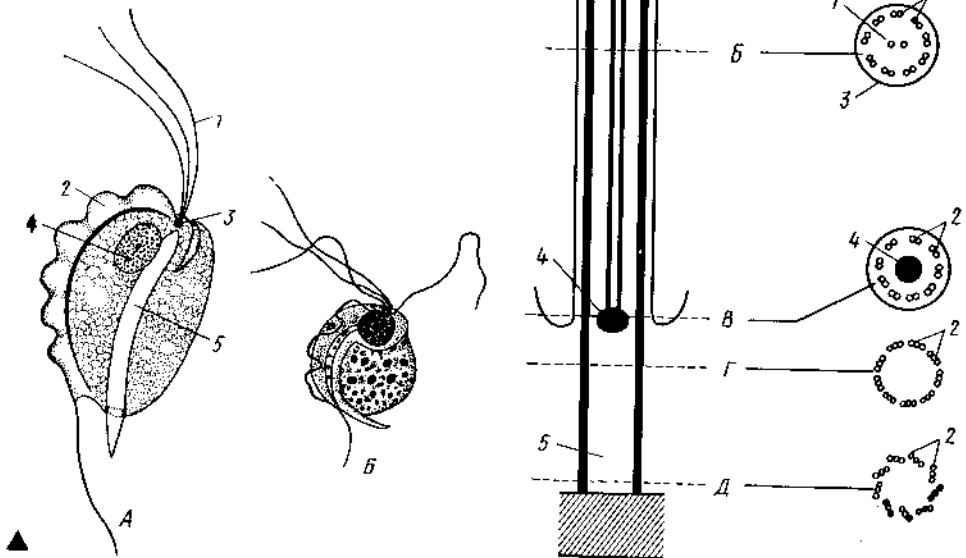


Рис. 19. Жгутиконосцы рода *Trichomonas* (из Дюффлейна). А — схема строения; Б — паразитирующий в кишечнике человека *Trichomonas hominis*: 1 — жгутики, 2 — ундулирующая мембрана, 3 — базальное тельце (кинетосома), 4 — ядро, 5 — аксостил

Рис. 20. Схема строения жгутика и реснички по данным электронной микроскопии (по Нуаро-Тимотэ, с изменениями). А — продольный разрез жгутика; Б — поперечный разрез на уровне жгутика; В — поперечный разрез на уровне аксиальной гранулы кинетосомы; Г — поперечный разрез в средней части кинетосомы; Д — поперечный разрез в задней части кинетосомы:

1 — центральные фибриллы, 2 — периферические фибриллы, 3 — наружная мембрана жгутика, переходящая в мембрану тела, 4 — аксиальная гранула, от которой берут начало центральные фибриллы, 5 — кинетосома

по размерам часть, погруженная в толщу эктоплазмы. Снаружи жгутик покрыт трехслойной мембраной, представляющей непосредственное продолжение наружной мембраны клетки. Внутри жгутика строго закономерно располагаются одиннадцать фибрилл. Вдоль оси жгута проходят две центральные фибриллы (рис. 20), берущие начало от аксиальной гранулы. Диаметр каждой из них составляет около 25 нм, а центры их расположены на расстоянии 30 нм. По периферии под оболочкой находятся еще 9 фибрилл, причем каждая слагается из двух тесно спаянных трубочек. Многочисленными исследованиями установлено, что локомоторная деятельность жгутика определяется периферическими фибриллами, тогда как центральные играют опорную функцию и может быть представляют собой субстрат, по которому распространяются волны возбуждения, вызывающие движение жгутика.

Базальное тело, или кинетосома, находится в эктоплазме. Она имеет вид цилиндрического тельца, окруженного мембраной, под которой по периферии кинетосомы располагаются 9 фибрилл, являющихся непосредственным продолжением периферических фибрилл самого жгута. Здесь они, правда, становятся тройными (рис. 20, табл. II, I).

Иногда основание жгутика продолжается в глубину цитоплазмы за пределы кинетосомы, образуя корневую нить (ризонласт), которая может либо свободно заканчиваться в цитоплазме, либо прикрепляться к оболочке ядра.

У некоторых жгутиконосцев вблизи кинетосомы располагается парабазальное тело. Форма его может быть разнообразной. Иногда это яйцевидное или колбасовидное образование, иногда же оно приобретает довольно сложную конфигурацию и состоит из множества отдельных долек (рис. 21). Современными электронно-микроскопическими исследованиями доказано, что парабазальное тело — это органоид клетки, гомологичный аппара-

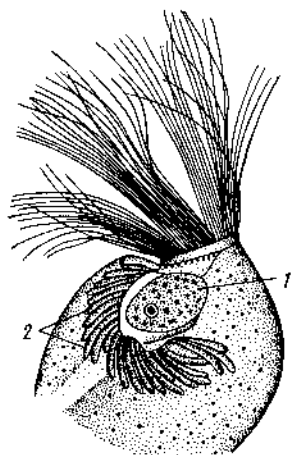


Рис. 21. Парабазальный аппарат жгутиконосца *Joenia annectens* (из Догеля):

1 — ядро, 2 — парабазальный аппарат

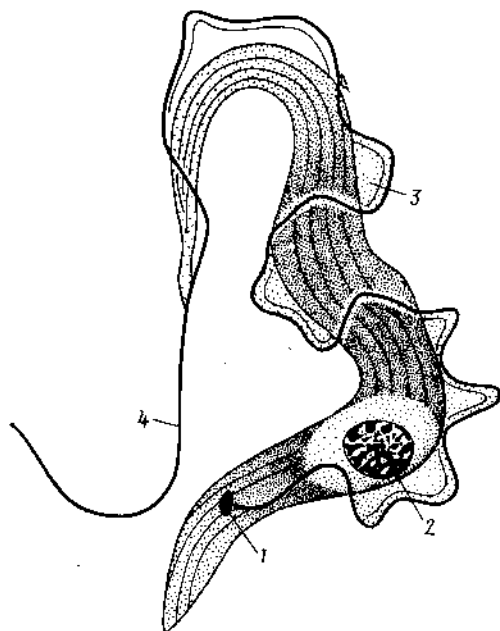


Рис. 22. Трипанозома *Trypanosoma vittatae* из крови черепахи *Emyda vittata* (по Робертсону):

1 — кинетопласт, 2 — ядро, 3 — ундулирующая мембрана, 4 — жгутик

ту Гольджи. Вероятно, в нем конденсируются резервные вещества, служащие энергетической базой локомоторной деятельности жгутика.

У жгутиконосцев, относящихся к отряду Kinetoplastida, у основания жгута кроме кинетосомы помещается еще особый органоид — кинетопласт (рис. 22). По ультрамикроскопической структуре кинетопласта со-

ответствует митохондрии, но, кроме того, содержит значительное количество ДНК. Полагают, что он связан с генерацией энергии для движения жгутика.

У многих растительных жгутиконосцев (эвглены, панцирные жгутиконосцы) имеются особые аппараты, служащие для восприятия световых раздражений. Их называют «глазными пятнами» или стигмами (рис. 23). У эвглены, например, глазное пятно представляет собой скопление мелкозернистого красного пигмента, лежащего близ основания жгутика. У некоторых Dinoflagellata стигма достигает большой величины (до 25 мкм в диаметре) и состоит из чашевидного скопления пигмента, во вдавлении которого лежит чечевицеобразное зерно крахмала, играющее, вероятно, роль светопреломляющей части глазка — хрусталика.

Жгутики служат не только для движения, но и способствуют захвату пищи. Движением жгутика в окружающей воде вызывается водоворот, благодаря которому мелкие взвешенные в воде частички (в том числе бактерий и т. п.) увлекаются к основанию жгутика (рис. 24). Здесь у некоторых жгутиконосцев, питающихся твердой пищей, имеется небольшое отверстие в пелликуле — клеточный рот, ведущий в довольно глубокий канал — глотку, вдающийся внутрь тела. Пища попадает в рот и глотку и далее в

эндоплазме образуется пищеварительная вакуоль. У других видов клеточной глотки нет и у основания жгутика имеется участок липкой цитоплазмы, лишенный пелликулы, через него и происходит восприятие пищи. Непереваренные остатки пищи выбрасываются из тела простейшего. Питание твердой пищей называется анимальным. Однако далеко не все жгутиконосцы питаются твердой пищей. Есть немало число видов, питающихся жидкой органической пищей и усваивающих ее поверхностью тела. При этом основную роль играют процессы пиноцитоза (см. с. 24). Таковы многие Mastigophora, водящиеся в растворах, богатых разлагающимися органическими веществами. Такой способ питания называют сапрофитным. Анимальное и сапрофитное питание представляет собой две формы гетеротрофного типа обмена веществ, при котором источником пищи являются готовые органические вещества.

Обширные группы жгутиконосцев, а именно растительные жгутико-

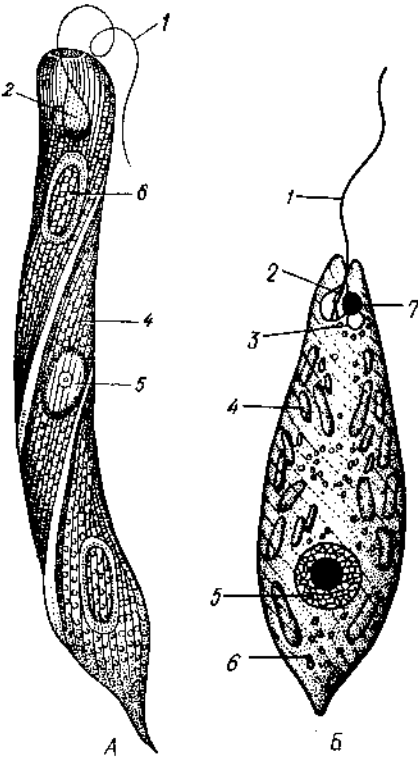


Рис. 23. Два вида эвглен. А — *Euglena oxyuris* и Б — *Euglena viridis* (по Дофлейну):

1 — жгутик, 2 — резервуар сократительной вакуоли, 3 — сократительная вакуоль, 4 — несущие хлорофилл хромофоры, 5 — ядро, 6 — параамилоновые зерна, 7 — глазок

носцы отр. *Phytomastigina*, способны к фотосинтезу. Зеленый пигмент хлорофилл локализуется внутри особых тел — хроматофоров, имеющих такое же ультрамикроскопическое строение, как и хлоропласты высших зеленых растений. У одних видов хроматофоров в клетке может быть много и они имеют форму зерен, у других видов хроматофоров 1—2 и

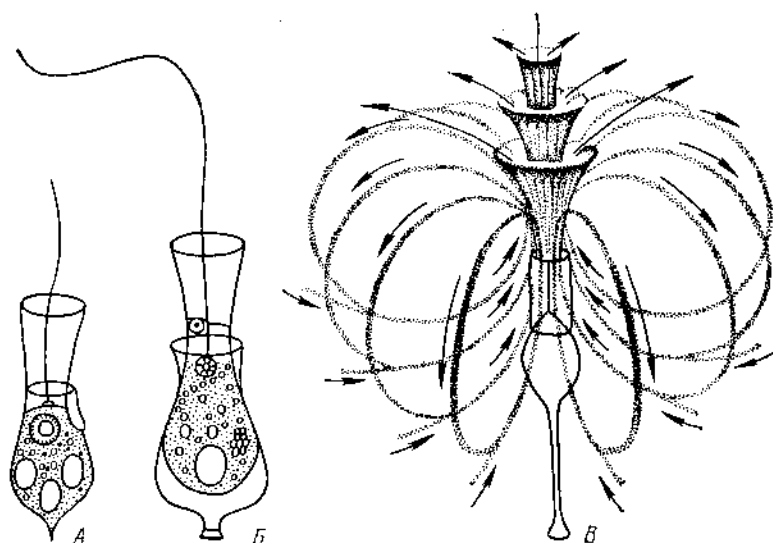


Рис. 24. Ворончатковые жгутиконосцы — Choanoflagellata (по Дюфлейну). А — *Codosiga botrytis*; Б — *Salpingoeca amphoroideum*; В — токи воды, вызываемые движением жгутика

они представляют собой большие изрезанные по краю пластинки. Такие жгутиконосцы способны создавать на свету углеводы из углекислого газа и воды, а также усваивать минеральные соли, в том числе включающие азот и фосфор. Обмен веществ, протекающий за счет энергии света, называется аутоτροφным или голофитным. Важно отметить, что некоторые аутоτροφные жгутиконосцы (например, евглены) при известных условиях (в темноте и при наличии в среде растворенных органических веществ) переходят к сапротрофному питанию и могут терять при этом зеленую окраску, вызываемую хлорофиллом. Доказано, что у некоторых евглен сосуществуют оба типа обмена веществ — аутоτροφный и гетеротрофный. Они одновременно осуществляют и фотосинтез, и сапротрофное питание. Такой смешанный тип обмена называется миксотрофным. Столь широкую изменчивость типов обмена веществ у жгутиконосцев следует рассматривать как примитивную особенность, присущую организмам, стоящим как бы на границе между растительным и животным миром.

В теле жгутиконосцев откладываются разного рода резервные питательные вещества. Это могут быть капельки жироподобных веществ, разбросанные в цитоплазме, включения полисахарида гликогена, а у окрашенных растительных жгутиконосцев — зерна крахмала или близкого к нему углевода — парамила (у евглен).

Осморегуляторная и отчасти выделительная функции выполняются у жгутиконосцев, как и у саркодовых (с. 24), сократительными вакуолями, которые имеются у свободноживущих пресноводных форм и отсутствуют у большинства морских и у всех паразитических видов.

Клеточное ядро в большинстве случаев присутствует у жгутиконосцев в единственном числе, но существуют также двухъядерные (*Lamb- lia*) и многоядерные виды, причем иногда (многие виды *Opalina*) число ядер может достигать сотни и более.

Размножение. Для большинства Mastigophora известен только бесполой способ размножения делением надвое.

Деление всегда происходит в продольном направлении, т. е. плоскость деления совпадает с продольной осью тела. Часто деление совершается в свободноподвижном состоянии. Сначала делится митотически ядро, а затем, начиная с переднего конца, постепенно делится все тело простейшего. Что касается жгутикового аппарата, то кинетосома и парабазальный аппарат делятся. Старый жгутик иногда отходит к одной из дочерних особей, а у второй образуется вновь из кинетосомы. В других случаях жгутик отбрасывается и в обеих дочерних особях образуется вновь. Нередко деление совершается в покоящемся состоянии: простейшее отбрасывает жгутик, округляется и выделяет на своей поверхности прочную оболочку (инцистируется). Под защитой цисты животное последовательно делится один или несколько раз, при этом общий объем тела животного не увеличивается и получаются относительно мелкие клетки.

Процесс последовательных делений без стадий роста и увеличения объема получающихся клеток (процесс напоминает дробление яйца многоклеточных животных) называется палинтомией.

Среди жгутиконосцев, в особенности в подклассе Phytomastigina, широко распространена колонияльность. Колонии образуются в результате незавершенного деления, когда не вполне

отделившиеся друг от друга особи остаются связанными друг с другом. Колонии различаются как по форме, так и по способу развития. На рис. 25 изображена часто встречающаяся в пресных водах древовидная колония *Dinobryon*. На рис. 26 и 27 — разные виды растительных жгутиконосцев, образующих шаровидные колонии. Нередко между особями выделяется слой прозрачного студенистого вещества, и вся колония превращается в полый студенистый шар, в стенке которого в один слой расположены клетки. Число особей, входящих в состав колонии, варьирует от 4 (*Gonium*) до 10 тыс. и более (*Volvox*).

По характеру развития различают монотомические и палинтомические колонии. Монотомией называют такой способ бесполого размножения простейшего, при котором после акта разделения дочерние особи растут и восстанавливают все органоиды, характерные для материнской клетки. На рис. 26 изображены различные колониальные жгутиконосцы, колонии которых развиваются путем монотомии. Отдельные клетки таких колоний периодически делятся (обычно не все одновременно) и таким образом увеличивается число особей, слагающих колонию. Время от времени сама колония, достигшая предельной для данного вида величины, перешнуровывается пополам. Этим путем осуществляется увеличение числа колоний.

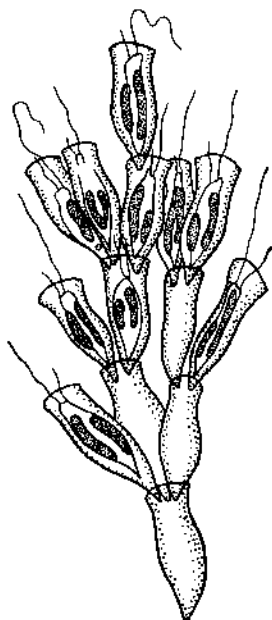


Рис. 25. Колониальный жгутиконосец *Dinobryon sertularia*; отдельные особи помещаются внутри прозрачных домиков, в каждой особи два лентовидных хроматофора (по Зенну)

У палинтомических колоний, к которым, например, относятся растительные жгутикопосцы семейства вольвоксовых (Volvocidae), размножение происходит иначе. Все клетки колонии *Pandorina* (рис. 27), *Eudorina* или только некоторые из них (*Volvox*) претерпевают последовательные палинтомические деления (см. выше), благодаря чему получается сразу несколько молодых колоний. У *Pandorina* или *Eudorina* вся материнская колония при этом распадается на дочерние, число которых равно числу клеток старой колонии. У вольвокса лишь немногие клетки материнской колонии претерпевают палинтомические деления. Образующиеся при этом дочерние колонии сначала помещаются внутри материнской (рис. 28). Через некоторое время старая колония разрушается и расположенные внутри нее молодые становятся свободными. У такой

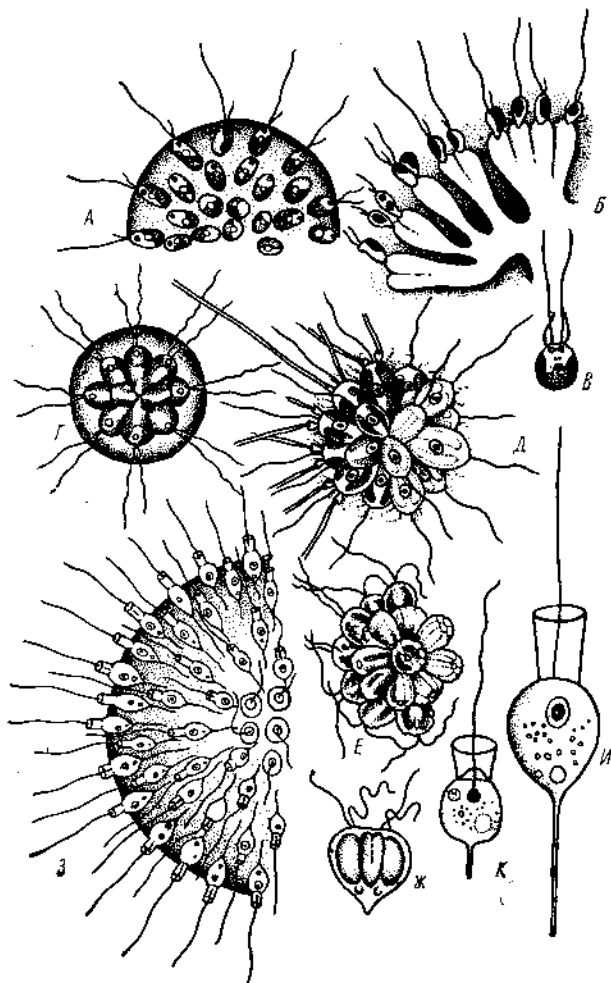


Рис. 26. Монотомические колонии жгутиковых (из Захваткина): А — *Uroglenopsis americana*, общий вид; Б — то же, оптический разрез через часть колонии; В — то же, отдельная делящаяся особь; Г — *Syncrypta volvox*; Д — *Chryso-sphaerella longispina*; Е — *Synura uvella*, общий вид колонии; Ж — то же, делящаяся особь; З — *Sphaeroeca volvox*, общий вид; И — один из членов колонии; К — одиночное воротничковое жгутиковое *Sphaeroeca volvox*

сложной колонии, как вольвокс, большая часть клеток не дает начала следующему поколению, а периодически умирает, так же как соматические (телесные) клетки многоклеточного организма. Половой процесс имеет место далеко не у всех жгутиконосцев. Он преимущественно распространен у растительных форм, обладающих палинтомическими колониями.

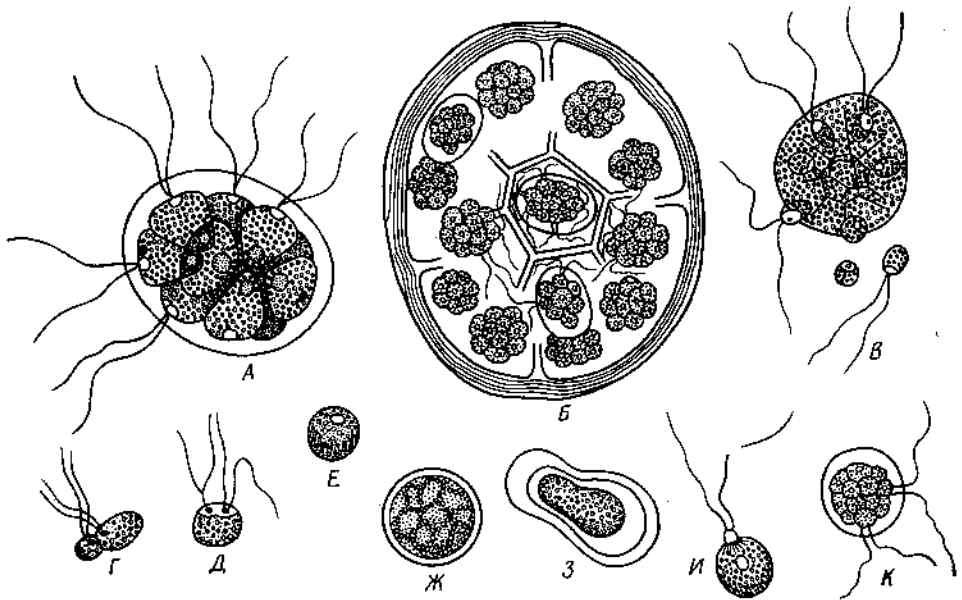


Рис. 27. *Pandorina morum*, бесполое размножение и половой процесс (по Принггейму). А — плавающая колония; Б — бесполое размножение, каждая клетка колонии путем ряда палинтомических делений дает начало новой колонии; В — образование гамет, покидающих колонию; Г — Д — копуляция гамет; Е — молодая зигота; Ж — зигота; З — выход зиготы из клеточной оболочки; И — плавающая зооспора — результат развития зиготы; К — развившаяся из зиготы молодая колония

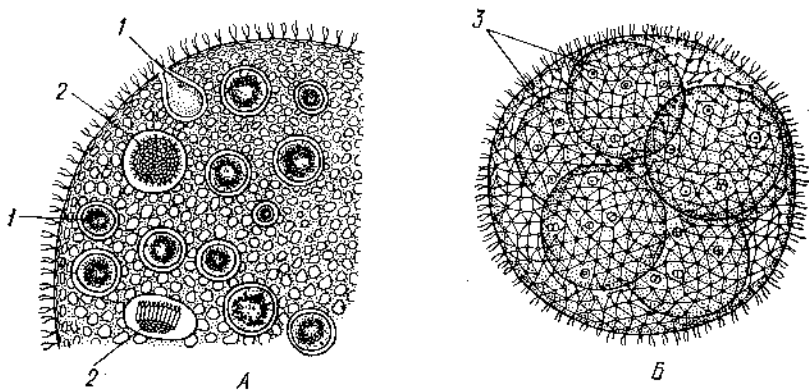


Рис. 28. Вольвокс. А — *Volvox globator* — участок колонии с половыми клетками (по Кону); Б — *Volvox aureus* — колония в процессе бесполого размножения, внутри материнской колонии дочерние колонии (по Клейну):

1 — макрогамета, 2 — микрогаметы, 3 — дочерние колонии

У одиночного бесцветного жгутиконосца *Polytoma uvella* (рис. 29) копулирующие половые клетки (гаметы) почти не отличимы от вегетативных клеток. Гаметы *Polytoma* морфологически сходны — различия в строении между мужской и женской гаметами отсутствуют. Такая наиболее примитивная форма полового процесса называется изогамией (равногаметность).

Подобная форма полового процесса встречается и у более просто устроенных колоний, например у восьмиклеточной *Stephanosphaera*. Но у остальных колониальных видов сем. Volvocidae наблюдается постепенный переход к анизогамии (разногаметности), когда между мужскими и женскими гаметами имеются морфологические различия. Уже в 16-клеточной *Pandorina* одна из копулирующих гамет несколько крупнее (женская гамета, или макрогамета) другой, более мелкой (мужская гамета, или микрогамета) (см. рис. 27). У 32-клеточной *Eudorina* особи одних колоний, целиком не делясь, превращаются в половые — макрогаметы, тогда как особи других дают последовательными делениями (палитомия) 64 микрогаметы. Копуляция происходит только между мужскими (микрогаметы) и женскими (макрогаметы) половыми клетками. Наибольшее сходство с многоклеточными наблюдается у колоний *Volvox* (см. рис. 28), у которого не все колонии превращаются в гаметы, а лишь немногие. Громадное большинство клеток остается бесплодными. В колонии дают гаметы лишь 25—30 женских клеток и 5—10 мужских. Среди вольвоксов есть раздельнополые виды, у которых на одной колонии развиваются или мужские, или женские гаметы, и гермафродитные, у которых колония дает начало обеим категориям гамет. Каждая из клеток, дающая начало микрогаметам путем палитомии, производит 256 мельчайших двужгутиковых клеток. Клетки женской ориентации не делятся, но растут и превращаются в крупную макрогамету, которую, как и у многоклеточных организмов, можно назвать яйцевой клеткой. Она неподвижна. Микрогаметы активно отыскивают неподвижные макрогаметы и сливаются с ними. Оплодотворенная макрогамета (зигота) окружается плотной оболочкой. Через некоторое время и при благоприятных внешних условиях она дает начало новой колонии путем последовательных палитомических делений; старая (материнская) колония разваливается и ее соматические клетки погибают.

У всех жгутиконосцев, имеющих половой процесс, первые два деления зиготы представляют собой мейоз. Таким образом, диплоидна у них лишь зигота, все же остальные стадии жизненного цикла гаплоидны. У жгутиконосцев, следовательно, наблюдается зиготическая редукция в отличие от многоклеточных животных, где мейоз предшествует

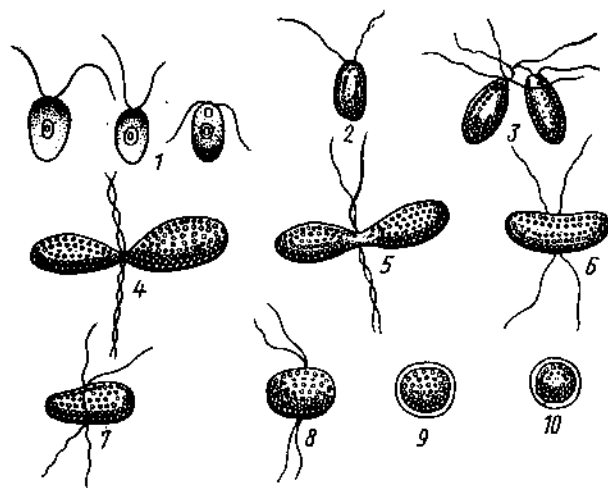


Рис. 29. Жгутиконосец *Polytoma uvella*, половой процесс (по Догелю):

1 — вегетативные особи, 2 — гаметы, 3—8 — последовательные стадии копуляции гамет, 9, 10 — зигота

образованию гамет (гаметическая редукция) и все клетки тела, кроме зрелых половых, диплоидны. В пределах класса жгутиконосцев наблюдаются различные формы полового процесса (копуляция). При этом наблюдаются последовательные этапы от самых примитивных форм изогамии к разным формам анизогамии. У конечного члена этого ряда — вольвокса, происходит формирование настоящих активно подвижных сперматозоидов и яйцевых клеток. Такую форму анизогамии называют согамией.

Классификация и важнейшие представители. Представители класса жгутиконосцев широко распространены в природе. К нему относятся многочисленные свободноживущие морские и пресноводные, а также паразитические организмы. Ниже мы укажем лишь некоторые наиболее важные отряды этого класса (в современной системе насчитывают 20 отрядов) и несколько отдельных представителей, имеющих особый биологический интерес или практическое значение.

ПОДКЛАСС I. РАСТИТЕЛЬНЫЕ ЖГУТИКОНОСЦЫ (PHYTOMASTIGINA)

Сюда относятся жгутиконосцы растительной природы, обладающие аутоτροφным или миксотрофным способом питания и соответственно несущие зеленый пигмент хлорофилл, с наличием которого связан процесс фотосинтеза. Продуктом ассимиляции чаще всего служит крахмал или близкие к нему полисахариды. В редких случаях хлорофилл может быть утерян и организмы переходят к сапрофитному питанию в богатых растворенными органическими веществами средах.

Отряд 1. Chryomonadina. Состоит из мелких жгутиконосцев с 1—3 жгутами и с дисковидными хроматофорами золотисто-бурого цвета. Многие из хризомонад способны образовывать псевдоподии. Продукт ассимиляции — полисахарид лейкозин. Обычны в пресных и морских водах. Имеется несколько колоннальных видов, из которых в пресной воде часто встречаются древовидные колонии *Dinobryon* (см. рис. 25) и шаровидные *Synura* (см. рис. 26).

Отряд 2. Dinoflagellata (Peridinea). Панцирные жгутиконосцы. Двужгутиковые простейшие, обычно обладающие панцирем из клетчатки, слагающимся из закономерно расположенных отдельных пластинок (*Peridinium*, *Ceratium* и др.; см. рис. 18). Иногда панцирь отсутствует (рис. 30). Характерно расположение жгутов — оба берут начало рядом друг с другом. Один идет далее назад и свободно выдвигается в окружающую среду. Другой жгут, называемый поперечным, опоясывает все тело в экваториальной плоскости и располагается в довольно глубоком желобке (см. рис. 18). Большинство панцирных жгутиконосцев снабжено буро-желтыми, реже зелеными, хроматофорами. Тело нередко образует причудливые выросты (см. рис. 18), увеличивающие поверхность и служащие приспособлениями к планктонному образу жизни. Среди *Dinoflagellata* имеется несколько видов, утеревших хлорофилл и перешедших к гетеротрофному анимальному питанию. Примером могут служить ночесветки (*Noctiluca*) (см. рис. 30) — обычный компонент морского планктона Черного моря.

Noctiluca обнаруживает способность светиться при механическом или ином раздражении; процесс связан с окислением жироподобных веществ. Продукт ассимиляции *Dinoflagellata* — крахмал. Кроме того, в цитоплазме часто имеются в значительных количествах жировые включения. У некоторых морских форм есть глазки и особые защитные стрекательные капсулы с выбрасываемой стрекательной нитью — яркий пример конвергенции с типом кишечноротовых (с. 117).

Панцирные жгутиконосцы в большинстве своем входят в состав морского и пресноводного планктона и играют большую роль в первичной биологической продук-

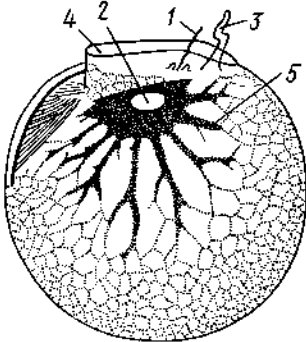


Рис. 30. Ночесветка *Noctiluca miliaris* (по Гессе):

- 1 — жгутик, 2 — ядро, 3 — щупальце (толстый жгутик), 4 — околоротовая впадина, 5 — тяжи цитоплазмы

тивности Мирового океана. Это определяет их большое значение в биосфере Земли в целом.

Отряд 3. Euglenoidea. Содержит большинство наиболее крупных, чаще всего одноклеточных, окрашенных в зеленый цвет пресноводных жгутиконосцев (см. рис. 23). Некоторые виды рода *Euglena* в темноте легко обесцвечиваются и переходят от автотрофного типа обмена к сапрофитному гетеротрофному. Некоторым евгленам свойствен миксотрофный тип обмена веществ. Продукт ассимиляции — близкий к крахмалу полисахарид парамаид.

Отряд 4. Rhytomonadina. Включает большое число двухклеточных зеленых видов с чашевидными хроматофорами. Продукт ассимиляции — крахмал. Преимущественно пресноводные, частью — морские виды. Наряду с одиночными часто очень полиморфными родами (например, род *Chlamydomonas* включает свыше 300 видов) включает колониальные формы (см. рис. 27, 28).

ПОДКЛАСС II. ЖИВОТНЫЕ ЖГУТИКОНОСЦЫ (ZOOMASTIGINA)

Гетеротрофные жгутиконосцы, ведущие свободноживущий или паразитический образ жизни и обладающие анимальным или сапрофитным способом питания.

Отряд 1. Choanoflagellata. Воротничковые жгутиконосцы. Свободноживущие одиночные (*Codosiga*, см. рис. 24) или колониальные формы (*Sphaeroeca*, см. рис. 26, 3, И) с одним жгутиком и расположенным у его основания цитоплазматическим воротничком. Пищевые частицы (бактерии и т. п.) движением жгутика направляются к воротничку, прилипают к нему и постепенно спускаются к его основанию (см. рис. 24). Здесь они переходят в цитоплазму, где в пищеварительных вакуолях подвергаются перевариванию. Электронно-микроскопические исследования показали, что воротничок слагается из множества тесно расположенных друг около друга палочек. Формы колоний воротничковых жгутиконосцев разнообразны: существуют сферические и древовидные колонии.

Отряд 2. Rhizomastigina. Этот небольшой по числу видов отряд свободноживущих простейших интересен тем, что представители его обладают 1—3 жгутами и наряду с этим хорошо развитыми псевдоподиями (см. рис. 17). Они совмещают таким образом признаки двух разных классов.

Отряд 3. Kinetoplastida. Отряд характеризуется наличием особого, связанного со жгутиком органоида — кинетопласта (с. 40). Жгутик чаще всего один, реже их два. Проходя вдоль тела жгутиконосца, жгутик срастается с его поверхностью, образуя при этом ундулирующую мембрану (см. рис. 22). К этому отряду относится небольшое количество свободноживущих видов (виды рода *Bodo*), но большинство ведет паразитический образ жизни. К ним принадлежит ряд возбудителей опасных болезней человека и животных.

Среди паразитических Kinetoplastida особое внимание заслуживают кровяные паразиты многих позвоночных — трипанозомы (род *Trypanosoma*). Это относительно небольшие жгутиконосцы (см. рис. 22) длиной 20—70 мкм с лентовидным сплюснутым телом, заостренным на обоих концах, одним жгутом с ундулирующей мембраной. Трипанозомы живут в крови позвоночных, причем передатчиком их служат различные кровососущие беспозвоночные.

Trypanosoma rhodesiense вызывает в тропической Африке «сонную болезнь» человека. Из западной Африки она постепенно распространилась на восток, на всю экваториальную Африку, погубив за первые три десятилетия XX в. свыше миллиона человек. Начинаясь мало заметной лихорадкой, сонная болезнь постепенно приводит к глубокому истощению и сопровождается сонливостью. При отсутствии лечения она всегда

оканчивается смертью. В крови больного человека, лимфатических железах, а позднее и в спинномозговой жидкости можно обнаружить подвижных трипанозом. Природным резервуаром трипанозом служат, по видимому, антилопы, которые не страдают от присутствия в их организме этих жгутиконосцев. Переносчики трипанозом — кровососущие мухи «цеце» (*Glossina morsitans* и *Gl. palpalis*, рис. 31). Муха вместе с кровью больного поглощает трипанозом; последние размножаются в кишечнике мухи и проникают в ее хоботок. Уколом зараженной мухи трипанозомы могут быть переданы в кровь здорового человека.

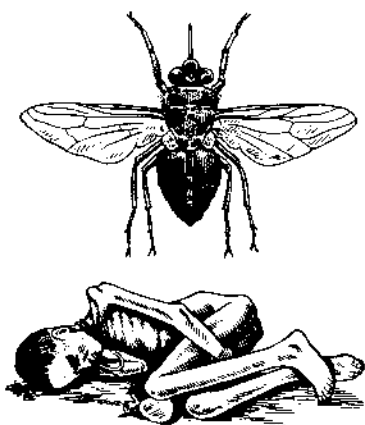


Рис. 31. Муха цеце *Glossina palpalis* (вверху), больной сонной болезнью на последних стадиях заболевания (внизу)

В настоящее время для лечения трипанозомозов (заболеваний, возбудителями которых являются трипанозомы) успешно используется ряд лекарственных препаратов.

Существует ряд видов трипанозом, вызывающих тяжелые заболевания рогатого скота и верблюдов (*Trypanosoma evansi*, *T. brucei*). Переносчиками служат кровососущие двукрылые насекомые — слепни и мухи рода *Glossina*. У лошадей преимущественно на юге (это заболевание констатировано и на территории СССР) наблюдается трипанозомная «случная болезнь». Возбудитель ее — *T. equiperdum* передается без переносчика при случке. Болезнь связана с поражением нервной системы.

Родственные трипанозомам лейшмании (*Leishmania*, рис. 32) представляют собой жгутиконосцев, которые в организме человека являются внутриклеточными паразитами. При этом жгутиковый аппарат их частично редуцирован: паразит имеет вид маленькой округлой клетки (2—4 мкм) с ядром и кинетопластом, но без жгута. Переносчиками служат мелкие кровососущие насекомые — москиты (вид рода *Phlebotomus*, рис. 33). В кишечнике москита (так же как и при культивировании на

Родственные трипанозомам лейшмании (*Leishmania*, рис. 32) представляют собой жгутиконосцев, которые в организме человека являются внутриклеточными паразитами. При этом жгутиковый аппарат их частично редуцирован: паразит имеет вид маленькой округлой клетки (2—4 мкм) с ядром и кинетопластом, но без жгута. Переносчиками служат мелкие кровососущие насекомые — москиты (вид рода *Phlebotomus*, рис. 33). В кишечнике москита (так же как и при культивировании на

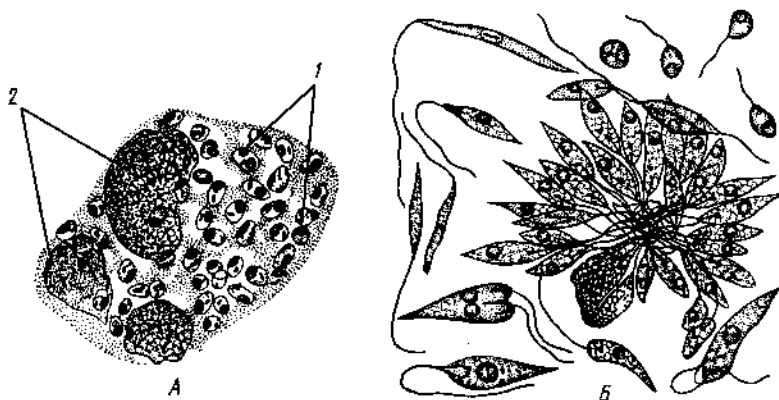


Рис. 32. *Leishmania donovani*. А — паразиты в клетке хозяина (по Майеру); Б — жгутиковые формы лейшманий в культуре (по Веньону):

1 — лейшмании, 2 — ядро клетки хозяина

искусственных средах) у паразита появляется жгут. В отличие от трипанозом ундулирующая перепонка отсутствует.

Существует два вида лейшманий, патогенных для человека и встречающихся в Средней Азии и Закавказье.

Leishmania donovani вызывает тяжелое заболевание, называемое в Средней Азии «кала-азар» (висцеральный лейшманиоз). Болеют им преимущественно дети. Заболевание сопровождается увеличением печени и селезенки, лихорадкой, малокровием, истощением. Лечение, осуществляемое препаратами сурьмы, обычно успешно.

Другой вид лейшманий — *Leishmania tropica* вызывает местные заболевания кожи, называемые восточной язвой, или пендинкой. В нашей стране встречается в некоторых районах Закавказья и Средней Азии. После инкубационного периода (от 2 недель до 5 месяцев) на коже (чаще лица и рук — мест, доступных для укусов москитов) образуется узел, который затем изъязвляется. В ткани язвы под струпом внутри белых кровяных телец находятся многочисленные лейшмании. Продержавшись 1—2 года, язва заживает, оставляя рубец (рис. 34).

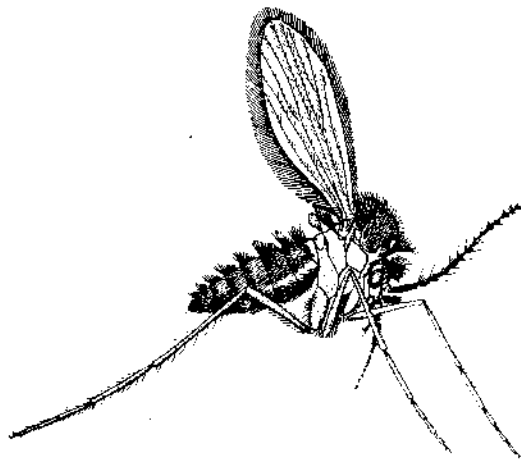


Рис. 33. Москит *Phlebotomus papatasi* (по Смарту)



Рис. 34. Язвы, вызываемые *Leishmania tropica* (пендинская язва)

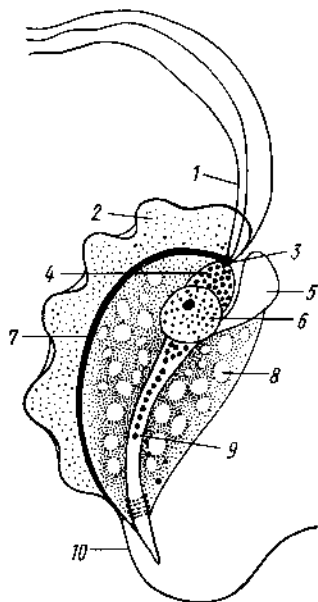


Рис. 35. Схема строения *Trichomonas angusta* (по Кофонду и Свизи):

1 — передние жгуты, 2 — ундулирующая мембрана, 3 — базальные зерна жгутиков, 4 — парабазальное тело, 5 — цитостом (клеточный рот), 6 — ядро, 7 — опорная фибрилла, проходящая по краю тела у основания ундулирующей мембраны, 8 — вакуоли в цитоплазме, 9 — аксостиль, 10 — задний жгутик — продолжение жгута ундулирующей мембраны

В природе имеются естественные источники возбудителей лейшманиозов человека — это собаки, а для кожного лейшманиоза — и грызуны. В норах последних поселяются москиты, передающие паразитов человеку.

Обе формы лейшманиоза (висцеральный и кожный) дают стойкий иммунитет, так что вторичное заболевание невозможно.

Отряд 4. Polymastigina. Исклчительно паразитические простейшие, несущие несколько жгутиков, иногда обладающие опорным тяжем — аксостилем и ундулирующей мембраной. В человеке паразитируют виды рода *Trichomonas* (в кишечнике — *T. hominis*, в мочеполовых путях — *T. vaginalis*) (рис. 35). Частым паразитом желчных протоков, двенадцатиперстной и тонкой кишки человека (преимущественно детей) является *Lamblia intestinalis* (рис. 36). Паразит двусторонне симметричен, имеет два ядра, 8 жгутиков и опорный фибриллярный аппарат, напоминающий аксостиль. Брюшная сторона лямблий образует присоску для присасывания к стенке кишечника. Массовое заражение лямблиями связано с дисфункцией кишечника, иногда с холециститами. Лямблии, попадая в задний отдел кишечника, сбрасы-

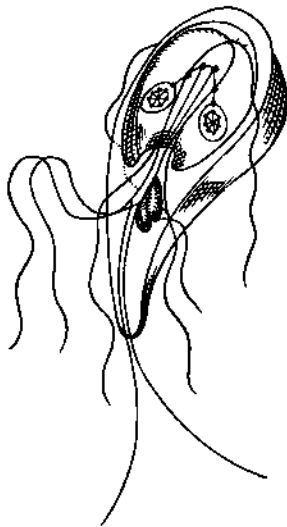


Рис. 36. Схема строения *Lamblia intestinalis* (по Родевальду).

Видны четыре пары жгутиков, базальные зерна жгутиков, два ядра и брюшное впячивание в форме присоски. Двусторонняя симметрия отчетливо выражена

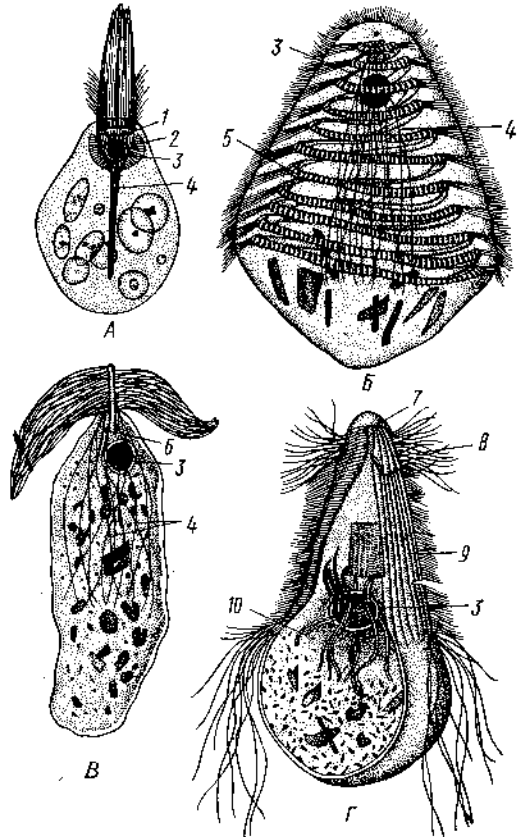


Рис. 37. Разные *Hypermastigina* (из Хайман). А — *Lophomonas* из кишечника таракана *Periplaneta*; Б — *Macrospronumpha* из кишечника лесного таракана *Cryptocercus*; В — *Rhynchonumpha* из кишечника термитов (часть поверхности не изображена, чтобы обнажить внутренние части тела трихонимфы);

1 — кольцо базальных телес (кинетосом); 2 — парабазальное тело; 3 — ядро; 4 — аксостиль; 5 — основания спирального ряда жгутиков; 6 — центриоли; 7 — колпачок рострума; 8 — рострум (выдающаяся вперед заостренная плотная часть актоплазмы); 9 — продольные ряды жгутиков; 10 — парабазальные тела

вают жгутики и выделяют толстую оболочку, превращаясь в цисту. В инцистированном состоянии и происходит распространение лямблий. У *Trichomonas* цисты не найдены.

Отряд 5. Hypermastigina. Сюда относятся многожгутиковые и часто многоядерные формы, обитающие в кишечнике термитов и некоторых тараканов (рис. 37). Большинство *Hypermastigina* обладает сложной организацией. У них имеются аксостили, часто особые опорные структуры, поддерживающие ядро, сложные парабазальные аппараты.

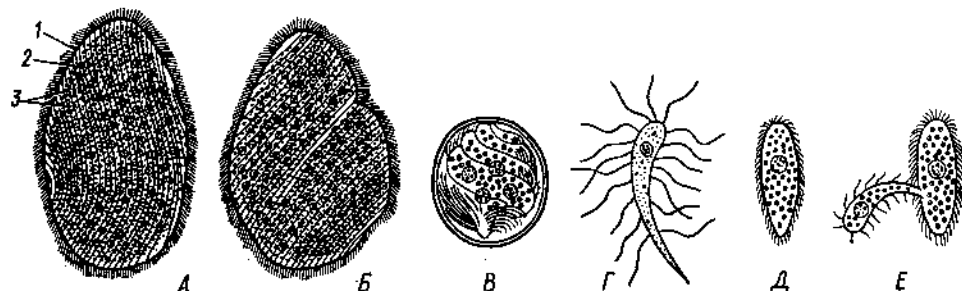


Рис. 38. *Opalina ranarum* (А, Б по Целлеру, В—Е по Грассе). А — взрослая особь; Б — деление; В — циста; Г — микрогамета; Д — макрогамета; Е — копуляция:
1 — эктоплазма, 2 — эндоплазма, 3 — ядра

Биологически *Hypermastigina* интересны тем, что присутствие их необходимо для нормального пищеварения хозяев. Питаясь почти исключительно древесиной (т. е. клетчаткой), термиты сами по себе не в состоянии ее переваривать. Частицы древесины, попадающие в кишечник термитов, заглатываются и перевариваются многочисленными жгутиконосцами, которые переводят клетчатку в легко усвояемые формы углеводов. Таким образом *Hypermastigina* — полезные симбионты термитов.

Отряд 6. Opalinina. Крупные, обычно многоядерные (редко двухъядерные) паразитические простейшие, живущие в заднем отделе кишечника различных амфибий. Опалины лишены рта и питаются сапрофитно. Большую роль в этом процессе играет пиноцитоз. Тело опалин покрыто большим количеством (тысячами) жгутиков (ресничек), равномерно распределенных по всей поверхности (рис. 38). Сходство ресничного аппарата опалин с таковым инфузорий (с. 72) долгое время заставляло причислять их к последним в качестве самостоятельного подкласса *Protozoa*. Однако против принадлежности опалин к инфузориям говорят следующие факты: 1) все ядра у опалин одинаковы, отсутствует характерная для инфузорий дифференцировка их на макронуклеусы и микронуклеусы (с. 75); 2) у опалин, как и у других жгутиковых, половой процесс протекает по типу копуляции. Опалины образуют мелкие одноядерные гаметы.

Жизненный цикл опалин паразитически соответствует жизненному циклу хозяев — амфибий. Половой процесс у них происходит раз в году и совпадает с временем размножения хозяина, уходящего для этого в воду. В этот момент в лягушках образуются мелкие цисты опалин, попадающие в воду. Они заглатываются головастиками, в кишечнике которых вышедшие из цист опалины путем ряда делений дают начало одноядерным микро- и макрогаметам (рис. 38). В результате копуляции формируется зигота, в дальнейшем развивающаяся в многоядерную вегетативную форму опалин. Последние размножаются только путем деления.

Организация и жизненный цикл опалили настолько своеобразны, что многие ученые выделяют их в самостоятельный подкласс жгутиконосцев, равноценный *Phytomastigina* и *Zoomastigina*.

Практическое значение свободноживущих жгутиконосцев. Уже указывалось, что автотрофные жгутиконосцы играют важную роль в биологическом круговороте веществ биосферы как первичные продуценты органического вещества. Это прежде всего касается планктонных организмов. Кроме того, многие жгутиковые (как окрашенные, так и бесцветные) служат биологическими индикаторами степени загрязненности (сапробности) вод. По видовому составу жгутиковых (а также других простейших и колероваток) можно составить представление о степени загрязненности водоема органическими веществами. Некоторые виды бесцветных жгутиконосцев, поглощая и усваивая органические вещества (наряду с другими простейшими), играют известную роль в процессе биологической очистки сточных вод.

ТИП СПОРОВИКИ (SPOROZOA)

Класс споровиков (*Sporozoa*) включает простейших, ведущих исключительно паразитический образ жизни. В их жизненном цикле наблюдается чередование бесполого размножения (у некоторых споровиков это звено цикла может отсутствовать), полового процесса и спорогонии. Бесполое размножение осуществляется путем множественного деления — шизогонии или же у некоторых споровиков путем деления надвое.

Половой процесс протекает в форме копуляции гамет, которая может быть как изогамной (у некоторых грегариин), так и анизогамной (у всех прочих споровиков). Зигота обычно выделяет оболочку и в таком виде называется ооцистой. Внутри нее в процессе спорогонии формируются спорозонты — стадии, служащие для распространения вида. Они могут свободно лежать в ооцисте или же находиться внутри спор, представляющих отдельности, покрытые собственной оболочкой. Образование спорозонтов завершает жизненный цикл споровиков. Первое деление зиготы есть мейоз. Таким образом, споровики, так же как и жгутиконосцы, — организмы с зиготической редукцией.

Тип делится на 2 класса — *Gregarinina* (грегарины) и *Coccidiorina* (кокцидиеобразные), каждый из которых распадается на несколько отрядов.

КЛАСС I. ГРЕГАРИНЫ (GREGARININA)

Этот класс характеризуется своеобразной формой полового процесса, при котором происходит объединение двух особей (гамонтов) в сизигий, выделяющий общую оболочку. Под оболочкой и происходит формирование гамет (гаметогония) и их копуляция. Все грегарины — паразиты различных групп беспозвоночных животных. Особенно многочисленны они у членистоногих. Большую часть жизненного цикла — внеклеточные паразиты кишечника или полости тела, реже — половых желез. У большинства грегариин шизогония отсутствует (отряд *Eugregarinida* — собственно грегарины), у немногих шизогония имеется. Мы рассмотрим только отряд собственно грегариин.

Отряд 1. Собственно грегарины (*Eugregarinida*). Грегарины (в особенности паразитирующие в кишечнике членистоногих) могут достигать значительных размеров — 16 мм. Самые же мелкие виды не превышают 10—15 мкм.

Тело кишечных грегариин обычно продолговатой, червьобразной формы (рис. 39). Грегарины из полости тела могут быть почти сферическими. Передний конец тела большинства грегариин образует органоид прикрепления к стенкам кишечника — эпимерит (рис. 39). Последний имеет

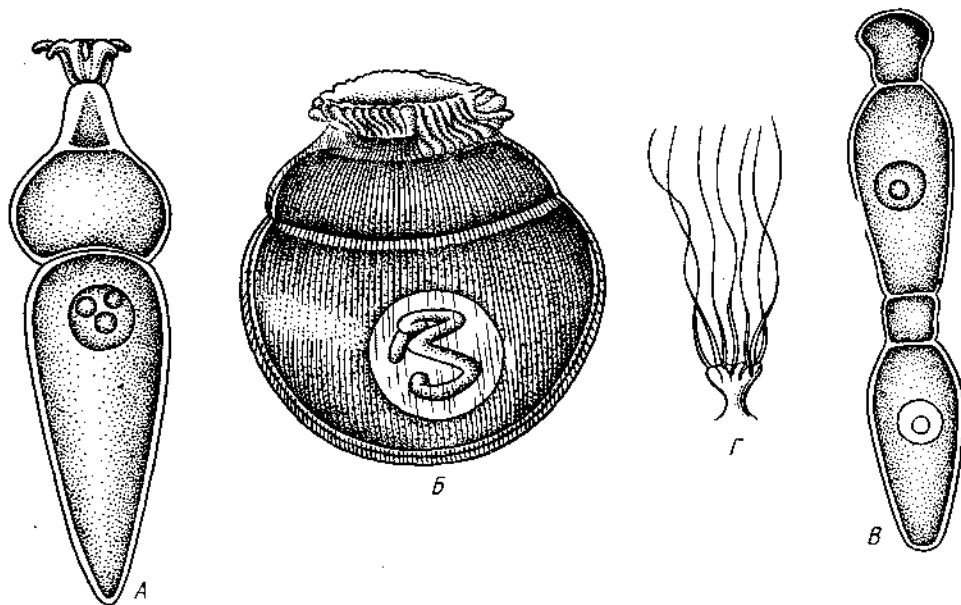


Рис. 39. Разные виды грегариин (по Василевскому). А — *Corycella armata*; Б — *Lophorhynchus insignis*; В — *Hirmocystis ventricosa* (две соединившиеся особи); Г — эпимерит *Pogonites crinitus*.

крючки, тонкие выросты в форме нитей и другие образования, позволяющие паразиту закрепиться на месте и не быть вынесенному из кишечника с пищевыми массами.

Снаружи тело одето образующей продольные гребни пелликулой, представляющей наружный плотный слой эктоплазмы. За счет нее и формируются крючки и отростки эпимерита. Под пелликулой залегает слой эктоплазмы, который у многих (но не у всех) грегариин примерно на границе передней трети тела образует волокнистую перегородку, отделяющую передний, лишенный ядра участок цитоплазмы, называемый протомеритом. Задний, больший и снабженный ядром участок тела называется дейтомеритом. Таким образом, многие грегарины, оставаясь одноклеточными, становятся трехчленистыми (эпи-, прото- и дейтомерит). Трехчленистые грегарины объединяются в подотряд Serphalina. Это в основном кишечные формы.

Другие (преимущественно полостные, паразиты половых органов и т. п.) не обладают трехчленистостью, и их тело червеобразное или сферическое. Такие грегарины объединяются в подотряд Aserphalina. Лежащая под пелликулой эктоплазма у многих грегариин сложного строения: периферическая часть ее состоит из студенистого слоя, под которым у многих грегариин расположена система кольцевых или продольных волокон — мионем, имеющих сократительный характер. Наличие их обуславливает способность некоторых грегариин к сокращению и вытягиванию тела. Полужидкая эндоплазма грегариин всегда очень богата включениями полисахарида гликогена, что связано, очевидно, с тем, что обмен веществ носит у большинства грегариин анаэробный характер, в процессе которого потребляется большое количество углеводов.

Ротовое отверстие и порошица отсутствуют. Нет и сократительной вакуоли (как и у всех прочих Sprotozoa). Питание и дыхание осуществляются всей поверхностью тела.

Двигаются грегарины разными способами. Многие совсем неподвижны, другие способны к сокращению при помощи мионем. У многих кишечных грегариин наблюдается своеобразный способ скользящего движения. При этом простейшее, не меняя формы, медленно и плавно скользит вперед. Механизм этой своеобразной формы движения еще недостаточно ясен. Последние исследования показывают, что причиной поступательного движения являются колебательные движения (удулирование) гребней пелликулы, а не выделение слизи, как это предполагалось еще недавно.

Жизненный цикл и размножение. Взрослые грегарины, достигшие предельного размера, соединяются попарно, в результате чего образуется так называемый сизигий. Нередко, однако, грегарины объединяются довольно рано, еще на стадиях роста (рис. 39). Тела обоих партнеров в

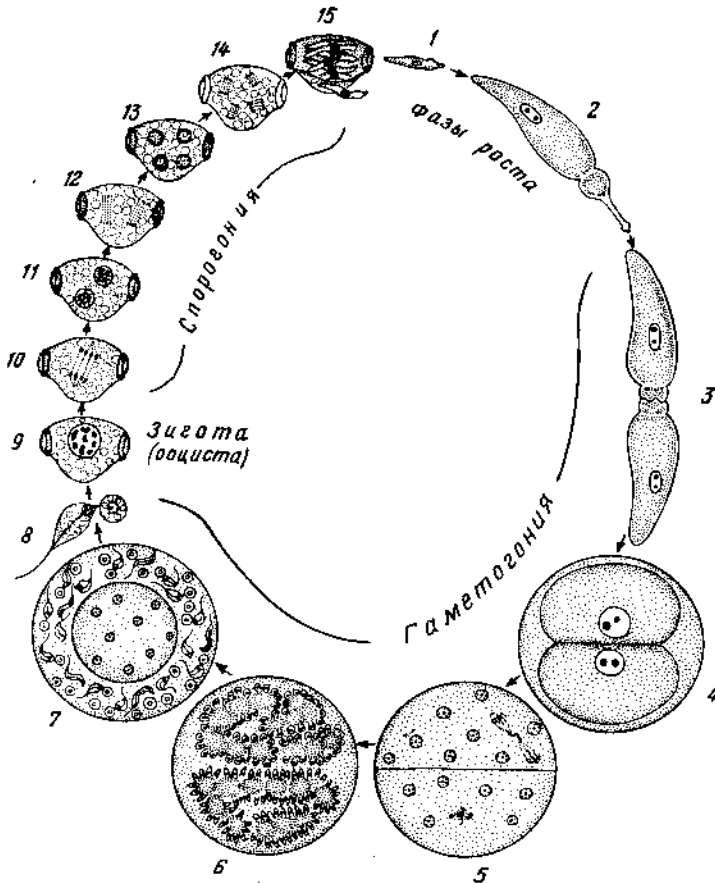


Рис. 40. Цикл развития грегарины *Stylocephalus longicollis* (по Греллю с изменениями):

1 — спорозит, вышедший из ооцисты, 2 — растущая грегарица, 3 — сизигий, образованный двумя соединившимися грегарицами, 4 — циста с двумя грегарицами, 5 — деления ядер, предшествующие образованию гамет (гаметогония), 6 — образование гамет, часть цитоплазмы остается в виде остаточного тела, 7 — гаметы (продолговатые мужские, округлые женские) под оболочкой цисты, в центре — остаточное тело, 8 — копуляция гамет, 9 — зигота, выделившая оболочку (ооциста), 10 — первое (редукционное) деление ядра в ооцисте, 11 — ооциста с двумя ядрами, 12 — второе деление ядра в ооцисте, 13 — ооциста с четырьмя ядрами, 14 — третье деление ядра в ооцисте, ведущее к образованию восьми ядер, 15 — ооциста с восемью спорозитами

дальнейшем округляются, и вокруг них выделяется плотная оболочка (рис. 40). Слияния грегариин внутри цисты не происходит. Ядро каждой особи многократно делится митотически. В результате образуется множество ядер, рассеянных в цитоплазме. Эти ядра отходят к периферии тела каждой особи и выпячивают цитоплазму в виде многочисленных бугорков. Далее каждый бугорок отшнуровывается от общей массы цитоплазмы и становится гаметой. При этом часть цитоплазмы первоначально объединившихся в сизигий особей остается неиспользованной (остаточное тело) и в дальнейшем дегенерирует. Гаметы, образовавшиеся в разных особях (гамонтах) одного сизигия, попарно копулируют. Интересно отметить, что у грегариин (так же как и у колониальных жгутиконосцев, с. 45) наблюдаются все переходы от полной изогамии к анизогамии. При этом в подотряде *Acerhalina* бывает преимущественно изогамная копуляция, тогда как у *Serhalina* — разная степень анизогамии. Продукт копуляции — зигота окружается плотной оболочкой, образуя ооцисту (часто не совсем правильно ее называют спорой). Внутри ооцисты протекает процесс спорогонии: ядро ее, последовательно делясь, дает начало 8 ядрам. Два первых деления представляют собой мейоз и приводят к редукции числа хромосом. У грегариин, как и у всех споровиков, редукция зиготическая. Вслед за образованием 8 ядер цитоплазма ооцисты распадается на 8 мелких червеобразных телец — спорозитов. Этим заканчивается спорогония и ооциста становится способной к заражению новых особей хозяина.

Цисты с развивающимися в них ооцистами выбрасываются вместе с экскрементами хозяина наружу (или же попадают в наружную среду после смерти хозяина). Для дальнейшего развития ооцисты должны быть проглочены подходящим для их развития животным. В последнем случае оболочка ооцисты лопается и спорозиты выходят в просвет кишечника. Там они внедряются своим передним заостренным концом в клетку кишечника, и начинается период роста. Постепенно тело спорозита, особенно часть его, находящаяся вне эпителиальной клетки, удлиняется, формируется эпимерит, появляется перегородка, делящая животное на протомерит и дейтомерит. Растущий спорозит постепенно принимает облик взрослой грегарины.

Паразитируя лишь в беспозвоночных, грегарины не имеют большого практического значения.

КЛАСС II. КОКЦИДИЕОБРАЗНЫЕ (COCCIDIOMORPHA)

В отличие от грегариин *Coccidiomorpha* на большей части своего жизненного цикла — внутриклеточные паразиты. У большинства бывает чередование полового и бесполого размножения (последнее в редких случаях может отсутствовать). Резко выраженная анизогамия в форме оогамии (с. 46). Макрогамета (яйцо) образуется непосредственно в результате роста гамонта без деления. Микрогаметы образуются путем многочисленных делений гамонта (гаметоцита).

Из отрядов, относящихся к классу Кокцидиеобразных, мы рассмотрим два — кокцидий (*Coccidiida*) и кровяных споровиков (*Haemosporidia*).

Отряд 1. Кокцидии (*Coccidiida*). Кокцидии — внутриклеточные паразиты, имеют вид округлых или овальных клеток (без эпимерита и деления на протомерит и дейтомерит), паразитирующих в эпителиальных и других клетках кишечника, печени, почек и некоторых других органах позвоночных и беспозвоночных животных. Для них характерны два способа размножения — половое и бесполое, которые правильно чередуются. Бесполое размножение осуществляется в форме множественного де-

ления (шизогония) или особой формой деления надвое, получившего название эндодиогении. Особенности этой формы бесполого размножения будут рассмотрены ниже (с. 60). У большинства кокцидий лишь один хозяин и спорогония частично или полностью протекает во внешней среде. У других наблюдается смена хозяев. При этом бесполое размножение протекает обычно в одном хозяине, а половой процесс и спорогония — в другом. Таким образом, жизненные циклы кокцидий разнообразны.

Рассмотрим жизненный цикл однохозяинной кокцидии из рода *Eimeria* и циклы кокцидий из родов *Toxoplasma* и *Sarcocystis*, развитие которых связано со сменой хозяев.

Многочисленные виды рода *Eimeria* паразитируют в разных позво-

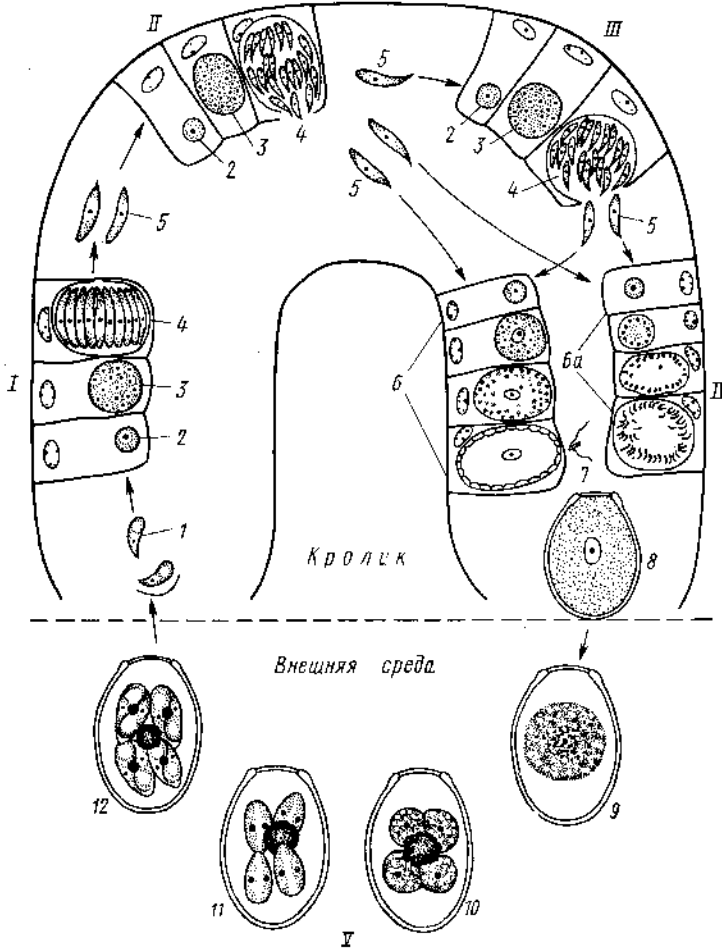


Рис. 41. Цикл развития кокцидий рода *Eimeria* (ориг. схема Е. М. Хейсина), I — первое поколение шизогонии; II — второе поколение шизогонии; III — третье поколение шизогонии; IV — гаметогония; V — спорогония;

1 — спорозонты, 2 — молодой шизонт, 3 — растущий шизонт с множеством ядер, 4 — шизонт, распавшийся на мерозонты, 5 — развитие макрогаметы, 6, 6а — развитие микрогамет, 7 — микрогаметы, 8 — ооциста, 9 — ооциста, присутствующая к спорогонии, 10 — ооциста с четырьмя споробластами и остаточным телом, 11 — развитие споробластов, 12 — зрелые ооцисты с четырьмя спорами, в каждой споре по два спорозонты

ночных хозяевах, в том числе кроликах, рогатом скоте и домашней птице. Многие виды патогенны и наносят существенный ущерб хозяйству.

Основные этапы жизненного цикла кокцидий рода *Eimeria* изображены на рис. 41.

Попавшие в хозяина вместе с ооцистой спорозонты проникают в клетки кишечника и начинают расти и размножаться бесполом путем посредством шизогонии (множественное деление: ядро кокцидий многократно делится, а цитоплазма увеличивается в объеме). Особь, называемая на этой стадии шизонтом, становится многоядерной. Затем тело шизонта распадается на группу (по числу ядер) мелких одноядерных червеобразных клеток — мерозонтов (табл. III, 2); последние располагаются по отношению друг к другу как дольки мандарина. Мерозонты выходят в просвет кишечника (или другого органа). Они активно проникают в соседние клетки и там вновь превращаются в шизонтов и претерпевают шизогонию. Процесс этот повторяется несколько раз и приводит к многократному увеличению числа паразитов в данной особи хозяина. Однако число поколений шизонтов ограничено. У видов рода *Eimeria* оно не превышает 4—5. После нескольких бесполой поколений наступает половой процесс. При этом мерозонты, внедрившиеся в клетки хозяина, дают начало гамонтам — стадиям, из которых образуются гаметы. Они претерпевают двоякого рода развитие. Часть их (макрогамонты), не делясь, растут, обогащаясь резервными питательными веществами, и превращаются в макрогаметы (яйца). Другие (микрогаметы) тоже энергично растут, но в отличие от макрогамет ядро в них многократно делится. Число образующихся ядер при этом оказывается во много раз большим, чем при шизогонии. За счет многочисленных ядер и цитоплазмы микрогамонта формируются мужские гаметы (сперматозоиды), сильно вытянутые в длину и снабженные каждый двумя жгутиками (табл. IV, 1). Они активно подвижны. Одна из микрогамет проникает в макрогамету — происходит копуляция. Зигота при этом немедленно выделяет прочную двухслойную оболочку и превращается таким путем в ооцисту. На этой стадии ооцисты обычно выводятся с испражнениями наружу. Их дальнейшее развитие (спорогония) происходит вне тела хозяина. Внутри ооцисты ядро делится (у видов рода *Eimeria* 2 раза). Вокруг ядер обособляется цитоплазма. Таким образом формируются 4 споробласта, вокруг которых выделяются оболочки, и они превращаются в споры, — спороцисты (у *Eimeria* 4 споры). Внутри каждой из спор после деления ядра образуется по 2 спорозонта. Достигнув этой стадии, ооциста становится инвазионной. Если она попадет в кишечник хозяина, то спорозонты выходят из спор и из ооцисты и начинают новый цикл развития.

Электронно-микроскопические исследования последних лет показали, что кокцидии, несмотря на мелкие размеры, довольно сложной структуры, которую не удастся обнаружить обычными светооптическими микроскопами. Особенно сложно устроены подвижные стадии — зоиты (мерозонты и спорозонты). Схема строения мерозонта по данным электронной микроскопии представлена на рис. 42 и табл. III, 2.

Снаружи тело кокцидии покрыто трехмембранной (а не двухмембранной, как полагали недавно) оболочкой — пелликулой. Под ней расположена система трубчатых фибрилл, называемая субпелликулярными микротрубочками. Вместе с пелликулой они образуют наружный скелет зонта (его каркас). Наружная мембрана пелликулы является интактной на всем своем протяжении, тогда как две внутренние мембраны прерываются на переднем и заднем конце, где располагаются переднее и зад-

нее опорные кольца (рис. 42). В отверстии переднего кольца располагается особая конусообразная полая прочная структура, называемая коноидом, стенку которого формируют спирально закрученные фибриллы. Коноид несет, как полагают, опорную функцию при проникновении зонти в клетку хозяина. В передней трети зонти расположены трубчатые мешковидно расширяющиеся на внутреннем конце органониды, число которых у разных видов кокцидий варьирует от 2 до 14. Они называются роптриями. Дистальные концы их проходят сквозь кольцо коноида. Предполагают, что в роптриях заключается вещество, способствующее прошикновению зонти в клетку хозяина. Имеются наблюдения, показывающие, что в момент контакта зонти с клеткой содержимое роптрий изливается наружу. В переднем же конце мерозонти расположено некоторое количество (10—12, а иногда и до нескольких десятков) плотных извивающихся тяжей — микронем. Их функциональное значение еще неясно. Предполагается, что они связаны непосредственно с роптриями и заключающееся в них вещество через роптрии также изливается наружу.

Своеобразным компонентом тела кокцидий (на всех стадиях цикла, кроме микрогамет) являются микропоры (рис. 42). Они представляют собой ультрамикроскопические впячивания пелликулы. Две внутренние мембраны при этом прорываются, наружная остается интактной.

В настоящее время большинством исследователей принимается, что эти образования представляют собой микроцитостомы (ротовые отверстия на ультраструктурном уровне), через которые в цитоплазму поступают питательные вещества. Следовательно, представления о питании кокцидий, как и других внутриклеточных паразитов, всей поверхностью тела, т. е. осмотически, в свете новых электронномикроскопических данных в значительной части должны быть пересмотрены.

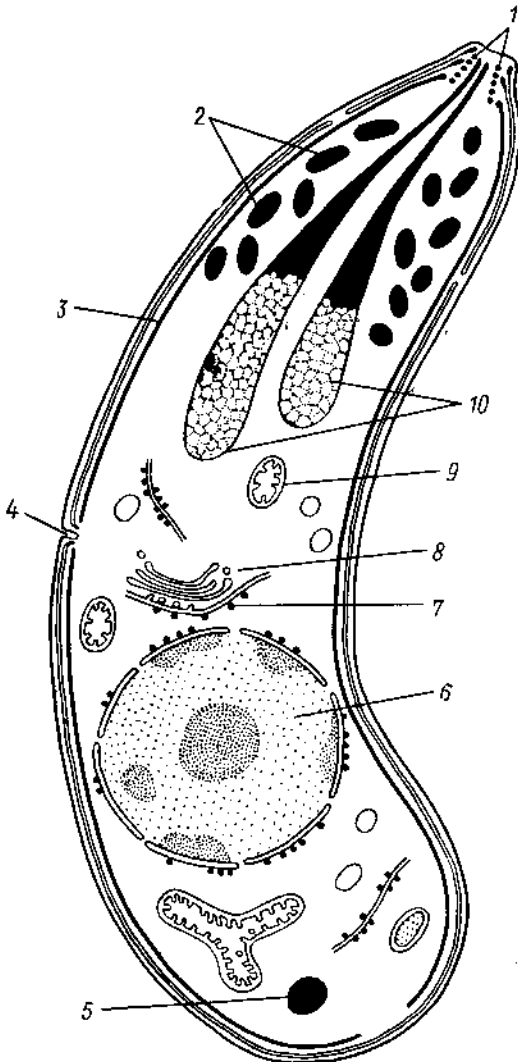


Рис. 42. Ультраструктура мерозонти (или спорозонти) кокцидий (схематизировано, из Грелля): 1 — коноид, 2 — микромеры, 3 — микротрубочки, 4 — микропора, 5 — жировая капля, 6 — ядро, 7 — эндоплазматическая гранулярная сеть, 8 — цистерны аппарата Гольджи, 9 — митохондрия, 10 — роптрии

Кроме рассмотренных органоидов, свойственных зоитам кокцидий, в цитоплазме последних присутствуют и общеклеточные органоиды — митохондрии и аппарат Гольджи (рис. 42), эндоплазматическая сеть с рибосомами, а также различные включения: зерна углеводов, липидов, белков — резервных энергетических материалов.

Некоторые из кокцидий принадлежат к числу возбудителей серьезных заболеваний домашних животных. Эти заболевания называются кокцидиозами. Особое значение имеют кокцидии рода *Eimeria*. *E. magna*, *E. intestinalis* и некоторые другие виды вызывают кокцидиоз кроликов, протекающий очень тяжело, особенно у молодняка, и часто являющийся причиной массового падежа животных. Еще более опасны кокцидии цыплят (*E. tenella*), приводящие их к гибели. Серьезный вред животноводству наносят кокцидии крупного рогатого скота (*E. zürni*, *E. smithi* и др.), поражающие преимущественно телят. За последние годы в связи с развитием прудового хозяйства серьезное практическое значение как вредитель карпа приобрел вид *E. carpelli*.

Меры борьбы с кокцидиозами в основном профилактические, препятствующие заносу ооцист с кормом и водой. Кроме того, против кокцидиозов разработан ряд специфически действующих лекарственных препаратов.

Токсоплазма и токсоплазмозы. В 1908 г. французскими учеными Николем и Мансо у грызунов в Северной Африке были обнаружены внутриклеточные паразиты, получившие название *Toxoplasma gondii*. Дальнейшие исследования показали, что эти паразиты широко распространены среди разнообразных видов птиц и млекопитающих, а также могут паразитировать и у человека, вызывая тяжелые заболевания — токсоплазмозы. Долгое время вопрос о положении токсоплазм в системе простейших оставался неясным. Лишь в 1970 г. учеными Дании, Англии и США

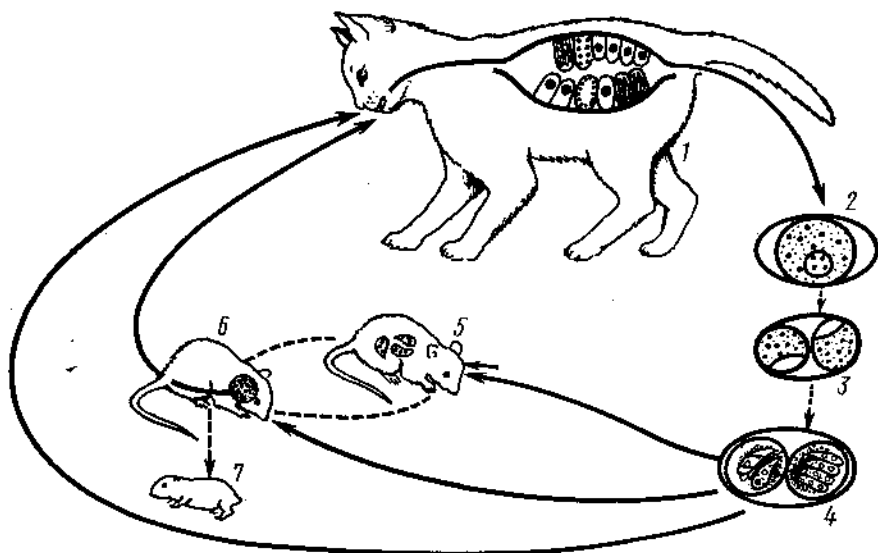


Рис. 43. Цикл развития и способы заражения *Toxoplasma gondii* (по Френкелю и др.):

1 — кошка-хозяин, в котором проходят шизогония и стадии полового цикла, 2, 3, 4 — стадии развития ооцист (по две споры в каждой с четырьмя спорозонтами в споры); 5 — мышь-хозяева, в которых протекает дополнительное бесполое размножение; имеет место острая инфекция (образуются цисты, изолирующие паразита от тканей хозяина), 7 — внутриутробное заражение мышей

почти одновременно был раскрыт жизненный цикл этого паразита и показана его принадлежность к кокцидиям. В отличие от рассмотренных выше эймерий, у токсоплазм жизненный цикл протекает со сменой хозяев. Половой процесс и образование ооцист происходит в кишечнике кошек (а также и других видов семейства кошачьих), которые являются окончательными хозяевами паразита. Бесполое же размножение может

осуществляться в разных млекопитающих и птицах. По-видимому, любые виды этих классов теплокровных позвоночных (в том числе и человека) могут быть промежуточными хозяевами токсоплазмы (рис. 43). Бесполое размножение токсоплазмы имеет вид полумесяца длиной 4—7 мкм, шириной 2—4 мкм. Их ультраструктура, как показали электронно-микроскопические исследования последних лет, идентична с таковой мерозоитов и спорозоитов других кокцидий (см. рис. 42), что лишнее подтверждает их принадлежность к этому классу. Токсоплазмы поражают клетки различных органов, в первую очередь ретикуло-эндотелиальной системы и мозга.

Размножаются они путем эндодиогении — особой формы деления, которую удалось недавно изучить благодаря применению электронного микроскопа (рис. 44). При этой форме размножения формирование двух дочерних особей происходит внутри материнской. Закладка апикальных комплексов дочерних клеток (т. е. коноида, колес, роптрий, микропем и др.) происходит внутри материнской клетки одновременно с началом деления ядра. Целлюла дочерних клеток образуется за счет наружной мембраны материнской клетки, которая целиком переходит на дочерние особи. В тканях хозяина (в особенности в мозге) в результате повторных делений образуются скопления токсоплазм, включающие десятки отдельных особей (клеток). Такие скопления окружаются оболочкой и называются цистами. При попадании последних в кишечник кошки (например, при поедании промежуточного хозяина) они внедряются в эпителиальные клетки кишечника и прорывают типичный для кокцидий цикл, который описан на примере эймерий (шизогония, образование микро- и макрогамет, оплодотворение, образование ооцисты, спорогония). В отличие от эймерий зрелые ооцисты *Toxoplasma* обладают не четырьмя, а двумя спорами с четырьмя спорозонтами в каждой. Ооцисты служат источником нового заражения как промежуточных хозяев, так и кошки.

Особенность токсоплазм — распространение бесполой части цикла на множество видов теплокровных животных, многие из которых служат пищей окончательному хозяину. Источником инвазии токсоплазмой служат не только ооцисты, но также ткани зараженного промежуточного хозяина, содержащие токсоплазм. Это может происходить при поедании зараженного животного, а также, по-видимому, через выделения кишечника, слизистые носа и глотки. У млекопитающих токсоплазмы могут передаваться через плаценту развивающемуся плоду. Таким образом, токсоплазмоз может быть приобретенным и врожденным (от больной матери).

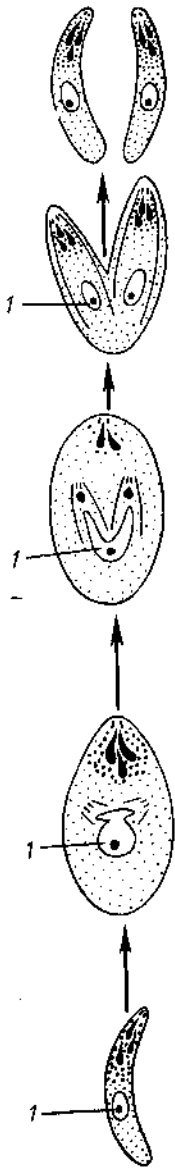


Рис. 44. Последовательные стадии эндодиогении кокцидий (схематизировано, по Шолтисеку): 1 — клеточное ядро

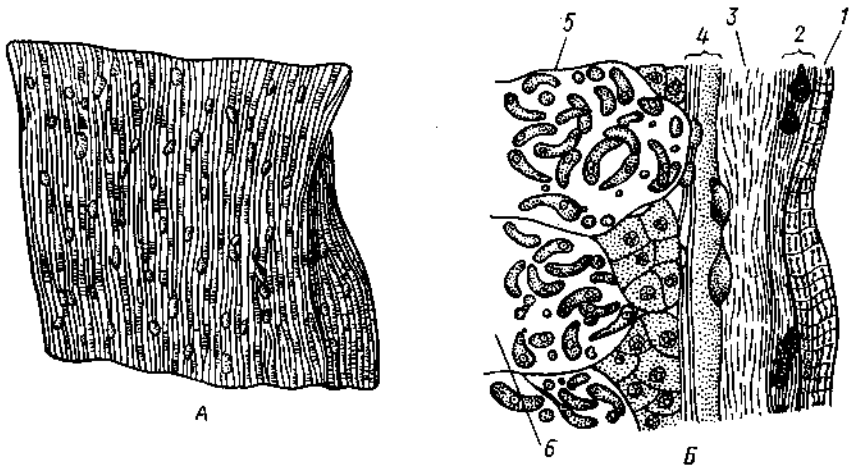


Рис. 45. Саркоспоридии рода *Sarcocystis*. А — цисты паразита в мышцах, естественная величина (по Лейкарту); Б — участок разреза через цисту (по Алексееву): 1 — мышечное волокно, 2-3 — соединительная ткань, 4 — оболочка цисты, 5 — перегородки между камерами, 6 — камеры со зрелыми дистозоидами

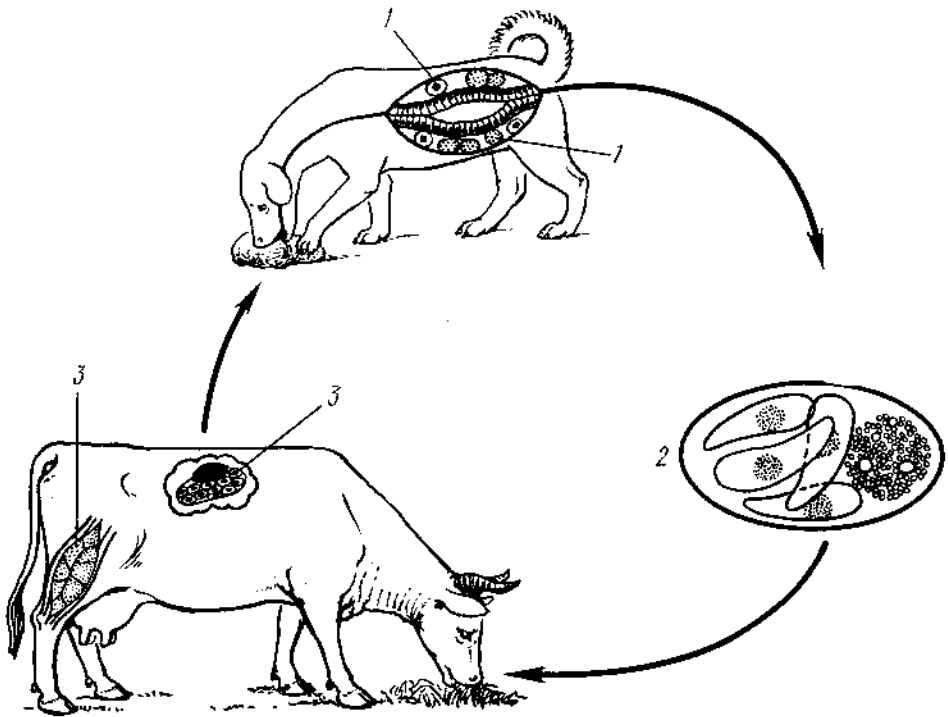


Рис. 46. Схема жизненного цикла *Sarcocystis cruzi* (по Дюбэ с изменениями): 1 — половые стадии развития в кишечнике собаки, 2 — спора, вышедшая из ооцисты со зрелыми спорозонтами, 3 — размножение и образование цистозоидов в тканях рогатого скота. Окончательный хозяин — собака, промежуточный — рогатый скот

В заражении человека существенную роль играют домашние животные (обычно кошки), которые нередко болеют токсоплазмозом или бывают бессимптомными носителями паразита. Клинические формы токсоплазмоза разнообразны: поражения лимфатической системы, тифоподобные заболевания, поражения первой системы, органов зрения. Вопросы эпидемиологии, профилактики и терапии токсоплазмоза в настоящее время усиленно разрабатываются в медицине.

Саркоспоридии (*Sarcosporidia*) и саркоспоридиозы. Так же, как и в случае с *Toxoplasma gondii*, систематическое положение мясных спорозоитов — саркоспоридий (*Sarcosporidia*) долгое время оставалось совершенно неясным. Было известно лишь, что мясные спорозоиты паразитируют в мускулатуре различных домашних животных — у рогатого скота, овец, свиней, а также у ряда диких видов. Они образуют вытянутые в длину мешочки (рис. 45, 46) от 0,5 до 5 мм длиной, которые сначала залзают внутри мышечных волокон, а впоследствии в мышечной соединительной ткани. Внутри цист есть сотни червеобразных одноядерных клеток (рис. 45).

Недавно изученный жизненный цикл саркоспоридий (рис. 46) выявил их принадлежность к кокцидиям. При поедании окопчательным хозяином (для саркоспоридий овец это собака) цист заполняющие их червеобразные клетки паразита (цистозонты) внедряются в эпителий кишечника, где, минуя шизогонию, превращаются в макро- и микрогаметов (как у *Eimeria* и других кокцидий), из которых развиваются макро- и микрогаметы. После оплодотворения получаются ооцисты, в которых развивается по 2 споры. Из зрелых ооцист, попавших с пищей в промежуточного хозяина (овцу), выходят спорозоиты, которые через кровь проникают в эндотелий сосудов, а затем в мышцы, где путем энергичного размножения, протекающего по типу эндодигонии (см. рис. 44), образуются описанные цисты.

Многочисленные виды саркоспоридий широко распространены как в домашних, так и в диких млекопитающих. Они найдены также в птицах и рептилиях.

Саркоспоридии при сильном заражении (например, при поражении мышц сердца) вызывают тяжелые заболевания. При слабом заражении болезненных явлений не наблюдается.

Отряд 2. Кровяные спорозоиты (*Haemosporidia*) — обширная группа широко распространенных паразитических простейших. Включает несколько десятков видов, часть жизненного цикла которых протекает в эритроцитах позвоночных животных — млекопитающих, птиц, рептилий. В отличие от кокцидий у кровяных спорозоитов спорогония никогда не протекает во внешней среде, а происходит в теле кровососущих насекомых (чаще всего комаров), которые и являются переносчиками этих паразитов. Кровяные спорозоиты имеют громадное практическое значение, так как к ним относится возбудитель малярии — болезни, являющейся и до наших дней бичом населения многих тропических и субтропических стран.

Жизненный цикл малярийного плазмодия (род, *Plasmodium*). В человеке паразитируют четыре вида рода *Plasmodium*. Жизненный цикл их протскает сходно.

В кровь человека паразит попадает в стадии спорозоита при укусе комара рода *Anopheles* (стадия спорозоита малярийного плазмодия вполне соответствует одноименной стадии в жизненном цикле кокцидий). Спорозоиты — очень мелкие (5—8 мкм длины) тонкие червеобразные одноядерные клетки (рис. 47, 1). Их ультраструктура сходна с таковой у кокцидий, за исключением того, что у спорозоитов малярийного

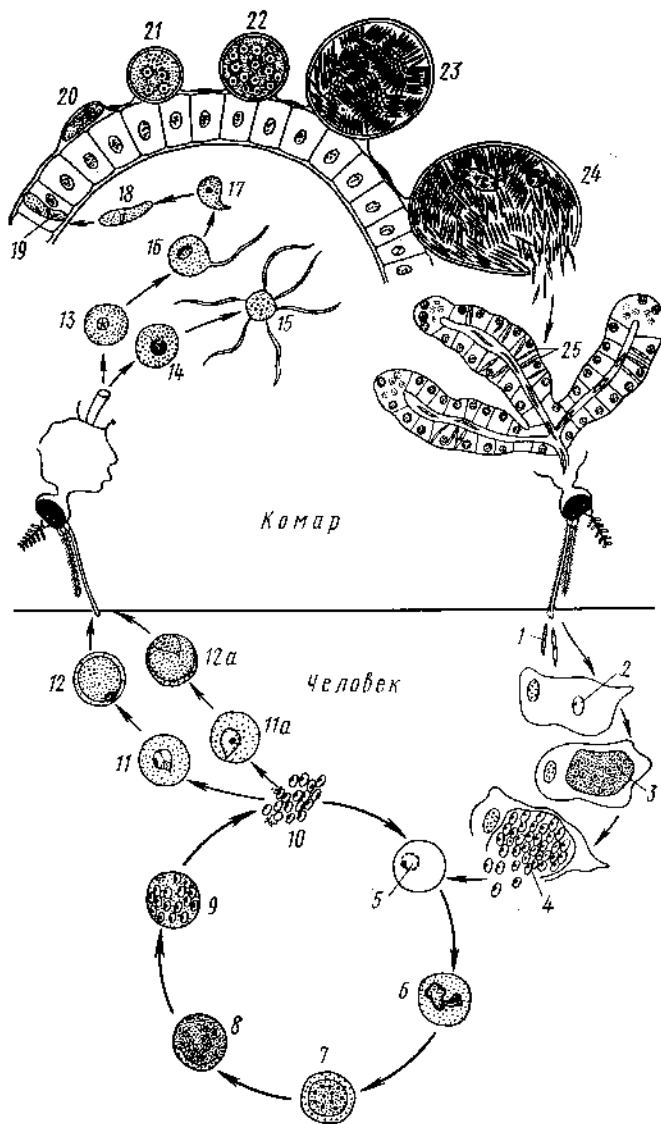


Рис. 47. Цикл развития малярийного плазмодия рода *Plasmodium* (ориг. схема Е. М. Хейсина):

1 — спорозоиты, 2—4 — шизогония в печени (2 — спорозоит, внедрившийся в печеночную клетку, 3 — растущий шизонт с многочисленными ядрами, 4 — шизонт, распадающийся на мерозоиты), 5—10 — эритроцитарная шизогония (5 — молодой шизонт в форме кольца, 6 — растущий шизонт с псевдоподиями, 7—8 — деление ядер внутри развивающегося шизонта, 9—10 — распад шизонта на мерозоиты и выход их из эритроцита, кроме мерозоитов, видны зерна пигмента), 11 — молодой макрогамеит, 11a — молодой микрогамеит, 12 — зрелый макрогамеит, 12a — зрелый микрогамеит, 13 — макрогамета, 14 — микрогамета, 15 — образование микрогамет (флагелляция), 16 — копуляция, 17 — зигота, 18 — подвижная зигота (оокинета), 19 — проникновение оокинеты сквозь стенку кишечника комара, 20 — превращение оокинеты в ооцисту на наружной стенке кишечника комара, 21, 22 — растущая ооциста с детачирующимися ядрами, 23 — зрелая ооциста со спорозонтами и остаточным телом, 24 — спорозонты, покидающие ооцисту, 25 — спорозонты в слюнной железе комара

плазмодия отсутствует коноид. Током крови они разносятся по телу и внедряются в клетки печени, где превращаются в шизонтов, размножающихся бесполом путем (шизогония), как и у кокцидий. Образовавшиеся после завершения первого поколения — шизогонии мерозоиты (одноядерные продукты бесполого размножения шизонтов) внедряются уже не только в клетки пораженного органа, а и в эритроциты крови и вновь выносятся в кровяное русло. В эритроцитах крови больных малярией людей можно найти небольших амeboвидно меняющих форму паразитов. Эти эритроцитарные шизонты растут и заполняют эритроцит, от которого остается только периферическая каемка. Электронно-микроскопические исследования показывают, что растущие шизонты обладают ультрацитостомом, который был описан выше для мерозоитов кокцидий. Поглощаемый паразитом гемоглобин частично усваивается им, а непереваренные остатки превращаются в зернистый черный пигмент — меланин. По завершении шизогонии образуется 10—20 мерозоитов, которые покидают эритроцит (он при этом разрушается), внедряются в новые кровяные тельца, и процесс повторяется. Следовательно, у плазмодия малярии две формы шизогонии: одна протекает в клетках печени, вторая — в эритроцитах.

После нескольких циклов бесполого размножения (шизогонии) начинается подготовка к половому процессу. При этом внедряющиеся в эритроциты мерозоиты дают начало не шизонтам, а гамонтам (подготовительные стадии образования гамет). Имеются две категории несколько различающихся гамонтов: макрогамонты, дающие впоследствии женские половые клетки, и микрогамонты, дающие мужские гаметы. Дальнейшего развития гамонтов в крови человека не происходит. Оно осуществляется лишь в том случае, если кровь с ними попадает в кишечник малярийного комара (*Anopheles*) при сосании. Там женские гамонты целиком превращаются в крупные макрогаметы. В мужских гамонтах происходит деление ядра на 5—6 ядер, которые окружаются тонким слоем цитоплазмы и отрываются от гамонта в виде подвижных, червеобразных телц — микрогамет. Происходит копуляция гамет. Образующаяся продолговатая зигота подвижна (ее часто называют оокинетой); она внедряется в стенку кишечника комара и инцистируется на стороне его, обращенной к полости тела, превращаясь в ооцисту. Последняя растет и выпячивается в полость тела комара. Ядро зиготы многократно делится. Содержимое ооцисты затем распадается на громадное количество (до 10 000) тонких одноядерных подвижных спорозоитов. В это время оболочка ооцисты лопается и спорозоиты попадают в полость тела комара, наполненную гемолимфой. Из полости тела спорозоиты активно проникают в клетки слюнных желез наскомого, а затем в просвет протока желез. При укусе комаром человека спорозоиты через хоботок вносятся в ранку и попадают в кровь.

В описанном цикле развития следует подчеркнуть, что вся жизнь простейшего протекает внутри организма хозяина (бесполая часть цикла — в человеке, половая — в комаре). Ни на одной стадии паразит не находится непосредственно во внешней среде. В связи с этим в цикле развития паразита отсутствуют стадии, снабженные защитными оболочками (как в цикле кокцидий *Eimeria*).

Малярия, распространение и борьба с ней. Малярия широко распространена во всем тропическом и субтропическом поясе, а также и в умеренной зоне — везде, где имеются условия для развития комаров рода *Anopheles*, личинки которых живут в мелких пресноводных водоемах. В Европе в конце XIX и начале XX в. она захватывала не только южную, но отчасти и среднюю Европу.

В России и в первое десятилетие существования СССР малярия была широко распространена на Кавказе, в Среднем и Нижнем Поволжье, на Украине, в Средней Азии. Например, в 1935 г. в СССР было зарегистрировано 9 млн. заболеваний малярией. В настоящее время в Советском Союзе малярия ликвидирована. Встречаются лишь единич-

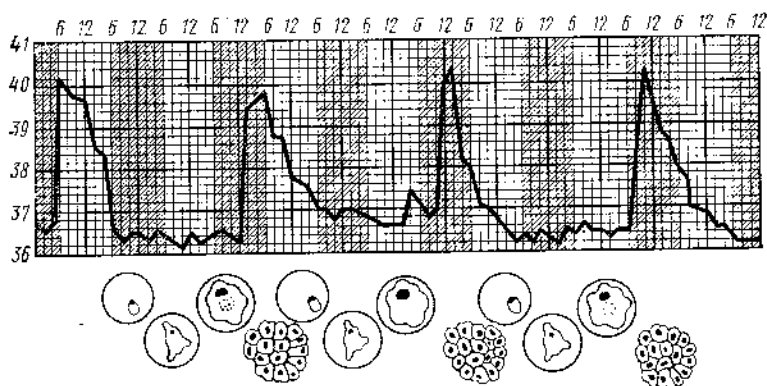


Рис. 48. Температурная кривая человека при заболевании трехдневной малярией.

Внизу — стадии развития *Plasmodium vivax*, соответствующие различной температуре тела больного; заштрихован ночной период суток

ные спорадические заболевания. Ликвидирована малярия также и на всей территории Европы. Однако и сейчас значение малярии в жизни человечества огромно. Она широко распространена в Индии, многих странах Африки, Южной Америки. Только в Индии число больных малярией еще недавно (в 30-е годы) определялось числом свыше 100 млн. в год. В настоящее время заболеваемость в Индии резко снизилась; в середине 60-х годов отмечено примерно 200 тыс. случаев в год. Центр заболеваемости малярией переместился в Африку. Борьба с малярией представляет одну из центральных задач органов здравоохранения Организации Объединенных Наций и правительств отдельных стран.

Заболевание малярией начинается после инкубационного периода, длящегося около 2 недель. Однако известны некоторые формы малярии, у которых инкубационный период тянется до 6 месяцев и более. Заболевание носит характер правильно перемежающейся лихорадки, при которой лихорадочные приступы при температуре 40°C и выше чередуются с периодами нормальной температуры (рис. 48). Происходит это потому, что каждый приступ малярии совпадает с периодом завершения шизогонии паразита. Приступ совпадает с тем моментом, когда образовавшиеся в результате шизогонии мерозоиты выходят из эритроцитов и попадают в плазму крови. При разрушении эритроцита в кровь поступают продукты, вырабатываемые паразитом и вызывающие приступ малярии. После внедрения мерозоитов внутрь эритроцитов приступ прекращается до новой шизогонии.

В человеке паразитируют 4 вида рода *Plasmodium*, отличающиеся друг от друга некоторыми морфологическими и биологическими особенностями. У одного из них (*Pl. malariae*) промежутки между двумя последовательными бесполоми размножениями равны 72 ч, почему заболевание получило название 4-дневной лихорадки. У другого (особенно широко распространенного) вида (*Pl. vivax*) этот срок равен 48 ч. Это 3-дневная лихорадка. Наконец, у третьего вида (*Pl. falciparum*) срок

развития приблизительно тот же, но промежутки между двумя приступами сокращаются иногда почти до 24 ч, так как период высокой температуры тянется долго. Это тропическая — самая злокачественная форма малярии. Позже других описан еще один вид возбудителя малярии человека — *Pl. ovale*; он встречается изредка в тропической Африке, в СССР не найден.

Кроме лихорадочных приступов малярия выражается в сильной анемии (малокровие), при которой число эритроцитов в 1 мм³ может падать от 5 (норма) до 1 млн. В крови больных, а также в печени и селезенке накапливается меланин из разрушенных эритроцитов; печень и особенно селезенка сильно увеличены.

Борьба с малярией ведется по нескольким линиям. Действенная мера — осушка водоемов, дающих приют личинкам *Anopheles*. Для уничтожения личинок применяют нефтewание. Нефть, растекающаяся по поверхности воды, проникает в дыхательные отверстия личинок, поднимающихся к поверхности воды. Большое значение имеет опыливание водосмов с самолетов порошковидными ядами — инсектицидами. Этим методом надо пользоваться очень осторожно, так как неумеренное употребление ядов может погубить все население водоема. Взрослых комаров уничтожают в зимнее время на местах зимовок — в погребках, стойлах и т. п. В последнее время стали применяться генетические методы борьбы с переносчиками. Сущность их сводится к следующему. Вылавливаются самцы апофелес и подвергаются облучению лучами Рентгена. Это нарушает нормальный ход мейоза. Будучи выпущенными в природу, они оплодотворяют самок, которые откладывают после этого яйца, либо неспособные к развитию, либо дающие бесплодное потомство.

Для уничтожения попавших в организм человека малярийных паразитов практикуются повторные курсы хинина, акрихина и других препаратов.

Планомерное проведение в Советском Союзе противомаларийных мероприятий привело к ликвидации этой тяжелой болезни.

Дополнение к типу Sporozoa

Отряд Пироплазмиды (Piroplasmida). Пироплазмиды — кровяные паразиты млекопитающих. Они вызывают у многих домашних животных тяжелые заболевания. Представители рода *Piroplasma* — мельчайшие паразиты красных кровяных клеток (рис. 49). В отличие от гемоспоридий они размножаются в эритроцитах путем деления надвое и никогда не накапливают в теле черного пигмента меланина. При заболевании пироплазмозом (болезнь, вызываемая видами рода *Piroplasma*) одним из характерных клинических признаков служит появление гемоглобина в моче, что связано с разрушением эритроцитов. Поэтому заболевания, вызываемые пироплазмами, часто в народе называют «кровопочкой». Передача пироплазм происходит при помощи кровососущих клещей, в теле которых пироплазмы претерпевают бесполое размножение путем простого и множественного деления. Ранее некоторыми авторами в теле клещей описывался половой процесс паразита. Однако эти наблюдения позднейшими исследованиями не подтвердились. Мельчайшие стадии развития паразита (около 1 мкм), сравнимые со спорозонтами гемоспоридий, проникают в слюнные железы клеща; при укусе и кровососании клещом рогатого скота попадают в кровяное русло млекопитающего, где в дальнейшем поражают эритроциты. Пироплазмозы широко распространены по всему земному шару.



Рис. 49. Разные формы *Piroplasma bigeminum*, встречающиеся в эритроцитах рогатого скота, видно деление паразита надвое (из Грассе)

Не меньшее практическое значение как возбудители тяжелых заболеваний рогатого скота имеют виды рода *Theileria*, широко распространенные в Средней Азии и Закавказье. Стадии, паразитирующие в эритроцитах, еще мельче, чем у *Piroplasma*. *Theileria* поражают не только эритроциты, но и клеточные элементы ретикуло-эндотелиальной системы, лимфоциты. В этих клетках идет энергичное бесполое размножение паразита. Переносчиком у *Theileria* также служат кровососущие клещи. Предполагают, что в клеще паразит формирует гаметы и происходит половой процесс. Эти данные, однако, требуют серьезной проверки и уточнения.

Как видно из изложенного, жизненный цикл пироплазмид существенно отличается от такового у кровяных споровиков, у которых чередуются стадии шизогонии, гаметогенеза и спорогонии. Вместе с тем электронно-микроскопические исследования последних лет показали большое сходство в строении кровяных стадий пироплазмид и зоитов споровиков. Это серьезный аргумент в пользу сближения пироплазмид со споровиками. Вопрос требует дальнейших исследований.

ТИП КНИДОСПОРИДИИ (CNIDOSPORIDIA)

Все кнidosпоридии — паразиты. К ним принадлежат два класса — миксоспоридии (*Myxosporidia*) и актиномиксидии (*Actinomyxidia*). Первые — почти исключительно паразиты рыб, вторые — паразиты малощетинковых кольчатых червей и силункулид. Рассмотрим первый из названных классов. От споровиков кнidosпоридии отличаются характером жизненного цикла. У них в отличие от споровиков отсутствует закономерное чередование шизогонии, полового процесса и спорогонии. Жизненный цикл кнidosпоридий всегда начинается двухъядерным амeboидным зародышем. Споры — многоклеточные образования, и формирование их происходит в течение значительной части жизни паразита.

Актиномиксидии отличаются от миксоспоридий главным образом более сложным строением спор.

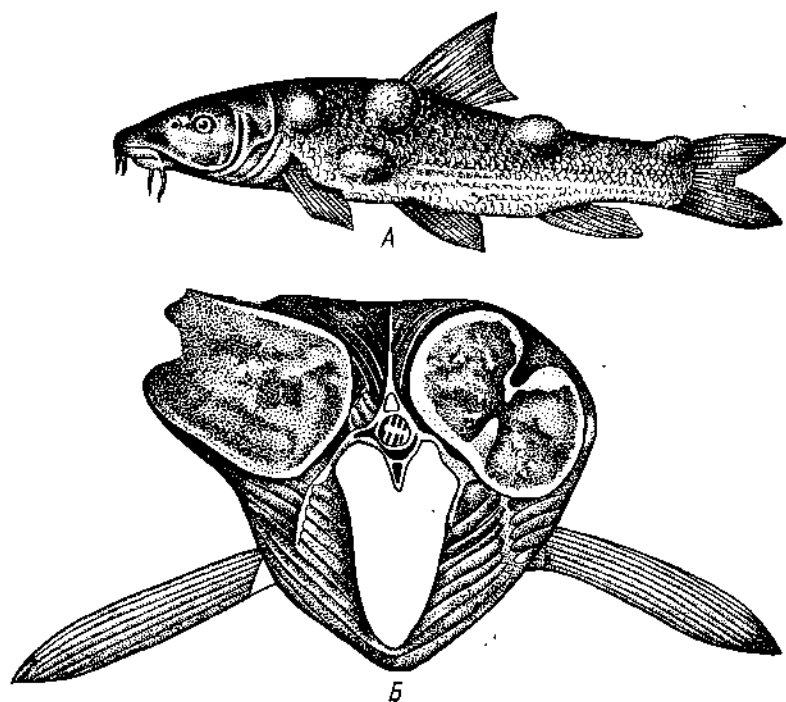


Рис. 50. Шишечная болезнь усача, вызываемая миксоспоридией *Myxobolus Pfeifferi*. А — общий вид; Б — в разрезе (по Гоффер)

Число известных видов микоспоридий около 1000. Это тканевые или полостные паразиты, поражающие разнообразные органы хозяина: жабры, кожу, мускулатуру (рис. 50), желчный и мочевой пузыри, нервную систему, хрящи и др.

Взрослые микоспоридии, живущие в полостях органов, представляют собой амебообразные всегда многоядерные плазмодии, размеры которых варьируют от нескольких десятков микрометров до двух сантиметров (рис. 51).

Микоспоридии локализуются в толще тканей и образуют цисты, опухоли, достигающие иногда 1—2 см (иногда и более) в диаметре (см.

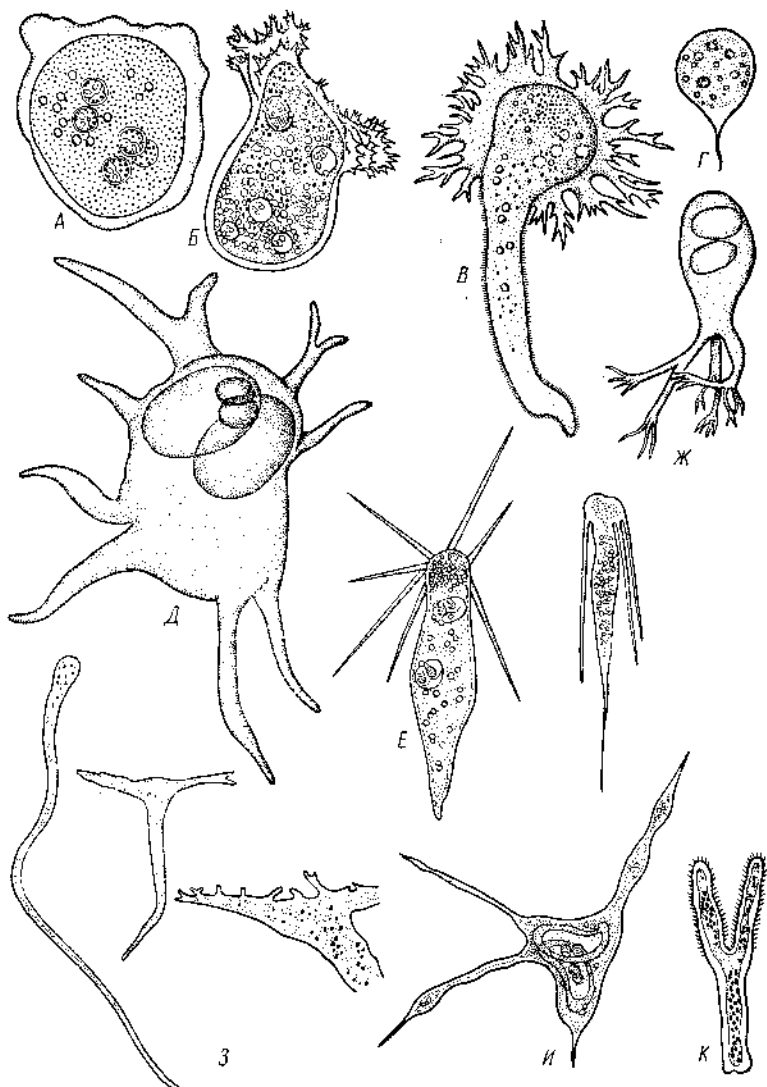


Рис. 51. Плазмодии разных видов микоспоридий (из Шульмана).
 А — *Ortholinea divergens*; Б — *Chloromyxum leydigi*; В — *Sinuolinea dimorpha*; Г — *Myxoproteus caudatus*; Д — *Sphaerospora irregularis*;
 Е — *Leptotheca agilis*; Ж — *Ceratomyxa ramosa*; З — *Ceratomyxa drepanopsettiae*; И — *Ceratomyxa appendiculata*; К — *Myxidium lieberkühni*

рис. 50). Содержимое цисты заполнено цитоплазмой паразита с большим количеством ядер. Последние по структурным и функциональным особенностям разделяются на две категории: вегетативные и генеративные. Вегетативные ядра определяют все жизненно необходимые функции плазмодия: обменные процессы, синтез белков, рост и др. Генеративные ядра дают начало особым, служащим для размножения стадиям — спорам. Этот довольно сложный процесс начинается с того, что вокруг генеративных ядер обособляются небольшие участки цитоплазмы. Формируются так называемые генеративные клетки, обычно многочисленные и способные к самостоятельному передвижению внутри тела плазмодия. Ядро генеративной клетки через некоторое время начинает делиться и дает многоядерное образование — панспоробласт. Внутри последнего формируются две споры, в построении каждой из которых принимает участие по 6 и более ядер.

Споры микоспоридий чрезвычайно разнообразны (рис. 52). Снаружи они одеты прочной оболочкой, состоящей у большинства микоспоридий

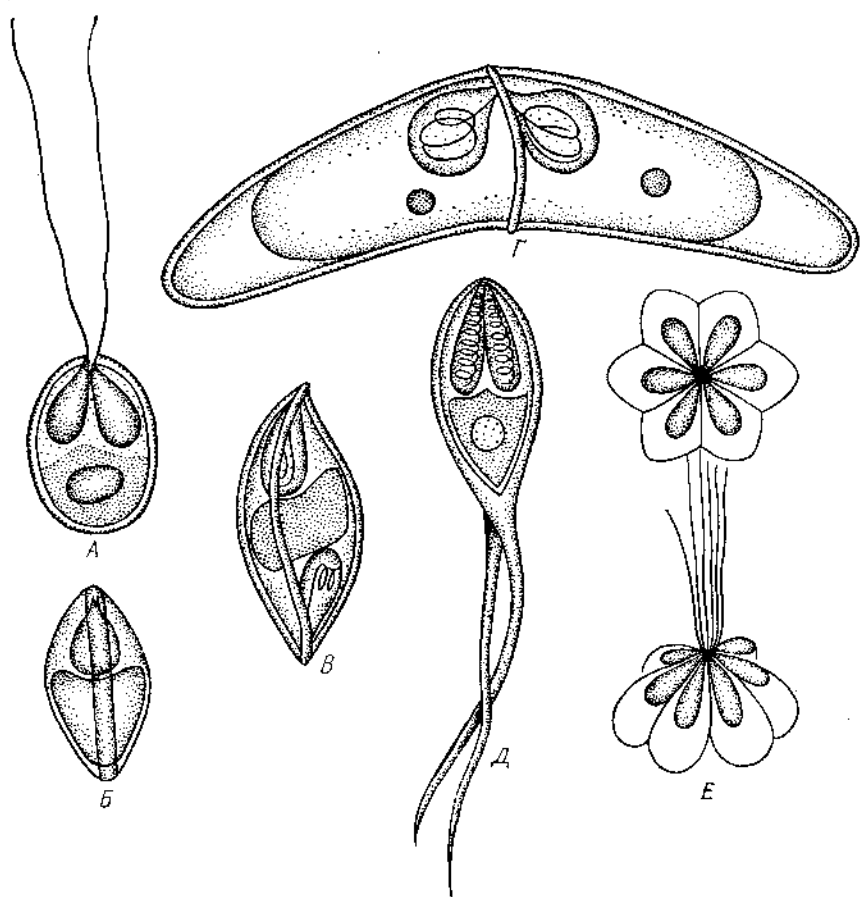


Рис. 52. Споры разных видов микоспоридий (из Шульмана). А — *Muxoholus karelicus* с выстреленными стрекательными нитями со стороны створки; Б — то же, со стороны шва; В — *Muxidium obscurum*; Г — *Ceratomyxa obtusa*; Д — *Henneguya zikaweiensis*; Е — *Hexacapsula neothum* с невыстреленными (сверху) и выстреленными стрекательными нитями

из двух соединенных плотным швом створок (отряд Bivalvulea) либо (что встречается значительно реже) из большего числа створок, от 3 до 6 (отряд Multivalvulea). Створки образуются за счет обособления небольших участков цитоплазмы с одним ядром каждый.

У многих миксоспоридий створки спор обладают различными довольно длинными выростами (рис. 52, Д). Биологическая роль их сводится, вероятно, к увеличению поверхности, что способствует пассивному «парению» в воде. Внутри споры формируются стрекательные капсулы, число которых соответствует числу створок (от 2 до 6). В образовании каждой капсулы участвуют участок цитоплазмы и ядро (т. е. отдельная клетка). Внутри капсулы находится свернутая стрекательная нить. И наконец, в полости споры располагается амeboидный зародыш с двумя ядрами. Таким образом, спора миксоспоридий по сути дела многоклеточное образование. Споры из тела большой рыбы попадают в воду, заглатываются другой рыбой и в ее кишечнике под влиянием пищеварительного сока стрекательные нити с большой силой выбрасываются и вонзаются в стенку кишки. Створки споры раскрываются по шву, амeboидный зародыш выходит из споры, пропикает через эпителий кишки в капилляры, и, по-видимому, током крови доставляется к окончательному месту своего развития, где вскоре в результате деления ядер превращается в многоядерный плазмодий. В последнем вскоре начинается обособление генеративных клеток и развитие спор.

Много спор вызвал вопрос о половом процессе у миксоспоридий. Одно время принималось, что генеративное ядро, дающее начало панспоробласту, образуется в результате полового процесса — слияния двух ядер. В настоящее время наиболее вероятной представляется следующая форма полового процесса. Все ядра плазмодия (вегетативные и генеративные) диплоидны. Лишь при развитии спор происходит мейоз, в результате чего ядра, формирующие споры (в том числе и ядра амeboидного зародыша, стрекательных капсул и створок), оказываются гаплоидными. При выходе амeboидного зародыша из споры (или несколько ранее) ядра сливаются, образуя вновь диплоидное ядро. К этому и сводится половой процесс. Подобная форма полового процесса называется автогамией. Таким образом, и по характеру полового процесса, и по соотношению гаплоидной и диплоидной фаз ядра в жизненном цикле миксоспоридии резко отличны от споровиков. Последние представляют собой гаплогонтов с зиготической редукцией, все стадии жизненного цикла, кроме зиготы, гаплоидны. У кнidosпоридий дело обстоит как раз наоборот — ядра на протяжении всего цикла диплоидны и лишь ядра амeboидов (которые можно сравнить с ядрами гамет) гаплоидны. Однако вопрос о формах полового процесса у миксоспоридий требует еще дальнейших исследований.

Многие виды миксоспоридий являются причиной массовой гибели рыб. Особенно чувствительны к заражению этими паразитами мальки. Очень опасен, например, для форелевых хозяйств миксоспоридий *Myxosoma cerebralis*, поражающий хрящи молодой рыбки и вызывающий искривление позвоночника. В результате возникает заболевание, называемое «вертежом». Рыбки начинают вращаться вокруг оси и вскоре погибают. При этом поражаются полукружные каналы.

За последние годы обнаружено массовое заражение миксоспоридиями из рода *Kudoa* (отряд Multivalvulea) некоторых морских промысловых рыб. Эти паразиты вызывают у выловленных рыб автолиз мышечной ткани (разжижение) и делают рыбу непригодной для употребления в пищу.

ТИП МИКРОСПОРИДИИ (MICROSPORIDIA)

Относительно небольшой по числу представителей класс (около 300 видов) состоит исключительно из внутриклеточных паразитов. Наличие спор со стрекательной нитью служило основанием для сближения их с микроспоридиями и включения в класс книдоспоридий. Однако исследования последних лет и, в частности, электронно-микроскопические наблюдения показали, что это сходство чисто внешнее, конвергентное. Споры микроспоридий, как мы видели, — многоклеточные образования, тогда как споры микроспоридий — одноклеточные. Большинство микроспоридий — паразиты насекомых и других беспозвоночных, небольшое число видов — паразиты рыб. К ним относится один отряд — микроспоридии (*Microsporidia*).

Размеры микроспоридий на всех стадиях жизненного цикла малы (редко достигают 10 мкм, чаще 4—6 мкм), что очень затрудняет исследование. В частности, вопрос о наличии у них полового процесса не может считаться решенным.

Споры микроспоридий имеют прочную оболочку, одноядерный или двухъядерный зародыш (спороплазму) и спирально свернутую стрекательную нить (рис. 53). При попадании споры в хозяина стрекательная нить с силой выбрасывается и внедряется в клетку эпителия кишечника. Длина ее в выброшенном состоянии превосходит длину споры в десять и более раз. Вместе с нитью из споры выносятся и амeboидный зародыш (спороплазма), который таким путем проникает в клетку хозяина. Механизм выхода спороплазмы из споры не может считаться окончательно выясненным. Одни исследователи считают, что спороплазма прикреплена к концу выстреливающей нити. Другие, базируясь на данных электронной микроскопии, считают, что нить — тонкая трубка, через которую проходит спороплазма. Многими авторами описывались двухъядерность спороплазмы и (аналогично микроспоридиям)

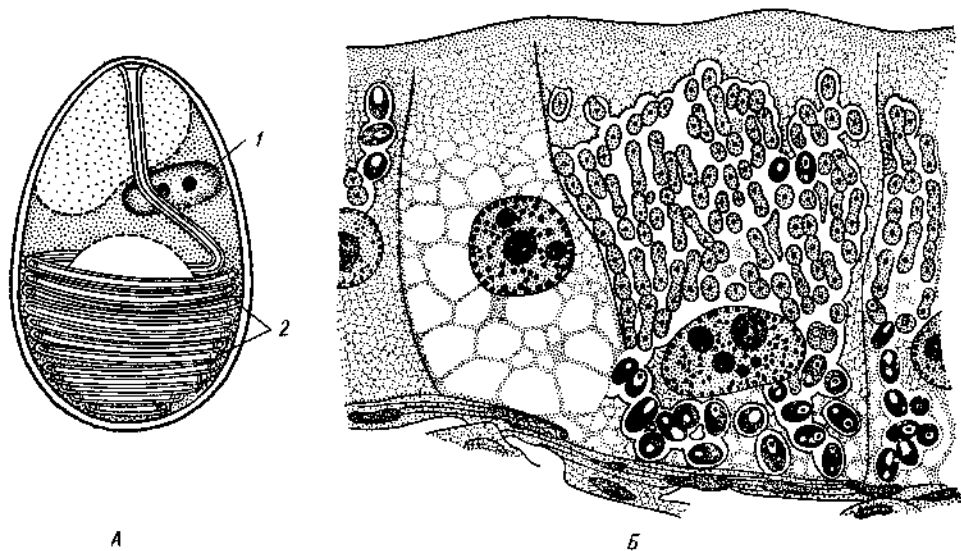


Рис. 53. Микроспоридии. А — схема строения споры микроспоридий (по Лому с изменениями); Б — срез через эпителий кишечника шелкопряда с шизонтами и спорами *Nosema bombycis* (по Штемпелю);

1 — ядро, 2 — нить

слияние ядер (половой процесс). Вопрос не может считаться окончательно решенным. Проникнув в клетки хозяина, зародыш начинает энергично размножаться, образуя характерные цепочки (рис. 53) или небольшие многоядерные плазмодии. Вскоре начинается формирование одноклеточных спор, строение которых уже рассмотрено.

Некоторые микроспоридии (*Nosema bombycis*) ведут к массовой гибели гусениц тутового шелкопряда, вызывая болезнь, называемую пембриной. Другой вид того же рода — *N. apis* вызывает «понос» пчел, который тоже обычно завершается их гибелью. За последние годы проводятся интересные и перспективные работы, цель которых — разработка методов массового заражения микроспоридиями вредных насекомых — вредителей сельского хозяйства.

Несколько видов микроспоридий паразитируют в рыбах, но вред их незначителен.

ТИП ИНFUЗОРИИ, ИЛИ РЕСНИЧНЫЕ (CILIOPHORA)

К этому обширному типу (свыше 7000 видов) относятся простейшие, органами движения которых служат реснички, присутствующие обычно в большом количестве. Вторым важным и общим признаком инфузорий является присутствие в теле их по меньшей мере двух качественно различных ядер — крупного вегетативного ядра — макронуклеуса и гораздо более мелкого генеративного — микронуклеуса. Громадное большинство инфузорий, объединяемое в класс Ciliata, обладает ресничками в течение всей жизни (за исключением стадий инцистирования). Другая, гораздо меньшая группа инфузорий (класс Suctorina) лишь на определенных этапах жизненного цикла снабжена ресничками, остальное же время лишена органоидов движения.

КЛАСС I. РЕСНИЧНЫЕ ИНFUЗОРИИ (CILIATA)

Строение и физиология. Инфузории имеют крайне разнообразную форму, но чаще они продольно овальные (рис. 54). Размеры их варьируют в широких пределах. Длина от 30–40 мкм до миллиметра и более. Большинство инфузорий относится к числу относительно крупных одноклеточных организмов. Это наиболее сложно устроенные простейшие. Цитоплазма всегда ясно разделяется на два слоя — наружный (эктоплазму, или кортекс) и эндоплазму. Наружный слой эктоплазмы образует прочную эластичную пелликулу (табл. I, 1, 2). Электронная микроскопия показывает, что она состоит из наружной двойной мембраны, внутренней двойной мембраны и просвета между ними. Снаружи пелликула часто бывает скульптурирована, образуя закономерные расположенные утолщения. У инфузории тифельки (*Paramecium*), например, утолщения пелли-

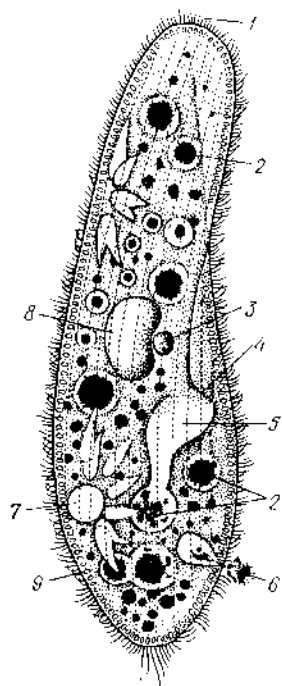


Рис. 54. Инфузория тифелька *Paramecium caudatum* (по Полянекому и Стрелкову):

1 — реснички, 2 — пищеварительные вакуоли, 3 — микронуклеус, 4 — ротовое отверстие, 5 — глотка, 6 — поршница в момент выбрасывания непереваренных остатков пищи, 7 — сократительная вакуоль (центральный резервуар и радиально расположенные приводящие каналы), 8 — макронуклеус, 9 — трихоциты

кулы представляют собой правильно расположенные шестиугольники, напоминающие собой пчелиные соты. Подобная скульптурированность пелликулы повышает ее прочность. Снаружи тело инфузории покрыто ресничками, которые в эктоплазме берут начало от кинетосом

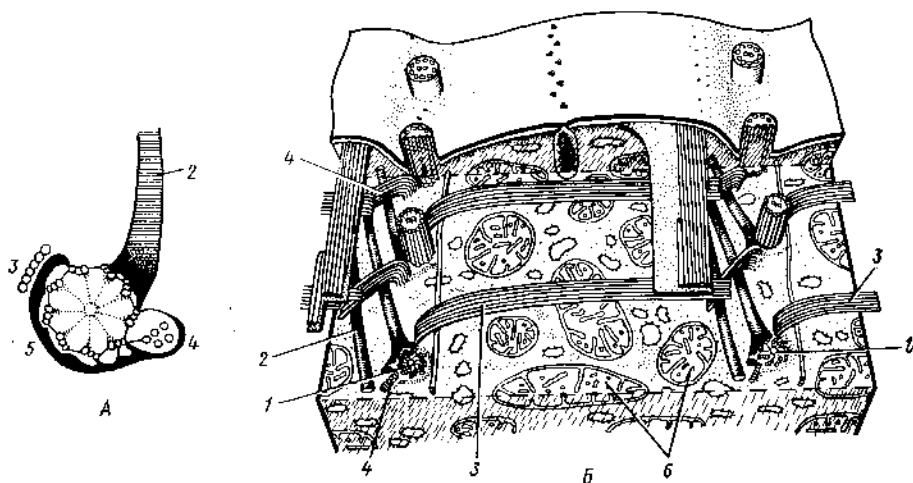


Рис. 55. Ультраструктура элементов кортекса у инфузорий (схематизировано, по Грэну). А — перерезанная поперек кинетосома с относящимися к ней фибриллами; Б — соотношение отдельных компонентов в кортексе инфузории *Tetrahymena pyriformis*:

1 — перерезанная поперек кинетосома с девятью триплетами микрофибрилл. 2 — кинетодесмальное волокно (фибрилла). 3—4 — две системы фибрилл, состоящих из микротрубочек, 5 — уплотненная цитоплазма, окружающая кинетосому, 6 — митохондрии

(базальных телц). Число ресничек может быть очень велико; так, у инфузории туфельки их 10—15 тыс. Ультраструктура ресничек совершенно идентична таковой жгутиков, которая уже была нами рассмотрена выше (табл. I, 3, 4; II, 1, 2). В центре реснички расположены 2 фибриллы, 9 двойных фибрилл проходят по периферии. Они продолжают и в кинетосому, где становятся тройными. Равномерное расположение большого числа ресничек представляет собой исходный и более примитивный признак для инфузорий. Специализация локомоторного аппарата идет в двух направлениях (более подробно см. ниже при обзоре отрядов). Во-первых, реснички концентрируются на определенных участках тела. Во-вторых, отдельные реснички могут сливаться (слипаться), сохраняя свою индивидуальность, в более крупные и соответственно более мощно работающие комплексы. Если соединяются реснички, расположенные в один или большее число рядов, то получается мерцательная перелонка. Такие структуры в зависимости от длины получают название мембранелл или мембран. Если соединяются рядом расположенные реснички в виде кисточки, то такие образования называются цирри (табл. II, 1, 2). Особенно сложный ресничный аппарат дифференцируется обычно в области ротового отверстия, где он приобретает новую функцию — направления пищи к ротовому отверстию.

С кинетосомами связаны три основные системы фибриллей кортекса, в различной степени развитые у разных групп инфузорий. На рис. 56, А схематично представлен поперечный разрез кинетосомы (на основе электронно-микроскопических данных) с девятью триплетами перере-

занных продольных фибриллей (сравните с рис. 20, Д). От кинетосомы отходит поперечно исчерченное волокно — кинетодесма и два пучка фибриллей, слагающиеся из микротрубочек. Основание кинетосомы окружено подковообразной зоной уплотненной цитоплазмы. На рис. 55, Б показано соотношение всех названных компонентов в кортексе инфузории *Tetrahymena pyriformis*. Все эти структуры имеют, вероятно, опорное значение.

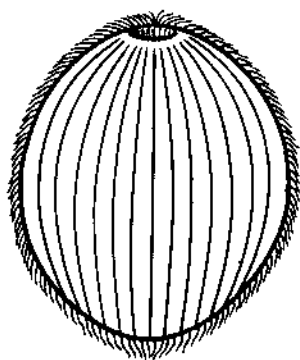


Рис. 56. Инфузория *Holophrya* с терминальным положением ротового отверстия (по Корлясу)

У некоторых инфузорий в эктоплазме располагаются сократительные волокна — мионемы (табл. I, 2), благодаря чему такие виды способны к резкому сокращению (*Stentor*, *Spirostomum*). Наконец, в эктоплазме же многих инфузорий залегают особые защитные приспособления — трихоцисты — короткие палочки, контактирующие с наружным слоем пелликулы при посредстве особого выроста и расположенные перпендикулярно поверхности тела. При раздражении животного трихоцисты выстреливают наружу, превращаясь в длинную упругую нить (табл. I, 5). Нити вонзаются в тело врага или добычи и, по-видимому, вносят в него какое-то ядовитое вещество, так как оказывают сильное парализующее действие на пораженных животных.

Ротовое отверстие присутствует у всех инфузорий, за исключением некоторых эндопаразитических форм, поглощающих пищу всей поверхностью тела. Исходной и наиболее примитивной формой ротового аппарата следует считать его терминальное расположение на переднем конце, при правильном продольном расположении рядов ресниц и отсутствии специально дифференцированных ресничек, связанных с ротовым аппаратом (роды *Holophrya*, *Prorodon*, рис. 56). У более специализированных форм происходит смещение ротового аппарата на одну (брюшную) сторону тела (см. рис. 54). Часто при этом образуется более или менее глубокое впячивание (перистомальное впячивание, или перистом), на дне которого и открывается ротовое отверстие, ведущее в глотку и далее в эндоплазму. Одновременно с этим в области ротового отверстия дифференцируются ресницы, сливающиеся в мембранеллы, служащие для направления пищи к ротовому отверстию. Основу этой околоротовой цилиндратуры (ресничного аппарата) составляют обычно три параллельно расположенные мембранеллы. Стромные ротового аппарата у многих инфузорий различно, что связано с характером пищи. Многие инфузории питаются бактериями и другими мелкими органическими частицами. У них ротовое отверстие постоянно открыто, и непрерывно работающая околоротовая цилиндратура загоняет в рот пищу, поступающую далее в глотку. У подобных инфузорий (инфузория туфелька) процесс захвата пищи происходит непрерывно, и, пока инфузория живет, она непрерывно питается. У других инфузорий ротовое отверстие открывается только в момент захвата пищи. К числу таких видов относятся довольно многочисленные хищники, питающиеся другими, обычно более мелкими простейшими. У хищных видов глотка часто окружена особым так называемым палочковым аппаратом, слагающимся из прочных эластичных палочек. Они составляют опору глотки при прохождении через нее иногда весьма объемистой пищи. Проглоченная пища попадает в эндоплазму, где происходит ее переваривание. На дне глотки в эндоплазме

образуются капельки жидкости — пищеварительная вакуоль. Наполнившись пищей, вакуоль отрывается от глотки и увлекается током плазмы, описывая в теле инфузории определенный для данного вида инфузорий путь. Во время передвижения в эндоплазме пища переваривается под действием ферментов, поступающих из эндоплазмы внутрь вакуоли. Оставшиеся внутри вакуоли непереваренные остатки пищи выталкиваются наружу через находящееся обычно неподалеку от заднего конца тела отверстие — порошицу. У питающейся бактериями инфузории туфельки при комнатной температуре пищеварительные вакуоли образуются каждые 1,5—2 мин. Первые стадии пищеварения протекают при кислой, последующие при щелочной реакции. Интенсивность питания и пищеварения в большой степени зависит от температуры и других факторов среды. В эндоплазме часть усвоенной пищи откладывается в форме различных резервных веществ, среди которых особенное значение имеет гликоген.

У громадного большинства инфузорий на границе между экто- и эндоплазмой имеются сократительные вакуоли. В наиболее простых случаях они представляют собой периодически пульсирующий пузырек, как это наблюдается у амёб и жгутиконосцев. Но у многих инфузорий строение сократительных вакуолей усложняется. У инфузории туфельки, например, они состоят из собственно вакуоли (центрального резервуара) и расположенных венчиком 5—7 приводящих каналов (см. рис. 54). Кроме того, резервуар при помощи тонкого выводящего канала сообщается с окружающей средой. Выделяемая жидкость собирается из цитоплазмы в приводящие каналы; последние сокращаются и опорожняют свое содержимое в центральный резервуар, который при этом раздувается (стадия диастолы). Далее сокращается сама вакуоль (систола) и жидкость из нее выталкивается наружу. Основная функция сократительной вакуоли — осморегуляция (с. 24).

Промежуток между двумя пульсациями у инфузории туфельки при 16°C около 20 с. Частота сокращений зависит от температуры и количества солей в окружающей среде: чем больше в воде солей, тем реже темп пульсации. Объем выводимой через вакуоли жидкости велик; так, у инфузории туфельки с двумя вакуолями в течение 40—50 мин выделяется объем жидкости, равный объему тела простейшего. Основным путем выделения продуктов обмена веществ служит пелликула, через которую они удаляются путем диффузии.

Многие инфузории способны жить при очень различных парциальных давлениях кислорода. Например, инфузория туфелька, при дыхании поглощающая значительное количество кислорода, может жить в среде, имеющей лишь следы O_2 . При этом меняется характер обмена, в котором преобладающее значение приобретают расщепительные процессы (гликолиз), идущие в отсутствие кислорода. Некоторые группы паразитических инфузорий (например, живущие в передних отделах желудка жвачных) всецело существуют за счет расщепительного обмена, и свободный кислород для них ядовит.

Многие инфузории имеют специальные неподвижные оседелительные реснички.

В эндоплазме инфузорий лежит ядерный аппарат. Крупный макронуклеус богат хроматином (ДНП), у многих инфузорий он разнообразной формы, чаще шаровидной, яйцевидной, иногда лентовидной, четковидной. У некоторых инфузорий макронуклеус бывает разбит на отдельные фрагменты различной величины.

Количество ДНК в макронуклеусе превосходит таковое в микронуклеусе (который обычно бывает диплоидным ядром) в десятки, а перед-

ко сотни и даже тысячи раз. Это богатство макроуклеусов ДНК, как показали исследования последних лет, зависит от того, что все или часть хромосом микроуклеуса при развитии из него макроуклеуса после конъюгации претерпевает многократное удвоение (репликацию) (с. 21). Благодаря этому вегетативное ядро становится по всем или по части хромосом высоко полиплоидным. Богатство макроуклеусов ДНК — черта, свойственная большинству инфузорий. Но интересно отметить, что существует небольшое число видов инфузорий, у которых разделение ядерного аппарата на микро- и макроуклеус отчетливо выражено, по макроуклеусу в отличие от большинства инфузорий неполнотелодным и содержат примерно столько же ДНК, что и микроуклеусы. Эти ставшие недавно известными факты представляют большой интерес, так как показывают, что полиплоидия макроуклеуса инфузорий, возникающая в процессе прогрессивной эволюции этого типа, отсутствует у низших его представителей и, очевидно, связана с интенсификацией функций ядра в клетке простейшего.

Микроуклеус (их может быть один или несколько) сферической или яйцевидной формы. Различия между макро- и микроуклеусом не ограничиваются размерами и формой, но отличаются и функциями. Макроуклеус — ядро вегетативное. В нем происходит транскрипция — синтез на матрицах ДНК информационной и других форм РНК, которые уходят в цитоплазму, где на рибосомах осуществляется синтез белка. ДНК макроуклеуса способна также и к репликации. Микроуклеус не осуществляет вегетативных функций. В нем не происходит транскрипции (синтеза РНК), но хромосомы способны к удвоению (репликации), что бывает перед каждым делением (митозом). Поскольку хромосомы представляют материнский субстрат наследственной информации, то макроуклеус служит своеобразным «депо» наследственной информации, передаваемой из поколения в поколение.

Размножение. Инфузориям свойственно бесполое размножение, осуществляемое путем поперечного деления, чаще всего в свободноподвижном состоянии (рис. 57). Размножение сопровождается делением обоих ядер. Микроуклеус делится митотически (табл. III, 1). Деление макроуклеуса, которое еще недавно описывали как амитоз, на самом деле протекает своеобразно и, так же как митоз, характеризуется удвоением (репликацией) ДНК. У многих инфузорий перед началом деления в макроуклеусе формируются хромосомы и происходит их удвоение, как и при обычном митозе. Но деления ядра при этом не происходит. Удвоение числа хромосом без деления называется эндомитозом. После его завершения начинается процесс деления инфузории. Хромосомы в макроуклеусе перестают быть видимыми (происходит их деспирализация) и макроуклеус вытягивается и перешнуровывается. При этом ранее удвоившиеся наборы хромосом распределяются между дочерними ядрами. У других инфузорий при делении макроуклеусов эндомитозы не

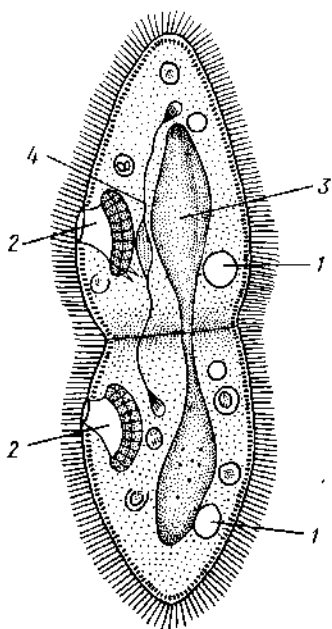


Рис. 57. Делящаяся инфузория туфелька, схематично (по Лангу с изменениями):

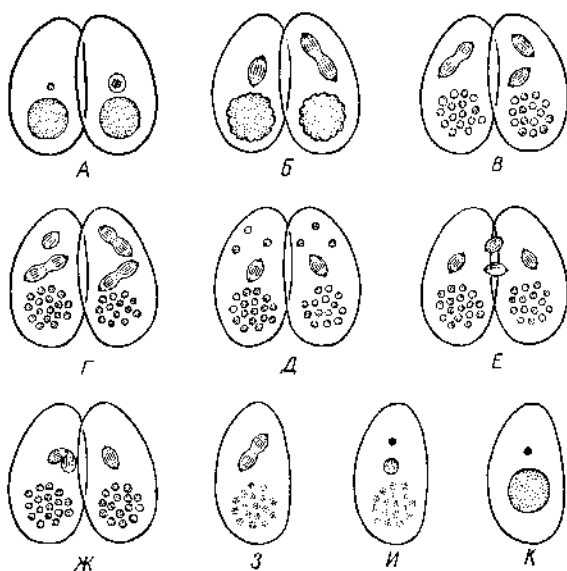
1 — сократительная вакуоль, 2 — рот, 3 — делящийся макроуклеус, 4 — делящийся микроуклеус

обнаружены, но у них также делению ядра предшествует репликация ДНК, т. е. на молекулярном уровне происходит процесс, характерный для митоза и обеспечивающий преемственность наследственной информации.

Во время деления инфузории происходит реорганизация большинства цитоплазматических органоидов. Обычно у дочерних особей заново возникают ротовые аппараты, происходит образование новых ресничек.

У многих инфузорий бесполому размножению предшествует инцистирование и деление происходит внутри цисты. При этом наблюдается

Рис. 58. Конъюгация инфузорий, схема (по Греллю с изменениями). А — начало конъюгации, в левой особи ядерный аппарат без изменений, в правой микронуклеус вздут; Б — первое мейотическое деление микронуклеуса, в левой особи метафаза, в правой — анафаза; начало распада макронуклеуса; В — в левом конъюганте окончание первого деления микронуклеуса, в правом — начало второго деления микронуклеуса, распад макронуклеуса; Г — второе деление микронуклеуса; Д — один микронуклеус в каждой особи приступает к третьему делению, по 3 микронуклеуса в каждом конъюганте дегенерируют; Е — обмен мигрирующими пронуклеусами; Ж — слияние пронуклеусов, образование синкариона; З — эксконъюгант, деление синкариона; И — эксконъюгант, начало превращения одного из продуктов деления синкариона в макронуклеус; К — эксконъюгант, развитие ядерного аппарата закончено, фрагменты старого макронуклеуса резорбировались в цитоплазме



дифференцировка органоидов движения, ротового аппарата. Само деление при этом приобретает характер палинтомии (с. 42). Инфузории в цистах размножения делятся обычно не на 2, а на 4 или большее число особей. Во время этих быстро следующих друг за другом делений роста не происходит. Из цист выходят инфузории гораздо меньших размеров (соответственно числу делений), чем материнская. Развивается вновь цилиатура, органоиды захвата пищи. Инфузория энергично питается и растет, а затем вновь инцистируется и размножается.

При бесполом размножении промежутки времени между двумя делениями бывает различен. При комнатной температуре инфузория туфелька делится 1—2 раза в сутки. Некоторые мелкие инфузории — 2—3 раза в сутки, а инфузория трубоч (Stentor) — 2—3 раза в неделю. Темп бесполого размножения зависит от условий среды — температуры, обилия пищи и т. п.

Половой процесс и ядерная реорганизация. Бесполое размножение повторяется много раз подряд, но время от времени в жизненном цикле инфузорий происходит половой процесс, который носит характер конъюгации. Главное отличие конъюгации инфузорий от ранее описанных половых процессов заключается в том, что она представляет вре-

менное соединение двух инфузорий. Последние обмениваются частями своего ядерного аппарата, после чего расходятся. Полного слияния конъюгирующих особей не происходит, поэтому их нельзя приравнять к гаметам прочих простейших. Во время конъюгации инфузории сходятся попарно и чаще всего прикладываются друг к другу брюшной стороной (рис. 58). У некоторых видов на месте соприкосновения пелликула обших особей растворяется и между конъюгантами образуется более

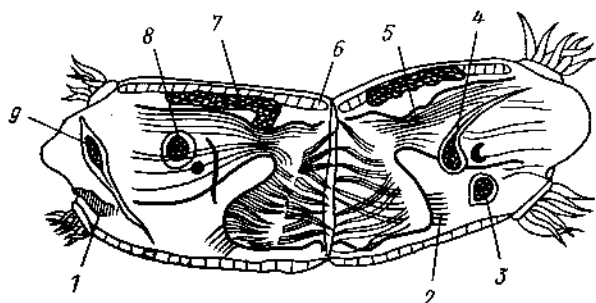


Рис. 59. Конъюгация инфузории *Cycloposthium bipalmatum* (по Догелю):

1 — порошица, 2 — мионемы (мышечные волокна), 3 и 8 — женское ядро (пронуклеус), 4 и 9 — мужское ядро (пронуклеус), 5 — глотка, 6 — скелетная пластинка, 7 — дегенерирующий макронуклеус

или менее широкий соединительный цитоплазматический мостик. У других видов во время конъюгации целостность пелликулы не нарушается. Существенные изменения во время конъюгации претерпевает ядерный аппарат (рис. 58). Макронуклеус конъюгантов распадается на части и постепенно резорбируется в цитоплазме. Микронуклеус сначала делится дважды. Это мейоз, во время которого происходит редукция числа хромосом, и диплоидный комплекс их превращается в гаплоидный, далее три из четырех ядер разрушаются и резорбируются в цитоплазме, а четвертое снова делится. В результате каждый конъюгант обладает двумя ядрами, происшедшими из микронуклеуса. Это половые ядра — пронуклеусы. Одно из них (мигрирующее, или мужское) покидает конъюгант и переходит в соседнюю особь, где и сливается с единственным оставшимся в нем стационарным (женским) ядром; то же происходит и в другом конъюганте. Оба половых ядра (стационарное и мигрирующее) сливаются, и таким образом восстанавливается диплоидный комплекс хромосом. У некоторых инфузорий на мигрирующем ядре появляется на одном конце острый носик, на другом — хвостобразный вырост и оно по строению становится похожим на живчик, лишней раз подтверждая мужскую природу мигрирующего ядра (рис. 59).

Так, к концу конъюгации каждый конъюгант имеет по одному ядру двойственного происхождения, или синкарион. Примерно в это время инфузории отделяются друг от друга. У разошедшихся конъюгантов (которые теперь называются эксконъюгантами) происходит процесс реконструкции нормального ядерного аппарата. Он довольно сложен и в деталях протекает неодинаково у разных видов инфузорий. Сущность его сводится к тому, что синкарион митотически делится один, два или три раза и часть ядер — продуктов деления — становится микронуклеусами, другая часть преобразуется в макронуклеусы. Процесс преобразования продуктов деления синкариона в макронуклеусы выражается прежде всего в повышении содержания ДНК, в основе которого лежит многократная репликация макромолекул. В развивающемся макронуклеусе появляются многочисленные ядрышки, которые в микронуклеусах и синкарионе отсутствуют. После завершения реконструкции ядерного аппарата инфузории вновь приступают к бесполому размножению.

Кроме конъюгации у инфузорий существуют и другие формы реорганизации ядерного аппарата, связанные с резорбцией старого и образованием нового макронуклеуса. Одна из них, наблюдаемая довольно часто и имеющая место у широко встречающегося вида инфузорий туфельки *Paramecium aurelia*, — автогамия. В отношении судьбы и поведения ядер она протекает сходно с конъюгацией. Отличие от конъюгации в том, что при автогамии не происходит временного объединения двух особей и все процессы протекают в пределах одной особи. Возникшие в результате третьего деления микронуклеуса два пронуклеуса (стационарный и мигрирующий) сливаются и образуют синкарион. Таким обра-

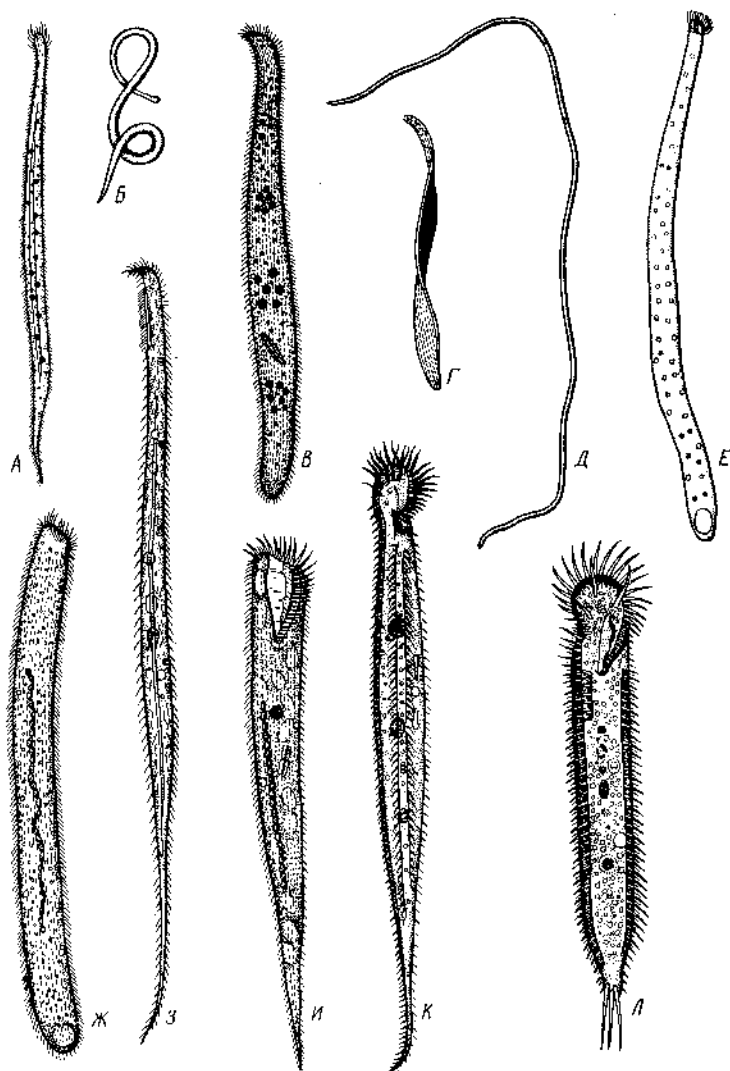


Рис. 60. Псаммофильные инфузории из морского песка (по Дразеско). А, Б — *Trachelonema grassei*; В, Г — *Centrophorella grandis*; Д — *Centrophorella fasciolata*; Е — *Helicoprорodon multinucleatum*; Ж — *Pseudoprорodon arenicola*; З — *Remanella caudata*; И — *Condylostoma remanei*; К — *Uroleptus rattulus*; Л — *Strogilidium arenicolus*

зом, автогамия — это процесс самооплодотворения, когда сливаются вновь только что разделившихся два сестринских ядра.

Могут ли инфузории неограниченно долгое время размножаться бесполом путем или же наступление полового процесса (конъюгации или автогамии) — обязательное звено их жизненного цикла? Для ответа на этот вопрос было проведено большое количество экспериментальных исследований. Одним из методов этого исследования явилось создание индивидуальных культур, сущность которого сводится к тому, что инфузории изолируются поодиночке в микроаквариумы и после деления вновь рассаживаются. Таким образом исключается возможность конъюгации (но не автогамии). Опыты показали, что длина периода бесполого размножения у инфузорий при разных условиях варьирует. Голодание, действие некоторых солей ускоряют наступление конъюгации, обильное и разнообразное питание задерживает ее. Но все же для большинства видов периодическая реорганизация ядерного аппарата необходима. При отсутствии ее инфузории впадают в депрессию и погибают. По-видимому, сложное ядро — макронуклеус требует обновления. Существуют, однако, некоторые виды инфузорий, которые при оптимальных условиях культуры могут размножаться бесполом путем неограниченно долгое время. Кроме обновления макронуклеуса половой процесс у инфузорий, как и у всех организмов, имеет большое значение как источник повышения наследственной изменчивости, дающий материал для естественного отбора.

Экология свободноживущих инфузорий. Свободноживущие инфузории встречаются как в пресных водах, так и в морях. Образ жизни их разнообразен. Часть инфузорий — планктонные организмы, пресноводные и морские. Среди последних распространены малоресничные инфузории сем. *Tintinnoidea* (см. рис. 64), живущие в легких прозрачных домиках, из которых на переднем конце выдается их ресничный околоротовой аппарат. Имеется большое число морских и пресноводных видов бентических инфузорий. Они ползают по дну, водным растениям и т. п. Очень богат видами, относящимися к разным отрядам, экологический комплекс инфузорий, населяющий толщу прибрежного морского песка (псаммофильная фауна). Эти инфузории живут в своеобразных условиях — в капиллярных просветах между частицами песка. В этой связи у них выработался ряд интересных адаптаций. Многие из них (рис. 60) имеют форму длинных тонких лент, ресничный аппарат, позволяющий протискиваться между песчинками, хорошо развит. Тело у многих обладает сократимостью. Псаммофильных инфузорий описано больше ста видов.

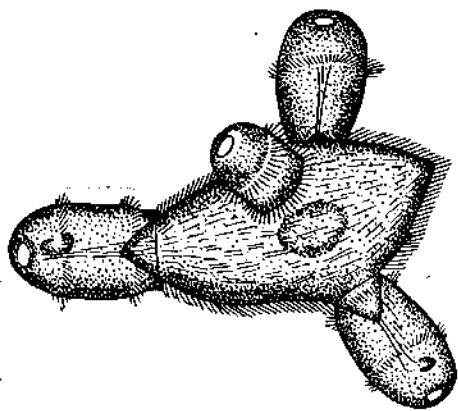


Рис. 61. Четыре инфузории *Didinium nasutum*, пожирающие инфузорию туфельку (по Гессе)

Кроме свободноплавающих инфузорий в пресной и морской воде существуют многочисленные виды (отряд кругоресничных), прикрепляющиеся к субстрату несократимыми или сократимыми стебельками (см. рис. 65, 66). Нередко эти сидячие инфузории поселяются на подвижных объектах — моллюсках, насекомых, ракообразных.

По характеру питания, как уже отмечалось (с. 74), инфузо-

рии чрезвычайно разнообразны. Большое число их питается бактериями, некоторые «предпочитают» одноклеточные водоросли. Существуют немногие растительноядные виды с ограниченным числом пищевых объектов. Например, одна из пресноводных инфузорий (*Nassulla ornata*) питается только нитчатыми синезелеными водорослями, которые она скручивает спиралями в эндоплазме.

Рацион инфузорий-хищников разнообразен. Некоторые охотятся за добычей, которая порой больше их самих. Например, дидинии (*Didinium*) питаются значительно более крупными туфельками (*Paramecium*) (рис. 61). Они поражают добычу хоботком, а затем засасывают ее, раздуваясь при этом, как шар.

Максимальные размеры свободноживущих инфузорий составляют 1—1,5 мм в длину (например, *Spirostomum*), так что они видны простым глазом.

Свободноживущие инфузории играют заметную роль в пищевых цепях водоема как пожиратели бактерий и некоторых водорослей. В свою очередь, они служат пищей многим беспозвоночным, а также только что вылупившимся из икринок малькам рыб. В определенные периоды жизни мальков инфузории составляют основу их питания.

Почвенные инфузории и другие почвенные простейшие. В настоящее время доказано, что некоторые мелкие виды инфузорий (*Colpoda*, *Colpidium*), жгутиконосцы и очень мелкие амобы могут жить в почве как в активном состоянии, так и в состоянии цист. Исследования последних лет показывают, что фауна простейших играет немаловажную роль в жизни почвы. Сложные взаимоотношения устанавливаются между фауной простейших и бактериальной почвенной флорой. Бактерии служат пищей для простейших. Однако простейшие не только поедают их, но и выделяют некоторые вещества, стимулирующие размножение бактерий (особенно азотфиксирующих). Показано, что в ряде случаев простейшие способствуют повышению плодородия, особенно южных хорошо увлажняемых почв (например, в зоне культуры хлопчатника). Этот очень важный практический вопрос требует дальнейших исследований.

Паразитические инфузории многочисленны и многообразны. Остановимся кратко лишь на важнейших представителях.

Богатая видами (свыше 120 видов и разновидностей) группа паразитических инфузорий, большинство которых относится к отряду Eptodiniomorpha, живет в переднем отделе желудка (рубце и сетке) жвачных. Строение этих инфузорий сложно (см. рис. 63), тело нередко снабжено шипами, выростами, а также скелетными пластинками из вещества, близкого к клетчатке. Они в огромном количестве заполняют рубец каждой особи рогатого скота, причем число их может достигать до 2 млн. на 1 см³ содержимого желудка. При переводе на массу это составит примерно килограмм инфузорий на один рубец. Такое постоянство нахождения и численное богатство этих инфузорий заставляет предполагать, что они симбионты рогатого скота, оказывающие, возможно, положительное влияние на пищеварительные процессы хозяина. Вопрос этот еще недостаточно изучен.

Имеются многочисленные виды инфузорий, паразитирующие на рыбах. Среди них особенно большое значение имеет равноресничная инфузория *Ichthyophthirius* (рис. 62). Она внедряется в толщу кожи рыб, образуя многочисленные язвочки; возникающее в результате тяжелое заболевание может вызвать массовую гибель рыб, что и наблюдается нередко в прудовых хозяйствах. Особенно подвержена заболеванию молодь карпа. На жабрах и коже рыб часто паразитируют представители отряда кругоресничных инфузорий из рода *Trichodina* (см. рис. 67), имеющие форму дисков и активнодвигающиеся по коже и жабрам рыбы. При массовом развитии они также причиняют молодым рыбам значительный вред.

В толстом кишечнике человека очень редко паразитирует равноресничная инфузория *Balantidium coli*, вызывающая тяжелую форму колита, который излечивается с трудом. Источником заражения человека обычно служат свиньи, у которых *Balantidium* паразитирует в кишечнике.

Имеются многочисленные виды инфузорий, паразитирующие в разных группах беспозвоночных животных. Упомянем, что несколько десятков видов безротовых инфузорий (*Astomata*) живут в кишечнике кольчатых червей, питаясь осмотически.

Классификация. За последние годы классификация инфузорий подверглась коренной переработке, что связано с многочисленными электроно-микроскопическими исследованиями, значительно углубившими знания о тонкой структуре инфузорий и в особенности их кортекса и ресничного аппарата, а также ядра. Классификация инфузорий не может еще считаться прочно установленной, ибо предложенные разными учеными системы далеко не совпадают. Класс ресничных инфузорий включает свыше 20 отрядов, распадающихся более чем на 160 семейств. В основу классификации положено строение их ресничного аппарата, в особенности структура ротовой цилиатуры, положение ротового отверстия. Кратко рассмотрим важнейшие группы, которые по современным представлениям объединяются в три крупных таксона (надотряда) — *Kinetofragminophora*, *Oligohymenophora* и *Polyhymenophora*. Первые два таксона в прежних системах составляли группу равноресничных (*Holotricha*) и кругоресничных (*Peritricha*), а третий — группу спиральноресничных (*Spirotricha*).

Надотряд 1 — *Kinetofragminophora* — наиболее примитивная и многообразная группа инфузорий. Тело равномерно покрыто ресничками, расположенными продольными рядами, иногда некоторые части тела лишены их. В области ротового отверстия мембранеллы не развиваются. Расположенные по соседству с ротовым отверстием реснички часто развиты сильнее, чем на остальных частях тела. Рассмотрим некоторые отряды, входящие в этот надотряд.

У многих инфузорий *отряда* *Gymnostomata* (входят в состав *Kinetofragminophora*) положение рта терминальное (например, *Holophrya*, см. рис. 56, *Prorodon*, хищная инфузория *Didinium*, см. рис. 61), у других — ротовое отверстие смещается набок (*Dileptus*). У многих *Gymnostomata* хорошо развит палочковый аппарат (с. 74).

К *отряду* *Pyrostomata* относятся инфузории со сплюснутым телом и смещенным набок ротовым отверстием (*Chilodonella*, *Nassula*).

К *Kinetofragminophora* относится также обширный отряд *Entodiniomorpha*, представители которого обитают в кишечном тракте копытных (с. 81) (рис. 63).

Надотряд 2 — *Oligohymenophora*. Для этих инфузорий характерно образование в области ротового отверстия ресничного предротового аппарата, слагающегося из трех мембранелл, которые расположены левее рта, и одной мембраны правее рта. Этот комплекс называется тетрамениумом по имени типичной, обладающей им инфузории *Tetrahymena* (рис. 64, А). Все относящиеся к этому надотряду инфузории обладают в той или иной мере выраженным тетрамениумом или его производными. Сюда относятся многочисленные виды *отряда* *Hymenostomata*, к которому кроме *Tetrahymena* принадлежат такие широко известные формы, как разные виды рода *Paramecium* («туфельки») (см. рис. 54), а также упоминавшийся паразит рыб *Ichthyophthirius* (см. рис. 62). К этому же надотряду относят теперь и кругоресничных инфузорий (*отряд* *Peritricha*), поскольку их ресничный предротовой аппарат представляет видоизмененный тетрамениум.

Кругоресничные инфузории ведут либо прикрепленный образ жизни (подотр. *Sessilia*), либо способны передвигаться по субстрату (подотр. *Mobililia*). Среди них есть свободноживущие виды и настоящие паразиты (эктопаразиты), поселяющиеся на теле животных-хозяев.

У сидячих (*Sessilia*) тело чаще всего имеет вид колокольчика, на расширенной части которого располагается околоротовая спираль, состоящая из трех параллельно идущих закрученных влево мембран. Они ведут к воронковидному перистомальному углублению (вестибулум) и далее к ротовому отверстию. Остальное тело ресничных образований не несет. Противоположный перистому конец тела обычно вытягивается в длинный стебель, который может быть сократимым или несократимым (рис. 65). Сидячие круго-

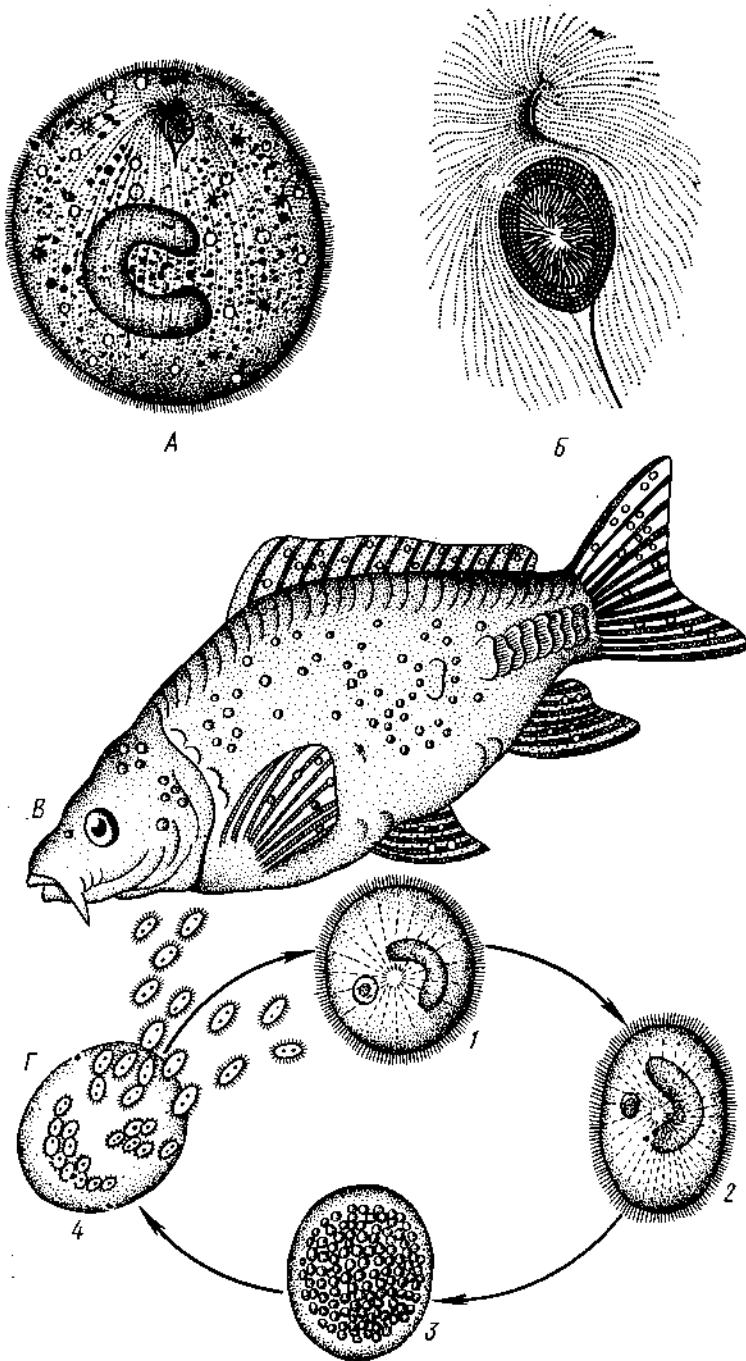


Рис. 62. Равноресничная инфузория *Ichthyophthirius multifiliis* — паразит пресноводных рыб (по Бауеру). А — взрослая инфузория, вышедшая из кожи хозяина; Б — передний конец с ротовым отверстием; В — карп, зараженный ихтиофтириусами; Г — размножение инфузории после выхода из кожи рыбы:

1 — вышедшая из кожи рыбы инфузория, 2 — инфузория перед инцистированием, 3 — палингомические деления в цисте, 4 — выходение бродяжек (томитов) из цисты

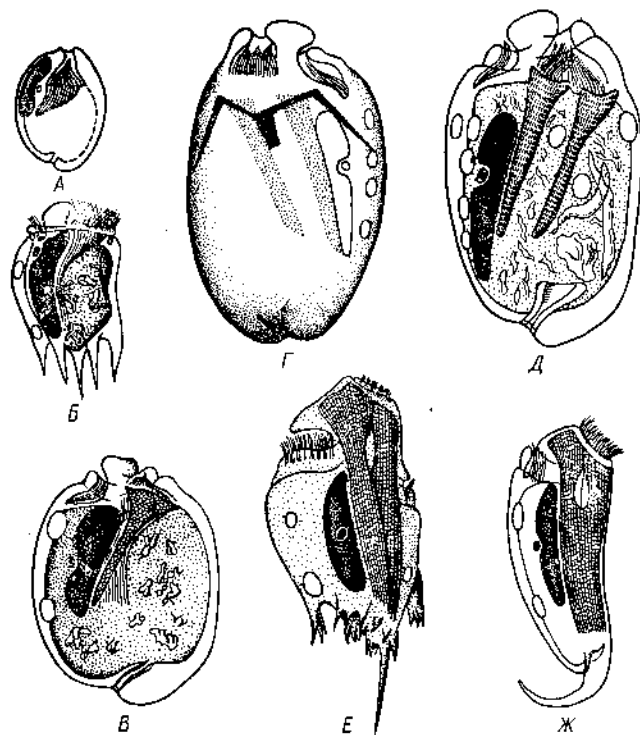


Рис. 63. Инфузории отряда Entodiniomorpha семейства Ophryoscolecidae, живущие в рубце жвачных (по Дорелю). А — *Entodinium simplex*; Б — *Anoplotodinium denticulatum*; В — *Eudiptodinium neglectum*; Г — *Polyplastron multivesiculatum* с левой стороны; Д — то же, с правой стороны; Е — *Ophryoscolex caudatus*; Ж — *Epidinium ecaudatum*

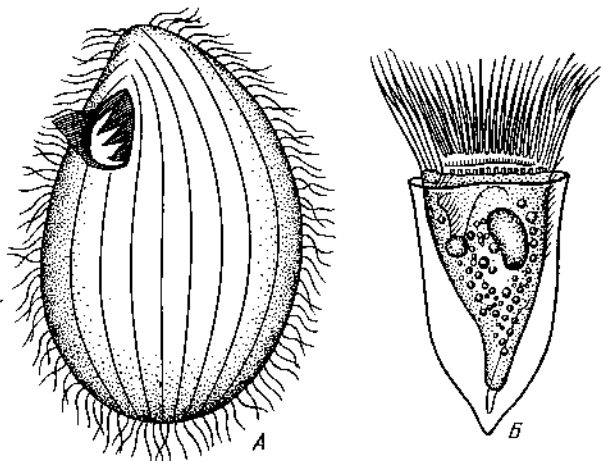


Рис. 64. Ресничные инфузории. А — *Tetrahymena pyriformis* (по Корлису), виден тетрахименнум, состоящий из трех мембранелл и одной мембраны; Б — планктонная инфузория *Tintinnopsis beroidea* из отряда малоресничных (Oligotricha) (по Бючли)

ресничные инфузории могут быть как одиночными (сувойки из рода *Vorticella*), так и колониальными. Особенно красивы колонии *Zoothamnium arbuscula* (рис. 66), имеющие вид пальмы с 8—9 ветвями, расходящимися на одном уровне от общего ствола. Каждая ветвь несет несколько десятков мелких особей и 1—2 крупных пидивиды, которые потом отделяются от ветвей колонии, на них развивается венчик ресниц, они уплывают и дают начало новым колониям. Здесь дело доходит, таким образом, до полиморфизма особей колонии.

К подотряду *Mobilis* относятся уже упоминавшиеся паразиты рыб рода *Trichodina* и других близких родов (рис. 67). У них кроме околоротовых мембран есть венчик ресничек на противоположном полюсе и сложно устроенный прикрепительный диск, позволяющий прочно закрепляться на поверхности тела (обычно жабр) рыбы.

Надотряд 3 — *Polyhymenophora* характеризуется спирально закрученной выравненной зоной околоротовых мембранелл, которые представляют собой как бы дальнейшее умножение (полимеризацию) мембранелл тетрахименнума. Входящая в состав тетрахименнума мембрана при этом не развивается. Кроме околоротовой спирали имеются реснички, или равномерно покрывающие все тело, или образующие разнообразные цирри преимущественно на брюшной стороне. Этот крайне разнообразный по строению и экологии надотряд распадается на ряд отрядов, некоторые из которых мы упомянем.

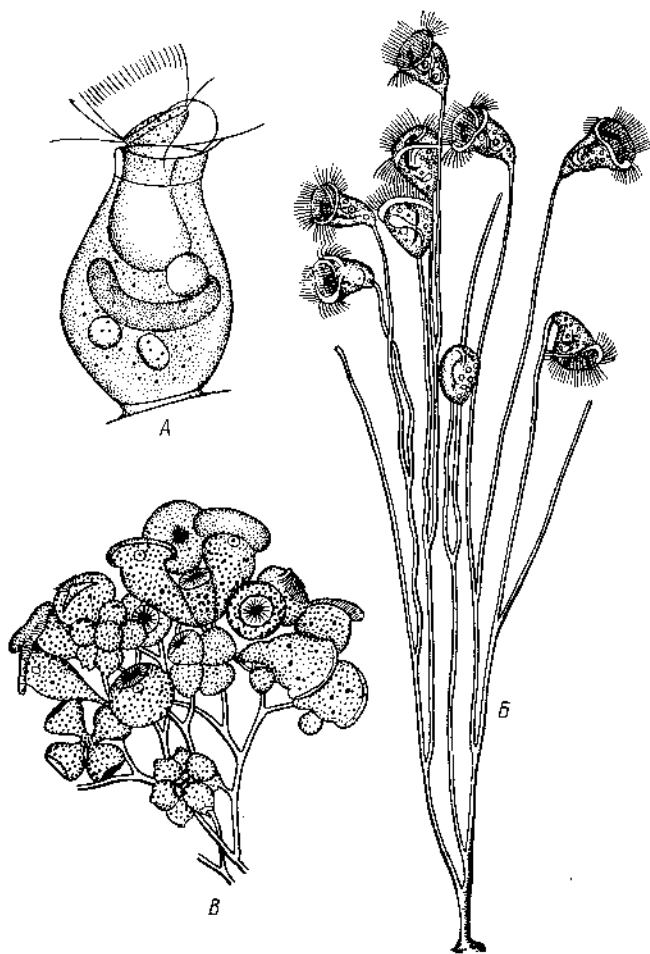


Рис. 65. Разные представители отряда кругоресничных инфузорий (*Peritricha*) (из Дюфлейна). А — *Puxidium ventriosa*, не образующие колоний; Б — колония *Carchesium polypinum*; В — участок колонии *Campanella umbellaria*

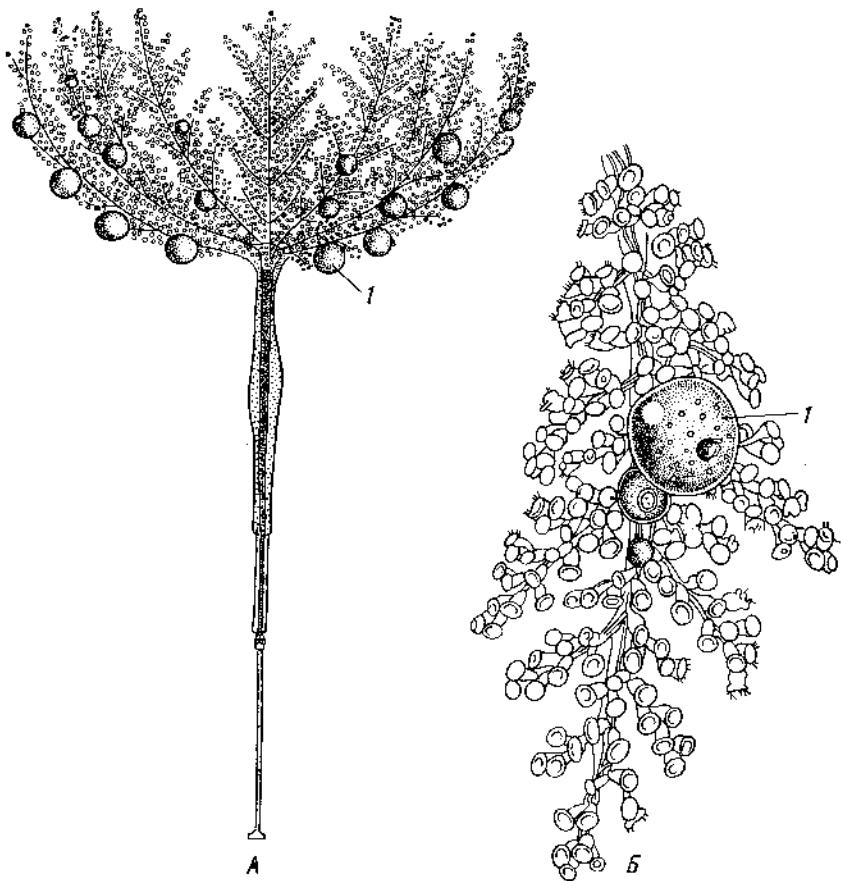


Рис. 66. Кругоресничная колониальная инфузория *Zoothamnium arbuscula* (А — по Везенбергу — Луиду, Б — по Фурсенко). А — целая колония с сократимым стебельком, на ветвях сотни мелких вегетативных особей и несколько крупных шаровидных макрозоидов (1); Б — отдельная ветвь колонии с большим количеством мелких особей и тремя макрозоидами на разных стадиях роста

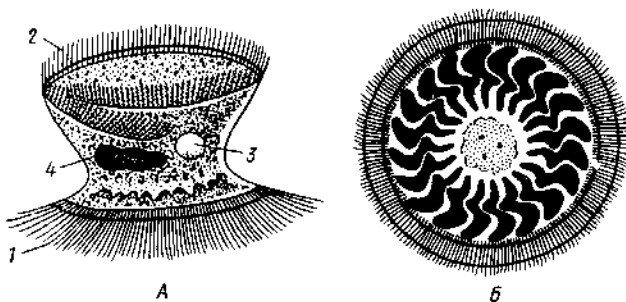


Рис. 67. Кругоресничная инфузория рода *Trichodina* (из Дюфлейна). А — *Trichodina pediculus* сбоку; Б — прикрепительный аппарат *Trichodina domerguei*:

1 — нижний венчик ресничек, 2 — околоротовые (адоральные) мембранеллы, 3 — сократительная вакуоль, 4 — ядро (макронуклеус)

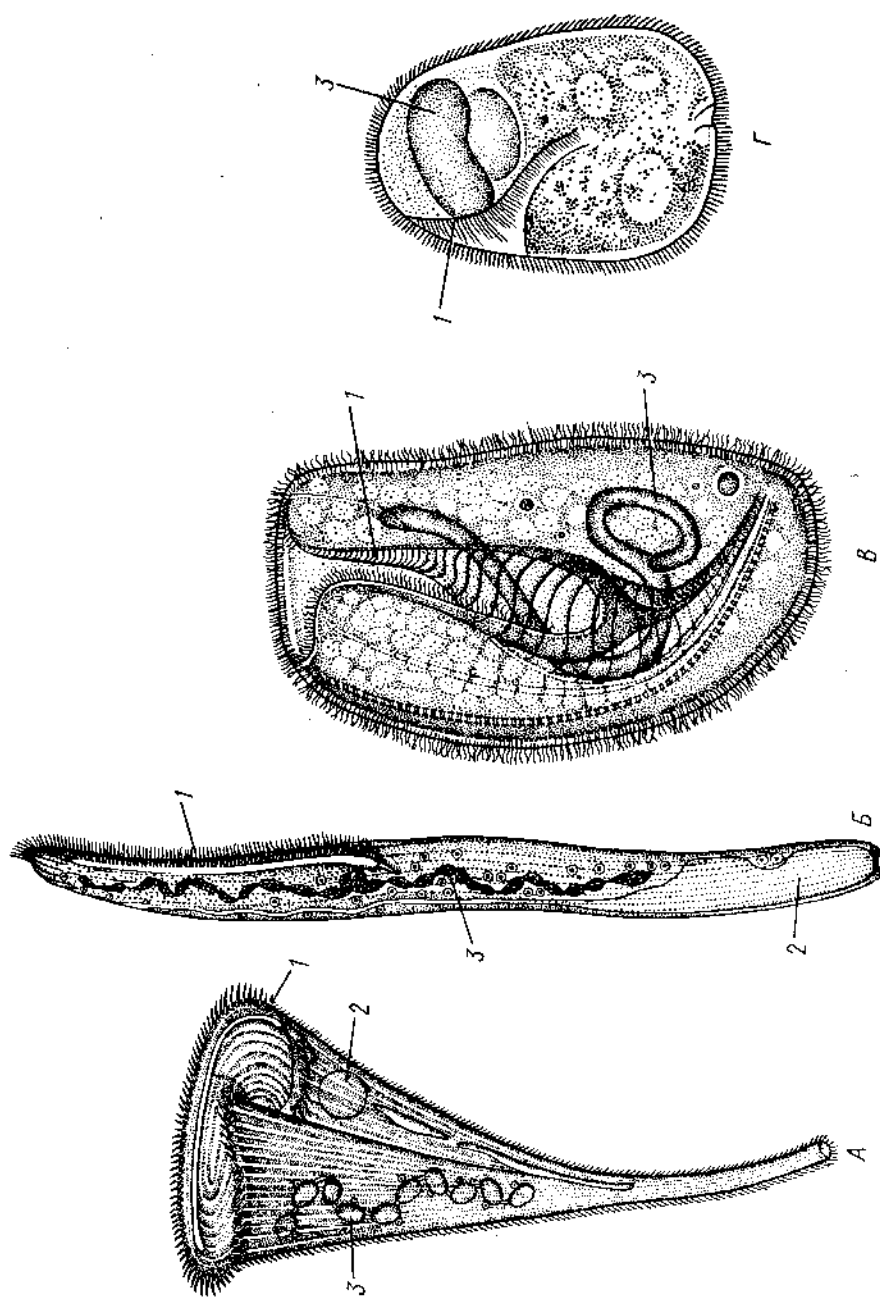


Рис. 68. Различные разновресничные инфузории (Heterotricha) (скомбинировано из разных авторов). А — *Stentor poly-*
morphus; Б — *Spirostomum ambiguum*; В — *Bursaria truncatella*; Г — *Nyctotherus ovalis*;

1 — адоральные мембранеллы, 2 — сократительная вакуоль, 3 — ядро (макронуклеус)

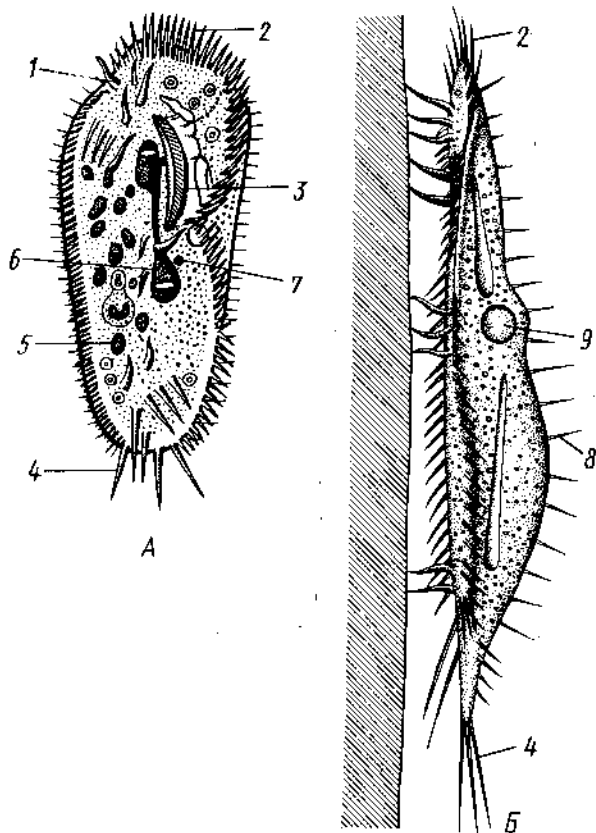


Рис. 69. Брюхоресничная инфузория *Stylonichia mytilus*. А — с брюшной стороны (по Ланге); Б — сбоку (по Бючли):

1 — фронтальные циррии, 2 — мембранеллы адоральной зоны, 3 — перистом с околоротовыми ресничками и мембраной, 4 — хвостовые (каудальные) циррии, 5 — пищевые вакуоли, 6 — макронуклеус, 7 — микронуклеус, 8 — спинные щетишки, 9 — сократительная вакуоль

КЛАСС II. СОСУЩИЕ ИНФУЗОРИИ (SUCTORIA)

Сосущие инфузории — это сидячие формы, лишенные во взрослом состоянии ресничек, рта и глотки. У них есть щупальца, присутствующие у многих видов в различном числе (рис. 70, 71). Они могут быть как неветвящимися, так и ветвящимися. На концах щупальца часто вздуты и несут отверстие, а внутри них проходит канал. Щупальца служат для ловли добычи, в основном ресничных инфузорий, и принятия пищи. Если проплывающая мимо сосущей инфузории ресничная случайно заденет за одно из щупалец, то она прилипает к нему. Затем к ней пригибаются другие щупальца, пелликула добычи растворяется и все содержимое ее по каналу щупалец постепенно перетекает внутрь сосущей инфузории.

Принадлежность взрослых Suctoria к классу инфузорий доказывается наличием у них макро- и микронуклеуса и половым процессом в форме конъюгации. Особенно же рельефно связь с ресничными инфузориями выступает во время бесполого размножения — почкования. На свободном конце сосущей инфузории появляется один или несколько бугорков (почек), в которые входят участки макронуклеуса и по одному микро-

К отряду разноресничных (Heterotricha) относятся инфузории, тело которых (кроме околоротовой спирали мембранеллы) равномерно покрыто густо расположенными мелкими ресничками. Сюда принадлежат самые крупные из свободноживущих инфузорий: род трубоч (Stentor) с несколькими видами, сильно вытянутый в длину с четковидным ядром Spirostromum, крупная с глубоким мешковидным перистомом Bursaria, паразитическая (в амфибиях) Nyctotherus (рис. 68) и многие другие.

Отряд брюхоресничных (Hypotricha) многочислен в пресных и морских водоемах. Один из обычных представителей его — крупная инфузория Stylonichia, на примере которой видны основные признаки отряда: наличие на брюшной стороне особых толстых цирр (результат слияния многих ресниц), на которых инфузории быстро «бегают» по субстрату (рис. 69).

В отряде малоресничных (Oligotricha), у которых ресничный аппарат представлен лишь околоротовой зоной мембранеллы, имеется обширное семейство Tintinnioidea, включающее около 800 видов, входящих в состав морского планктона. Их тело заключено в легкую прозрачную коническую раковину (рис. 64, Б), из которой наружу выдается околоротовая зона мембранеллы.

нуклеусу; микронуклеус во время почкования митотически делится (рис. 72). Каждый бугор (почка) отшнуровывается от материнского организма, развивает на себе несколько венчиков ресничек и уплывает в виде бродяжки, напоминающей ресничную инфузорию. У некоторых

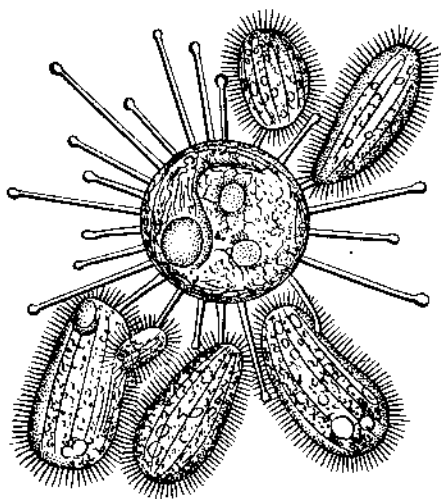


Рис. 70. Сосущая инфузория *Sphaerophuta*, высасывающая при помощи своих щупалец одновременно шесть ресничных инфузорий (по Дюфлейну)

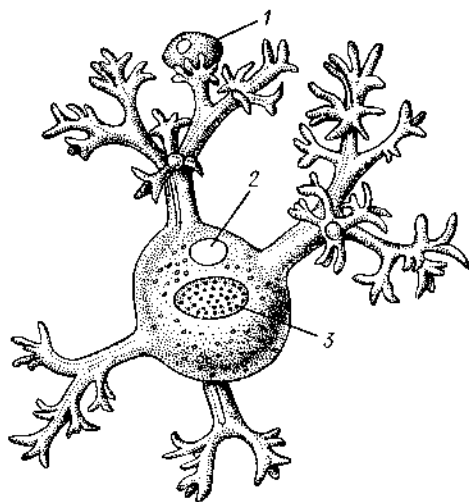


Рис. 71. Сосущая инфузория *Dendrocometes paradoxum* с разветвленными щупальцами (по Лангу):

1 — пойманная ресничная инфузория, 2 — сократительная вакуоль, 3 — ядро (макронуклеус)

Suctoriorum образование почек происходит внутри тела материнской особи, а не снаружи (рис. 72). Через некоторое время бродяжка садится на субстрат, выделяет стебелек, теряет реснички, а на свободном конце те-

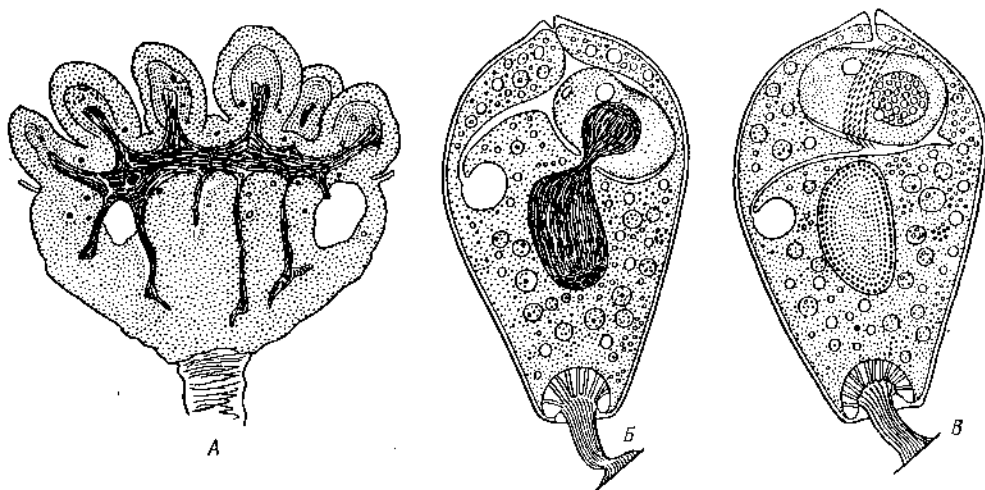


Рис. 72. Разные формы почкования сосущих инфузорий. А — наружное почкование *Euphelota gemmipara* (по Коллэну); Б, Б' — две последовательные стадии внутреннего почкования *Tokophrya cyclopora* (по Коллэну)

ла образуются сосательные щупальца. Такой ход бесполого размножения указывает на происхождение сосущих инфузорий от ресничных. У *Suctoria* развилась своеобразная форма хищничества, связанная с сидячим образом жизни.

Филогения подцарства простейших (Protozoa)

Простейшие — одноклеточные организмы, обладающие вполне дифференцированными органоидами и настоящим клеточным ядром, делящимся путем митоза. Таким образом, они являются достаточно сложными организмами, представляющими результат очень длительной доклеточной эволюции, предшествовавшей появлению настоящей клетки (эукариотной организации). Среди эукариотных животных организмов клеточный уровень организации следует рассматривать как более примитивный и считать, что в развитии жизни на Земле простейшие появились ранее других типов животных и дали начало более сложным формам организации. На современном этапе развития жизни простейшие сосуществуют с другими более сложно организованными многоклеточными организмами. Это возможно только потому, что в результате эволюции представители подцарства Protozoa хорошо приспособились к условиям жизни и многие группы простейших (например, инфузории) биологически прогрессивны, хотя и находятся на клеточном уровне организации.

Все сказанное позволяет поставить вопрос о филогенетических взаимоотношениях между разными типами простейших. При оценке взаимоотношений между отдельными группами простейших прежде всего возникает вопрос, какой из типов следует считать наиболее древним. Споровики и инфузории не могут быть признаны примитивными: первые — как паразиты, вторые — ввиду большой сложности их строения. Труднее решается вопрос относительно саркодовых и жгутиконосцев. Саркодовые в морфологическом отношении во многом обнаруживают наибольшую простоту строения — отсутствие постоянных (в смысле числа и положения) органоидов (рта, порошицы, пелликулы и всех волокнистых структур), а также изменчивую форму тела и т. д. Однако многие зоологи считали наиболее примитивными простейшими не саркодовых, а жгутиконосцев и их предков. Эта точка зрения была обоснована Наншером еще в 1914 г. Он считал, что самые древние организмы должны были питаться за счет окружающей их неорганической среды, и такой растительный (аутоτροφный) способ питания мы находим среди Protozoa только у жгутиконосцев. Однако такой взгляд на фотосинтез как на древнейший способ питания сейчас нельзя считать правильным.

Акад. А. И. Опарин в своей гипотезе происхождения жизни убедительно доказывает, что органические вещества на Земле появились раньше организмов и поэтому питание первых организмов должно было быть гетеротрофным. В пользу примитивности жгутиконосцев говорит также сходство их с такими примитивными организмами, как бактерии. Последние обладают постоянной формой тела и жгутиками.

Авторы, защищающие примитивность жгутиконосцев, указывают на то обстоятельство, что многие саркодовые во время цикла развития проходят жгутиковые стадии (например, гаметы радиолярий, фораминифер). Этот факт толкуется как повторение в цикле развития некоторых саркодовых строения, которое было свойственно их предкам. Наконец, описано немало случаев перехода жгутиконосцев в амeboидное состояние для приема пищи. Все это позволяет думать, что Sarcodina, вероятно, представляют группу, происшедшую от древних гетеротрофных жгу-

тиконосцев. Если принять эту точку зрения, то Mastigophora следует поставить в корне родословного древа Protozoa, а вместе с тем и всего животного мира. Однако изложенная точка зрения, припимавшаяся еще недавно многими биологами, наталкивается сейчас на ряд трудностей. Электронно-микроскопические исследования показывают, что структура жгутика Mastigophora очень сложная (с. 38). Она, как оказалось, ничего общего не имеет со жгутиками бактерий, которые устроены намного проще. Таким образом отпадает один из важных аргументов в пользу примитивности жгутиконосцев и связи их с бактериями. Трудно допустить, что сложно устроенный жгутик Mastigophora есть черта самых примитивных эукариотных организмов. Правильнее предположить, что классы жгутиконосцев и саркодовых происходят из древней, примитивной, не сохранившейся до наших дней группы эукариотных гетеротрофных организмов, обладавших формой движения, напоминавшей жгутиковую, но не обладавших сложно устроенными органоидами движения.

В дальнейшей филогении простейших жгутиконосцы сыграли важную роль. Бесспорно, что корни происхождения инфузорий берут начало в жгутиковых, ибо реснички обладают той же структурой, что и жгутик. В процессе эволюции от жгутиконосцев к инфузориям произошло умножение (полимеризация) двигательных органоидов и сложное преобразование ядерного аппарата (появление ядерного дуализма и полиплоидии макронуклеусов). Тип споровиков, вероятно, также связан в своем происхождении со жгутиконосцами. Об этом говорит большое сходство в строении гамет многих Spogozoa (кокцидии, кровяные споровики) с типичными жгутиковыми. Много общего и в особенностях жизненных циклов этих двух групп: жгутиконосцы и споровики — организмы с зиготической редукцией, гаплонты на большей части цикла.

Важное значение класса Mastigophora усугубляется еще и тем, что он явился источником, от которого происходят через колонии жгутиконосцев все многоклеточные животные — Metazoa (с. 93).

Типы Cnidosporidia и Microsporidia, вероятно, много происхождения и их следует связать с саркодовыми. В пользу этого говорит большое сходство амeboидных зародышей кнidosпоридий с амебами и полное отсутствие жгутиковых стадий в цикле развития.

В заключение следует, кроме того, отметить, что класс Mastigophora находится в несомненной филогенетической связи с низшими водорослями. Зеленые жгутиковые (Phytomonadina, Dinoflagellata, Euglenoidea, Chrysomonadina) можно отнести с одинаковым правом как к Protozoa, так и к низшим водорослям. От этих групп происходят многие другие группы водорослей.

ПОДЦАРСТВО МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ

Многоклеточные характеризуются тем, что тело их складывается из множества клеток и их производных. Однако этот признак сам по себе не определяет еще принадлежности к Metazoa. Из большого числа клеток могут складываться, как мы видели выше (с. 42), колонии простейших, например *Eudorina*, *Volvox* и др. В теле Metazoa клетки всегда дифференцированы как по строению, так и по функции в различных направлениях и, будучи лишь частями сложного организма, утратили свою самостоятельность. Напротив, клетки, составляющие колонию простейших (за исключением половых клеток), все более или менее одинаковы.

Характерная особенность Metazoa — наличие в их жизненном цикле сложного индивидуального развития (онтогенеза), в процессе которого из оплодотворенного яйца (а иногда при партеногенезе из неоплодотворенного) образуется взрослый организм. Онтогенез многоклеточных включает дробление яйца на множество клеток (бластомеров) и последующую дифференциацию их на зародышевые листки и зачатки органов. У простейших онтогенез осуществляется в пределах клеточной организации, проявляясь, например, в развитии ресничного аппарата, органелл захвата пищи, двигательных органелл и т. п.

Вопрос о происхождении многоклеточных животных. Факт происхождения Metazoa от одноклеточных в настоящее время считается общепризнанным. Но вопрос, каким образом в процессе эволюции шло превращение Protozoa в многоклеточные организмы, до сих пор остается спорным. У ряда простейших, принадлежащих к разным группам, наблюдается известная тенденция к выработке многоклеточного строения.

Такую тенденцию можно видеть в приобретении простейшими животными многочисленных, хотя и вполне равноценных, ядер (лучевики, опалины и др.). Иногда умножение числа ядер принимает известный упорядоченный характер и сопровождается умножением других органелл, что наблюдается, например, у отр. *Hypermastigina*. Как тенденцию к многоклеточности можно рассматривать и возникновение ядерного дуализма у инфузорий.

Иногда у Protozoa дело доходит даже до формирования настоящих

многоклеточных и притом разноклеточных образований, каковы споры *Muxosporidia* (с. 69). Однако все отмеченные нами до сих пор пути ведут, несомненно, в тупики и не играют роли в эволюции *Metazoa*. Это тем более вероятно, что громадное большинство перечисленных простейших — паразиты. Более важное значение в разбираемом нами вопросе имеют колониальные простейшие, как, например, *Volvox*, с его делением клеток колонии на соматические и половые.

Основываясь именно на подобных колониях, Геккель (1874) и построил известную гастрейную теорию происхождения *Metazoa*, которая до сих пор принимается многими зоологами. Геккель утверждал, что отдаленным предком многоклеточных была шаровидная колония простейших. Он опирался на данные эмбриологии, говорящие о том, что в онтогенезе внутренний зародышевый пласт (энтодерма) часто образуется путем втягивания (инвагинации) стенки однослойного зародыша (бластулы), в результате чего получается двухслойная стадия (гаструла). Геккель полагал, что и в процессе эволюции (филогенеза) одна половина шаровидного бластулообразного организма втянулась в другую, и таким образом возникла первичная кишечная полость, открывающаяся наружу ротовым отверстием. Такой гипотетический двухслойный организм плавал с помощью жгутиков, размножался половым путем и стал предком всех многоклеточных животных. Геккель назвал его «гастрей». Принятие гастрейной теории подводит нас непосредственно к низшим двухслойным *Metazoa* (гидра).

Другую, пользующуюся широким признанием теорию высказал И. И. Мечников (1886). Изучая онтогенез низших *Metazoa*, он заметил, что их энтодерма образуется не посредством втягивания, а путем внедрения отдельных клеток в полость бластулы — бластоцель, где они и образуют сначала рыхлый, а затем плотный зачаток внутреннего пласта. Лишь впоследствии в этой плотной клеточной массе появляется кишечная (гастральная) полость, и еще позже прорывается первичный рот (бластопор). Этот процесс образования энтодермы Мечников считал более первичным, чем втягивание. Стадия с плотным зачатком энтодермы имеется в развитии губок (паренхимула) и кишечнополостных. Мечников, так же как Геккель, считал, что *Metazoa* развились из колоний жгутиконосцев. Однако образование внутреннего пласта в филогенезе произошло не путем втягивания, а вследствие запоздания отдельных клеток стенки колонии в ее внутреннюю полость. Этот процесс был связан с внутриклеточным пищеварением (фагоцитозом), которое осуществлялось ушедшими в полость колонии клетками. Поэтому внутренний слой клеток был назван Мечниковым фагоцитобластом. Эту филогенетическую стадию Мечников назвал «фагоцителлой».

В пользу теории Геккеля говорит широко распространенное развитие энтодермы путем втягивания. Против нее и за Мечникова — то обстоятельство, что именно у низших *Metazoa* гастрულიция идет не втягиванием, а иммиграцией клеток внутрь бластоцели. Серьезным преимуществом теории Мечникова является также и то, что процесс внедрения клеток внутрь полости шаровидной колонии получает и с физиологической точки зрения правдоподобное объяснение.

Образование у предков *Metazoa* двух клеточных пластов сопровождалось специализацией их клеток в разных направлениях, т. е. превращением колонии жгутиконосцев в целостный многоклеточный организм. Наружный слой клеток сохранил двигательную и чувствительную функции, тогда как внутренний — пищеварительную и половую. При этом индивидуальность отдельных клеточных элементов оказалась подавленной.

Закономерности превращения колонии простейших, т. е. объединения еще слабо связанных физиологически клеток-жгутиконосцев в многоклеточную особь — индивид более высокого, чем простейшие, уровня — были выяснены А. А. Захваткиным (1949). Он считал также, что процесс дробления яйца у Metazoa развивался на основе палинтомии — особой формы бесполого размножения, свойственной некоторым Protozoa (с. 42).

По мнению А. А. Захваткина, первичные многоклеточные животные не имели ничего общего ни с гастреей Геккеля, ни с фагоцителлой Мечникова. Онтогенетические стадии Metazoa — бластула и гаструла — реканитулируют не организацию взрослых предков многоклеточных, а только их свободноплавающую личинку, служащую исключительно для расселения вида. Что же касается взрослых стадий первобытных Metazoa, то, по Захваткину, это были неподвижно прикрепленные колониальные организмы, внешне напоминавшие современных губок и гидродных полипов. Однако трудно себе представить, что такой важный прогрессивный шаг в эволюции, как переход от одноклеточного состояния к многоклеточному, мог совершиться у пассивных неподвижных животных.

Все рассмотренные теории сходятся в том, что принимают за отдаленных предков многоклеточных животных колонии простейших. Существует, однако, гипотеза, предполагающая, что в процессе эволюции одиночные простейшие целиком превращались в многоклеточные существа. Эта идея, высказанная впервые Иерингом, в настоящее время особенно пропагандируется известным югославским зоологом Иованом Хаджи. По его мнению, многоклеточные произошли от многоядерных инфузорий. Последние, как мы уже знаем, обладают довольно сложным строением. Их цитоплазма представлена двумя слоями — периферической эктоплазмой и центральной эндоплазмой, в которой совершается внутриклеточное пищеварение. В эктоплазме залегают трихоциты, мионемы и другие характерные клеточные органеллы. Инфузории имеют клеточный рот, глотку, а также пульсирующие вакуоли с их приводящими каналцами. Все эти различно дифференцированные части одноклеточного организма — органеллы — Хаджи считает гомологичными органам многоклеточного животного, несущим сходные с ними функции. Так, он думает, что кожные покровы Metazoa произошли из эктоплазмы, их кишечник — из эндоплазмы, мышцы — из мионем, органы выделения — из пульсирующих вакуолей, наконец, их половые железы — из микронуклеуса инфузорий. Предполагается далее, что акт спаривания самца и самки у многоклеточных животных развился из конъюгации двух инфузорий, а процесс оплодотворения яйца у Metazoa — из процесса слияния двух половых ядер конъюгирующих особей, наконец, все тело инфузории приравнивается телу целого многоклеточного организма.

Переход от одноклеточного состояния к многоклеточному, якобы, совершился в теле инфузории сразу путем образования клеточных границ вокруг отдельных ядер и прилегающих к ним участков цитоплазмы. Этот предполагаемый процесс называется целлюляризацией (от лат. *cellula* — клетка), а сама гипотеза — теорией целлюляризации.

Эта концепция, имеющая своих защитников среди биологов разных стран, не выдерживает критики прежде всего потому, что принцип, лежащий в ее основе, порочен, так как не согласуется с основными положениями клеточной теории. В самом деле, теория целлюляризации приравнивает части отдельной клетки тканям и органам Metazoa, т. е. многоклеточным образованиям. Теория целлюляризации Хаджи не имеет никакой опоры и в эмбриологии низших многоклеточных.

Классификация многоклеточных. В современной зоологии явно ощущается необходимость в классификации самых высоких систематических категорий — типов. Такая классификация типов отражает их родственные отношения, т. е. строится на основе наиболее существенных общих черт строения, обусловленных общностью происхождения.

Из сказанного ясно, что всех животных прежде всего естественно делить на подцарства одноклеточных (Protozoa) и многоклеточных (Metazoa).

Все многоклеточные могут быть разделены на три больших подраздела: Phagocytellozoa, Parazoa и Eumetazoa. К Phagocytellozoa относится лишь один тип — Placozoa с двумя видами одного рода *Trichoplax* (с. 98). Эти крайне своеобразные, лишь за последние годы изученные организмы, которые ранее принимали за личинок кишечнополостных, обладают исключительно примитивной организацией, сближающей их с гипотетическим предком многоклеточных — «фагоцителлой» Мечникова.

К Parazoa из современных животных относится лишь один тип губок (Spongia). Губки характеризуются отсутствием хорошо дифференцированных тканей, отсутствием нервной системы и сильно выраженной способностью разных типов клеток превращаться друг в друга. Эти черты указывают на большую примитивность организации Parazoa. Однако самое существенное отличие заключается в особой судьбе их зародышевых листков. У всех Eumetazoa эктодерма занимает поверхностное положение и во время онтогенеза из нее формируются кожные покровы, нервная система (обычно погружающаяся внутрь тела) и органы чувств, тогда как энтодерма дает кишечник и органы, с ним связанные. У Parazoa, напротив, эктодерма погружается внутрь тела и превращается в слой жгутиковых воротничковых клеток жгутиковых камер и каналов, а энтодерма оказывается на поверхности тела и дает покровный слой тела. Parazoa, таким образом, являются животными, как бы вывернутыми наизнанку.

Eumetazoa объединяют основную массу многоклеточных, включающую много типов. Все Eumetazoa характеризуются дифференцированными тканями, наличием настоящей нервной системы, резко выраженной индивидуальностью отдельных особей. Eumetazoa распадаются на два раздела — лучистых, или двухслойных (Radiata, s. Diploblastica), и билатеральных, или трехслойных (Bilateria, s. Triploblastica). Лучистые характеризуются наличием нескольких плоскостей симметрии и радиальным расположением органов вокруг главной оси тела (с. 114). Кроме того, при их онтогенезе образуются лишь два отчетливо выраженных пласта: эктодерма и энтодерма, тогда как третий зародышевый листок — мезодерма — находится в зачаточном состоянии. К лучистым относятся два типа: кишечнополостные (Coelenterata) и гребневники (Ctenophora). Bilateria обладают одной плоскостью симметрии, по обе стороны которой располагаются в парном числе различные органы. Двусторонняя симметрия может нарушаться, и животные становятся асимметричными (брюхоногие моллюски) или радиальными (иглокожие). Однако все эти изменения симметрии носят вторичный характер и развиваются как в филогенезе, так и в онтогенезе на основе первоначальной двусторонней симметрии.

Помимо эктодермы и энтодермы у Bilateria всегда есть ясно выраженный третий зародышевый листок (мезодерма), за счет которого в онтогенезе развивается значительная часть внутренних органов.

В основе дальнейшей классификации типов, принадлежащих к Bilateria, лежит понятие о полости тела, которая у многих трехслойных животных обладает разными характерными особенностями. Полостью тела

называют пространство между стенкой тела (состоящей из кожных покровов и прилегающей к ним мускулатуры) и кишкой. У низших Bilateria (именно у плоских червей и немертин) полость тела отсутствует, так как это пространство занято соединительной тканью паренхимы. У других билатеральных животных полость тела выражена, заполнена жидкостью, омывающей внутренние органы и играющей важную физиологическую роль, так как она является посредником в распределении по телу кислорода, питательных веществ и в выведении конечных продуктов обмена веществ. Кроме того, она, как и целом, выполняет опорную функцию (см. ниже). Эта так называемая первичная полость тела характерна только для первичнополостных червей (Nemathelminthes), а также скребней (Acanthocephala). У нее нет собственных клеточных стенок.

У всех высших Bilateria (например, у типа Annelida) имеется вторичная полость тела, или целом. Морфологически целом отличается от первичной полости тела наличием собственных клеточных стенок, которые в онтогенезе всегда формируются за счет третьего зародышевого листка — мезодермы. Стенки, ограничивающие целом, представляют собой однослойный эпителий, называемый целомическим или перитонеальным эпителием. Этот эпителий одевает внутреннюю поверхность стенок тела, прилегает к кишке и ко всем внутренним органам. За его счет образуются особые каналы (целомодукты), сообщающие полость целома с внешней средой. Таким образом, целом представляет собой не просто пространство между внутренними органами, но вполне оформленный орган. В целоме обычно происходит рост и созревание половых клеток. Целомическая жидкость нередко играет существенную роль в процессах дыхания и выделения. Наконец, очень важно опорное значение целома. При сокращении мышц стенок тела давление передается на целомическую жидкость, которая вследствие своей несжимаемости делает тело животного упругим, т. е. играет роль «гидроскелета».

По отсутствию или наличию целома раздел Bilateria делится на два подраздела: нецеломических животных (Acoelomata или Scolecida) и целомических животных (Coelomata). К первым относятся плоские черви (Plathelminthes), первичнополостные черви (Nemathelminthes), скребни (Acanthocephala) и немертны (Nemertini), ко вторым — все остальные билатеральные животные.

Наконец, Coelomata распадается на две большие группы — первичноротые (Protostomia) и вторичноротые (Deuterostomia), которые различаются главным образом особенностями эмбрионального развития.

У Protostomia первичный рот (бластопор) зародыша (именно гастролы) переходит в рот взрослого животного или же дефинитивный рот образуется на месте первичного рта. Мезодерма формируется, как правило, телобластическим способом, т. е. из пары специальных клеток зародыша (см. развитие кольчатых червей — с. 261). К первичноротым относятся типы кольчатых червей (Annelida), моллюсков (Mollusca), членистоногих (Arthropoda) и онихофор (Onychophora).

Существует, однако, и другая точка зрения, согласно которой к Protostomia наряду с перечисленными группами относятся все низшие двусторонне-симметричные животные (Acoelomata). Это объясняется тем, что Гроббен (1908), впервые обосновавший разделение целомических животных на первично- и вторичноротых, рассматривал низших червей как утративших целом потомков вторичнополостных животных. На этом основании он и отнес их к первичноротым. С тех пор включение низших Bilateria в группу Protostomia получило широкое распространение. Мы, однако, не можем согласиться с мнением, что предками Acoelomata были

целомические животные. Отнесение низших Bilateria к первичноротым можно оправдать, признав только независимое происхождение обеих эволюционных ветвей (Protostomia и Deuterostomia) непосредственно от предков, стоящих на уровне кишечнополостных, что представляется недостаточным обоснованным.

Deuterostomia — это вторичнополостные животные, у которых на месте blastopora образуется заднепроходное отверстие взрослого животного, дефинитивный рот закладывается позднее и независимо от первичного рта личинки, мезодерма формируется путем выпячивания боковых стенок кишечника, т. е. энтероцельным способом. Ко вторичноротым принадлежат типы иглокожих (Echinodermata), полухордовых (Hemicordata) и хордовых (Chordata). У высших групп первичноротых (членистоногие) и вторичноротых (позвоночные) указанные особенности эмбрионального развития могут вторично видоизменяться.

Первичноротые и вторичноротые охватывают подавляющее большинство целомических животных. Однако существуют некоторые типы, организация, характер эмбрионального развития которых не укладываются полностью в рамки этих двух больших групп, — это шестипочечные (Chaetognatha), щупальцевые (Tentaculata) и погонофоры (Pogonophora). Эволюция этих типов шла, вероятно, независимо от вторичноротых и первичноротых.

НАДРАЗДЕЛ RHAGOCYTELLOZOA

Наиболее примитивные многоклеточные животные, сохранившие основные особенности строения первобытных Metazoa. К ним относится один тип.

ТИП ПЛАСТИНЧАТЫЕ ЖИВОТНЫЕ (PLASOZOA)

Тело Plасozoa состоит из наружного эпителиобразного слоя жгутиковых клеток и внутренней массы амебообразных клеток — паренхимы.

До сих пор известны лишь два представителя этого типа: *Trichoplax adhaerens* и *Trichoplax reptans*, оба описаны еще в конце прошлого века, но до недавнего времени ошибочно принимались за aberrантных личинок кишечнополостных. Только в 1971 г. удалось наблюдать половое размножение трихоплакса и доказать, что это нормальный взрослый организм.

Trichoplax — морское, ползающее по поверхности водорослей существо. Тело его в виде очень тонкой сероватой пластиночки, не более 4 мм в поперечнике. Животное медленно скользит на своей нижней поверхности, прилегающей к субстрату, и при этом меняет очертания. Направление движения тоже легко меняется; тело не имеет постоянных переднего и заднего концов и определенной симметрии. Ползущий трихоплакс напоминает гигантскую амебу (рис. 73,А).

Строение и физиология. Нижний, прилегающий к субстрату клеточный слой, условно называемый «брюшным», состоит из высоких клеток, несущих каждая по одному жгуту (рис. 73,Б). Верхний, или «спинной», клеточный слой обладает признаками так называемого погруженного эпителия (см. с. 149). Каждая из его клеток состоит из лежащей на поверхности цитоплазматической пластинки с одним жгутом и погруженного в паренхиму клеточного тела с ядром. Некоторые из этих клеток содержат довольно крупную жировую (липидную) вакуоль. Характерно, что покровный слой клеток ни чем не отграничен от паренхимы (основная, или базальная, мембрана отсутствует).

Все внутреннее пространство животного заполнено массой очень разнообразных амебоидных клеток, способных перемещаться посредством псевдоподий. Многие клетки брюшного эпителия, по-видимому, утрачивают свой жгут, погружаются внутрь тела и превращаются в амебообразные элементы. То же происходит и с некоторыми клетками спинного эпителия, хотя и в меньшей степени.

Среди клеточных элементов паренхимы особенно выделяются крупные и верстеновидные клетки, которые тянутся от брюшной стороны тела к спинной и обладают сократительной функцией.

Трихоплакс может накрывать телом скопления пищевых частиц (например, жгутиконосцев *Cryptomonas*), изливать на них пищеваритель-

ный секрет клеток брюшного эпителия и возможно всасывать затем своей поверхностью продукты наружного пищеварения. Вместе с тем наличие в некоторых амебocyтах паренхимы пищеварительных вакуолей говорит о том, что питание осуществляется также посредством фагоцитоза.

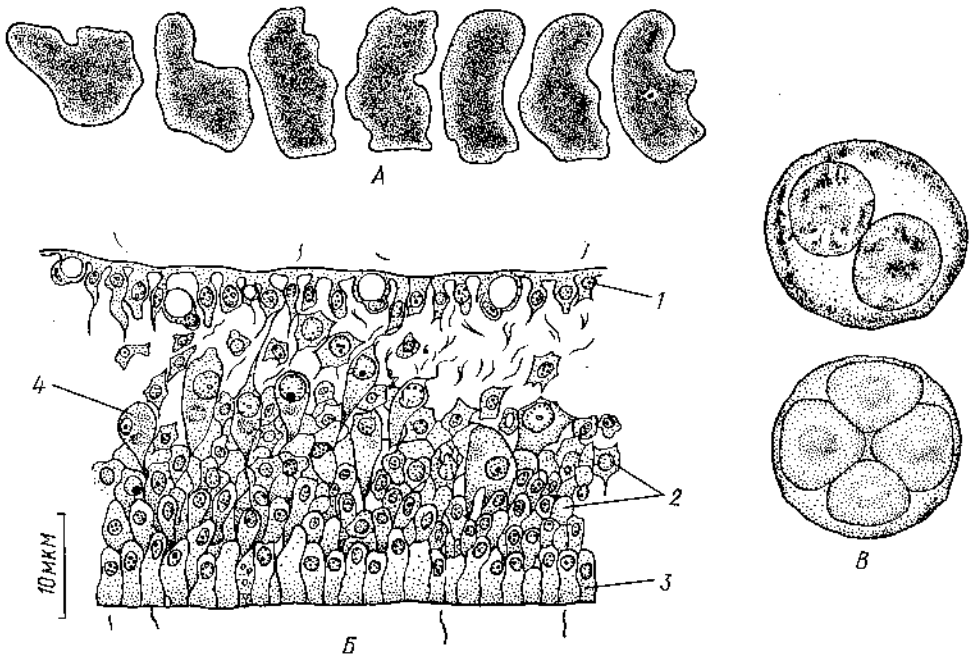


Рис. 73. Организация *Trichoplax*. А — *Trichoplax adhaerens*. Изменения формы тела одной особи, зарисованные через каждые 10 мин (по Шульце); Б — поперечный разрез через *Trichoplax sp.* (по Иванову); В — дробление яйца *Trichoplax adhaerens* (по Греллю);

1 — спинной эпителий; 2 — мезенхимные клетки среднего слоя, 3 — брюшной эпителий, 4 — пищеварительная вакуоль в мезенхимной клетке (по Греллю)

Механизм «амебoidного» движения у *Trichoplax*, который совершенно лишен мускульных элементов, остается загадочным. Можно только предполагать, что веретеновидные клетки паренхимы с их митохондриальным комплексом способны сокращаться и что это имеет прямое отношение к движению животного. Однако вряд ли только этим можно объяснить все изменения формы тела.

Размножение и развитие. Еще в прошлом столетии удалось наблюдать бесполое размножение *Trichoplax* путем деления тела надвое. Недавно было описано и почкование. Оно происходит на спинной стороне тела и приводит к отделению мелких бродяжек, способных быстро плавать при помощи жгутов и служащих для расселения вида.

При половом размножении в паренхиме трихоплакса появляются гонocyты, сначала связанные с брюшным слоем жгутиковых клеток и потом превращающиеся в яйца, богатые желтком. Спермии не были найдены. Однако, судя по первичной оболочке, появляющейся вокруг каждого зрелого яйца, происходит оплодотворение, после чего яйцо испытывает полное равномерное дробление, напоминающее по некоторым признакам очень примитивное спиральное дробление (рис. 73, В).

Филогения типа Plасozoa

По уровню организации *Trichoplax* соответствует паренхимале — характерной личинке губок и кишечнополостных (с. 110), которая, вероятно, рекапитулирует основные черты фагоцителлы — предполагаемого общего предка всех многоклеточных животных (см. с. 110). Поэтому можно думать, что Plасozoa представляют собой ближайших потомков фагоцителлы, перешедших от первоначального свободноплавающего образа жизни к ползанию на поверхности водорослей. Тело их при этом утратило первичную передне-заднюю полярность и превратилось в тонкую пластинку.

Открытие Plасozoa — новое подтверждение правильности теории И. И. Мечникова о происхождении многоклеточных животных.

ТИП ГУБКИ (SPONGIA, ИЛИ PORIFERA)

Губки — многоклеточные водные, главным образом морские, неподвижно прикрепленные ко дну и подводным предметам животные. Симметрия отсутствует или имеет место неотчетливая радиальная симметрия. Органы и ткани не выражены, хотя тело построено из разнообразных клеток, выполняющих многие функции, и межклеточного вещества. Внутренние полости выстланы хоаноцитами — особыми жгутиковыми воротничковыми клетками. Нервная система отсутствует. Тело пронизано многочисленными порами и идущими от них каналами, сообщающимися с полостями, выстланными хоаноцитами. Через тело губки осуществляется непрерывный ток воды. Почти все обладают сложным минеральным (CaCO_3 , SiO_2) или органическим скелетом.

В современной фауне насчитывается около 5000 видов губок.

Строение. Губки имеют форму мешка или глубокого бокала, который основанием прикреплен к субстрату, а отверстием, или устьем (osculum), обращен кверху (рис. 74). Помимо этого отверстия стенки губки пронизаны тончайшими порами, ведущими извне во внутреннюю, парагастральную полость.

Тело состоит из двух слоев клеток: наружного — дермального (эктодерма) и внутреннего, выстилающего внутреннюю полость, — гастрального (энтодерма). Между ними выделяется мезоглея — слой особого

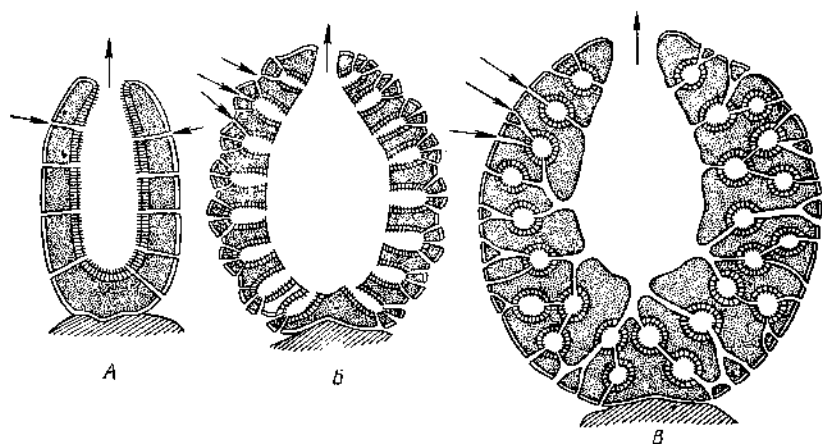


Рис. 74. Различные типы строения губок и их канальной системы (по Гессе). А — аскон; Б — сикон; В — лейкон.

Стрелки показывают направление тока воды в теле губки

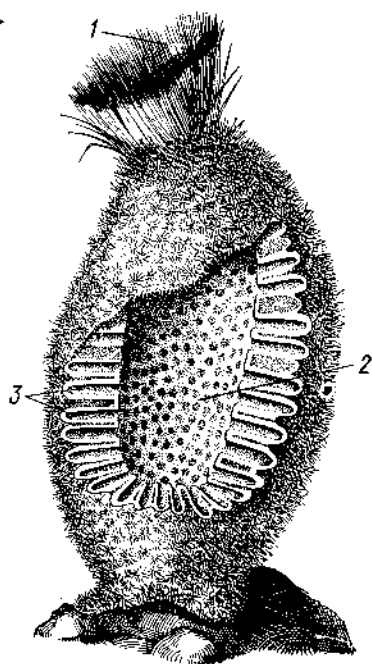
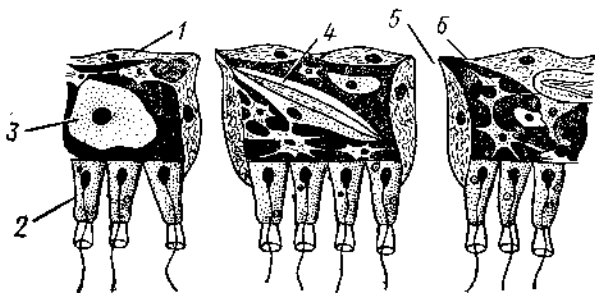
бесструктурного вещества с отдельными разбросанными в нем клетками. У большинства губок мезоглея сильно утолщается. В мезоглее формируется также скелет. Наружный слой клеток губок в виде плоского эпителия. Мельчайшие поровые каналцы, проходящие через стенки тела губки, открываются наружу, пронизывая отдельные клетки паружно-

Рис. 76. Общий вид губки *Sycon raphanus* со вскрытой парагастральной полостью (по Пфуртшеллеру):

1 — устье, 2 — полость тела, 3 — каналы

Рис. 75. Схематический разрез через стенку тела губки типа аскона. Вверху — наружная стенка тела, внизу — парагастральная полость (по Штемцлю):

1 — клетки, выстилающие наружную стенку тела и стенки поровых канальцев, 2 — жгутиконцы воротничковых клеток, 3 — яйцевая клетка в мезоглее, 4 — склеробласт с развивающейся спиккулой, 5 — пора, 6 — звездчатые клетки в мезоглее



го слоя (пороциты). Гастральный слой слагается из особых воротничковых клеток (хоаноцитов). Они имеют цилиндрическую форму (рис. 75), а из центра свободного, торчащего в парагастральную полость конца клетки выдается длинный жгутик, основание которого окружено цитоплазматическим воротничком. Такое строение клеток среди всех Metazoa наблюдается почти исключительно у губок, а среди Protozoa — лишь у Choanoflagellata, или воротничковых жгутиконосцев.

Электронно-микроскопическое исследование хоаноцитов показало, что их тонкое строение полностью совпадает с таковым Choanoflagellata.

Наиболее простую форму строения губок называют типом аскон. Однако у большинства видов эта стадия переходящая и характерна только для молодых особей. Усложнение во время индивидуального развития приводит к возникновению форм типа сикон (см. рис. 74,Б) или, если этот процесс идет еще дальше, к формам типа лейкон¹ (см. рис. 74,В). Эти понятия обозначают неодинаковую сложность организации губок разных групп и не соответствуют систематическим подразделениям. Усложнение заключается главным образом в том, что мезоглея сильно утолщается и вся слагающаяся из хоаноцитов энтодерма, которая у губок типа аскон выстилает парагастральную полость (см. рис. 74,А), перемещается (как бы вдавливается) внутрь мезоглеи, образуя здесь жгутиковые карманы (у сиконов, см. рис. 74,Б) или округлые

¹ *Ascon*, *Sycon* и *Leucon* — роды губок, имеющие описанное строение.

небольшие жгутиковые камеры (у лейконов, см. рис. 74, В, рис. 77). При этом парагастральная полость изнутри у сиконов и лейконов (в отличие от асконов) оказывается выстланной плоскими клетками дермального слоя (эктодермой). Между внешней средой и парагастральной полостью связь осуществляется при помощи системы каналов, состоящей

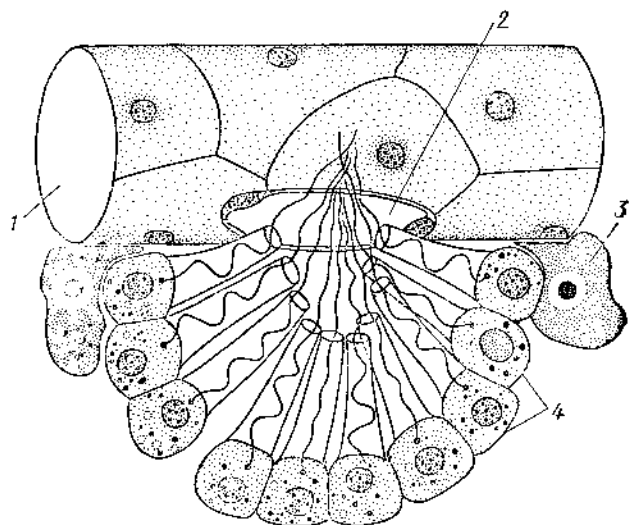


Рис. 77. Жгутиковая камера пресноводной губки *Erydatia* (по Кестнеру):

1 — отводящий канал, выстланный плоскими клетками, 2 — отверстие, сообщающее жгутиковую камеру с каналом, 3 — архоцит, 4 — воротничковые жгутиковые клетки (хоаноциты)

из приводящих каналов, идущих от поверхности тела к жгутиковым камерам (рис. 77), и из отводящих каналов, сообщающих жгутиковые камеры с парагастральной полостью. Эти каналы представляют собой глубокие впячивания эктодермы, тогда как вся энтодерма сосредоточена в жгутиковых камерах.

Число жгутиковых камер у губок велико. Например, у относительно небольшой губки *Leuconia aspera* (лейконоидный тип) высотой 7 см и толщиной в 1 см число жгутиковых камер превышает 2 млн. Число приводящих каналов более 80 тыс., отводящих — 5200.

Клеточные элементы. В мезоглее рассеяны разнообразные клеточные элементы (см. рис. 75). Основные типы клеток следующие. Имеется значительное количество неподвижных звездчатых клеток, являющихся соединительноткаными опорными элементами (колленициты). Вторую категорию составляют склеробласты — клетки, внутри которых закладываются и развиваются отдельные скелетные элементы губок (см. ниже). В мезоглее располагается, кроме того, значительное количество подвижных клеток — амебоцитов. Среди последних можно различить клетки, внутри которых происходит переваривание пищи, воспринимаемой от хоаноцитов. Часть амебоцитов — архоцитов является недифференцированными резервными клетками, способными превращаться во все перечисленные типы клеток, а также давать начало половым клеткам. Недавними исследованиями показана широкая способность превращения одних клеточных элементов в другие, которая не наблюдается в других группах многоклеточных животных и показывает, что у губок отсутству-

ют настоящие дифференцированные ткани. Так, хоаноциты энтодермы могут терять жгуты и уходить в мезоглею, превращаясь в амебоциты. В свою очередь, амебоциты превращаются в хоаноциты. Покровные (эктодермальные) клетки также могут углубляться в мезоглею, давая при этом амебоидные клетки, и т. п. Все это указывает на большую примитивность губок. Вопрос о возможности взаимопревращений одних типов клеток губок в другие изучен, однако, недостаточно. Вероятно, разные систематические группы губок в этом отношении не идентичны. Особенно широкими потенциями обладают, по-видимому, клеточные элементы известковых губок. В некоторых группах Spongia (в наибольшей степени это выражено у стеклянных губок класса Hyalospongia) происходит вторичное слияние почти всех клеточных элементов, что приводит к образованию сипшитиев.

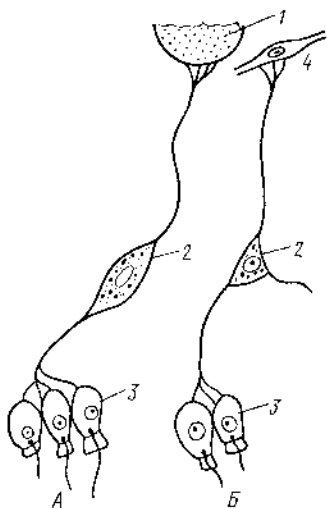


Рис. 78. «Первые элементы» тела губки *Sycon carolinianus* (по Грассе и Тюзе). А — «нервная клетка», осуществляющая при помощи отростков связь между стенкой канала и хоаноцитом; Б — то же, между покровной клеткой и хоаноцитом: 1 — процесс канала, 2 — «нервная клетка», 3 — хоаноциты, 4 — покровная клетка

Обычно принимается, что у губок совершенно отсутствует нервная система. В последнее время это утверждение поставлено под сомнение. Некоторыми зоологами в мезоглее описываются особые звездчатые клетки, соединяющиеся между собой отростками и дающие отростки к эктодерме и жгутиковым камерам. Эти клетки рассматриваются как первые элементы, передающие раздражение (рис. 78). Однако физиологически их нервная функция никак не доказана, вероятно, эти так называемые «нервные клетки» — лишь одна из форм опорных соединительнотканых клеток (колленцитов).

Физиология. Если к воде, содержащей живую губку, прибавить мелко растертую тушу, то видно, что зерна туши током воды, постоянно проходящим через канальную систему, увлекаются через поверхностные поры внутрь тела губки, проходят через каналы, попадают в парагастральную полость и через оскулум выводятся наружу. Опыт показывает путь воды и взвешенных в воде мелких частиц пищи, проходящих через тело губки. Самый ток воды через тело вызывается действием воротничковых клеток в жгутиковых камерах: жгутики клеток бьют всегда в одном направлении — к парагастральной полости.

Количество фильтруемой через тело губки воды велико. Известковая губка *Leucosia* высотой 7 см за сутки пропускает через тело 22 л воды. При этом движение воды в конечных отделах канальной системы совершается со значительной силой. У *Leucosia* вода из оскулума выбрасывается на расстояние 25—30 см. Воротничковые клетки захватывают из циркулирующей мимо воды взвешенные в ней мелкие пищевые частицы (бактерии, простейшие и т. п.) и заглатывают их. Участие хоаноцитов в процессе пищеварения может быть различно. У большинства известковых губок они не только захватывают частички пищи, но в них образуются пищеварительные вакуоли (как у простейших) и протекает внутриклеточное пищеварение. При этом лишь часть заключенной пищи передается амебоцитам мезоглеи. У других (стеклянные губки) хоаноциты только «ловят» пищу, не переваривают ее и сразу же передают амебоцитам.

Количество фильтруемой через тело губки воды велико. Известковая губка *Leucosia* высотой 7 см за сутки пропускает через тело 22 л воды. При этом движение воды в конечных отделах канальной системы совершается со значительной силой. У *Leucosia* вода из оскулума выбрасывается на расстояние 25—30 см. Воротничковые клетки захватывают из циркулирующей мимо воды взвешенные в ней мелкие пищевые частицы (бактерии, простейшие и т. п.) и заглатывают их. Участие хоаноцитов в процессе пищеварения может быть различно. У большинства известковых губок они не только захватывают частички пищи, но в них образуются пищеварительные вакуоли (как у простейших) и протекает внутриклеточное пищеварение. При этом лишь часть заключенной пищи передается амебоцитам мезоглеи. У других (стеклянные губки) хоаноциты только «ловят» пищу, не переваривают ее и сразу же передают амебоцитам.

Наконец, у некоторых видов за хоаноцитами сохраняется лишь гидрокINETическая функция (движение воды, вызываемое биспием жгутиков), а пищевые частицы улавливаются непосредственно амебоцитами по ходу каналов. Утеря хоаноцитами пищеварительной функции — явление вторичное.

Губки неподвижны и почти беспособны к каким бы то ни было изменениям формы тела. Только поверхностные поры могут медленно замыкаться при сокращении цитоплазмы поронитов (с. 102). Очень медленно может сокращаться оскулярная часть тела некоторых губок. Это происходит при сокращении особых, вытянутых в длину клеток — миоцитов.

Раздражимость у губок почти ничем не обнаруживается: можно действовать на губку различными раздражителями (механическими, термическими и т. д.) — никакого внешнего эффекта не получится; это свидетельство отсутствия у губок нервной системы.

Скелет. Только у немногих губок тело остается совершенно мягким, у большинства скелет твердый и служит для опоры тела и стенок канальной системы.

Скелет состоит либо из минерального вещества: углекислой известки или кремнезема, либо из органического вещества спонгина, напоминающего своими свойствами рог, либо из сочетания кремнезема и спонгина. Помещается скелет всегда в мезоглее.

Минеральный скелет состоит из микроскопических телец, игл (спикул), формирующихся внутри особых клеток-скелетообразовательниц, или склеробластов (см. рис. 75). В цитоплазме склеробласта появляется маленькое зернышко, которое увеличивается, разрастается и образует правильной формы скелетную иглу. Во время роста иглы окружена цитоплазмой склеробласта, которая одевает иглу тончайшим слоем. Рост происходит путем отложения на поверхности иглы новых слоев минерального вещества. Когда игла достигает предельных размеров, рост ее прекращается, склеробласт отмирает и игла остается свободно лежать в мезоглее.

Иглы обычно правильной геометрической формы и разнообразны, по могут быть сгруппированы в четыре основных типа: одноосные — в виде

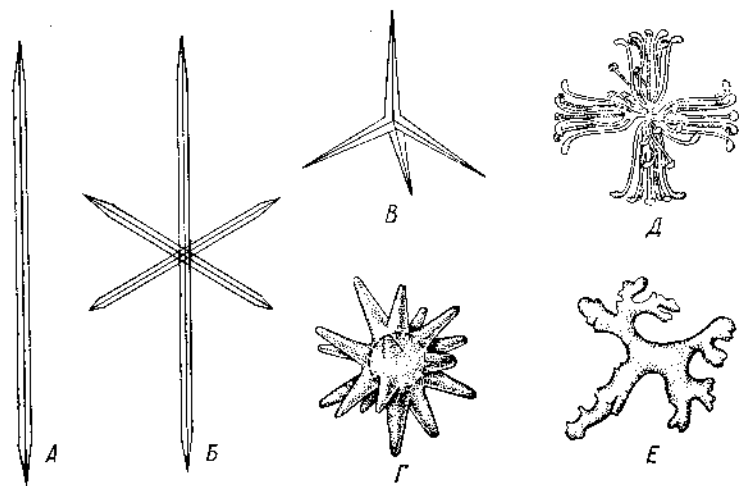


Рис. 79. Различные формы игл губок (по Догелю). А — одноосная игла; В — трехосная; В — четырехосная; Г — многоосная; Д — сложная трехосная игла, или флориком стеклянных губок; Е — неправильная игла

прямой или изогнутой палочки; трехосные — в виде трех взаимно пересекающихся под прямым углом лучей; четырехосные — 4 луча сходятся в центрах так, что между двумя соседними лучами образуется угол в 120° ; многоосные — в виде шариков или маленьких звездочек (рис. 79).

Иглы каждого типа имеют много разновидностей, а каждый вид губок обладает обыкновенно двумя, тремя или даже более сортами игл.

В наиболее простом случае иглы лежат независимо друг от друга, у других губок иглы зацепляются концами, обра-

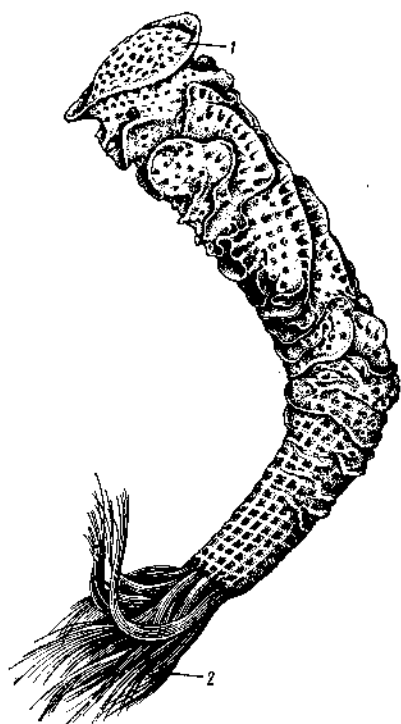


Рис. 80. Стеклоянная губка *Euplectella* (по Шульце):

1 — оскулы, 2 — базальные иглы, погруженные в субстрат

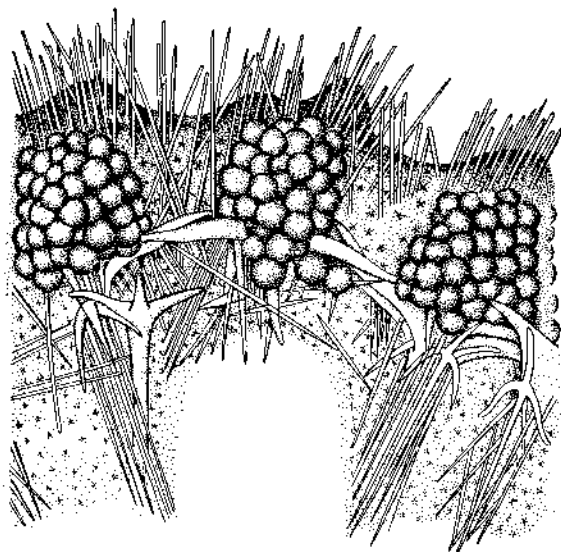


Рис. 81. Строение скелета четырехлучевой губки (по Шульце). Разрез через поверхностный слой тела, видны радиально расположенные крупные иглы и шаровидные мелкие иглы, занимающие периферическое положение

зая нежный решетчатый остов; иглы могут спаиваться друг с другом при помощи минерального или органического цемента, образуя сплошной скелет (рис. 80, 81).

Интересно, что расположение осей в некоторых формах игл точно воспроизводит положение оптических осей в кристаллах. Так, трехосные иглы в этом отношении похожи на кристаллы правильной или кубической системы, четырехосные отвечают кристаллам гексагональной системы. Такое соответствие нередко рассматривается как выражение сходства между ростом и формированием кристаллов в неживой природе и образованием игл. Последний процесс Гексель назвал биокристаллизацией. Необходимо, однако, подчеркнуть разницу, выясняющую неправильность чисто механического толкования этих явлений. Отдельные лучи трех- и четырехлучевых игл формируются разными склеробластами и лишь позднее сливаются вместе, давая начало одной сложной игле. Между тем кристаллы образуются в маточном растворе простым наложением новых слоев минерального вещества на растущий кристаллик. Таким образом, биокристаллизация резко отличается от настоящей кри-

сталлизации тем регулирующим влиянием, которое на нее оказывает организм.

Роговой, или спонгиновый, скелет состоит из сильно разветвляющейся внутри мезоглеи сети роговых волокон желтоватого цвета. Химический состав спонгина близок к шелку, притом с некоторым, иногда до-

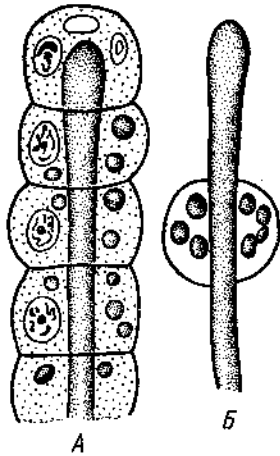


Рис. 82. Развитие спонгинового скелета. А — клетки-спонгиобласты, формирующие скелетный тяж из спонгина; Б — скелетный тяж, освобожденный от клеточных элементов (по Грассе и Тюзе)

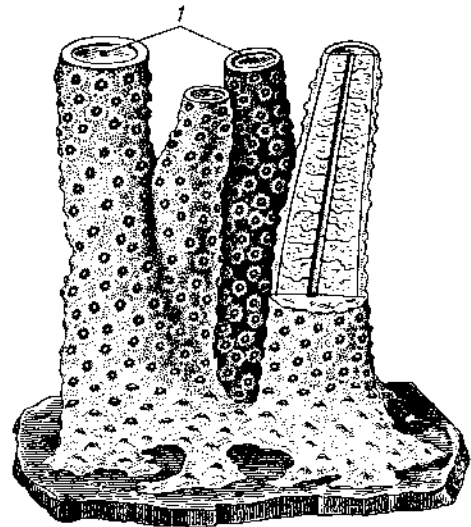


Рис. 83. Колония роговой губки *Aplysina aerophola* с четырьмя оскулулами — 1 (по Пфуртшенглеру)

вольно значительным (до 14%) содержанием иода. Он формируется несколько иначе, чем минеральный. Растущие волокна скелета окружены сплошным футляром из мелких клеток-скелетообразователей, так что образование волокон идет не внутриклеточно (как в случае игл), а межклеточно (рис. 82). Электронно-микроскопические исследования показали, что тяжи спонгина слагаются из тончайших субмикроскопических фибрилл, обладающих поперечной исчерченностью (как коллагеновые волокна в соединительной ткани высших животных).

Наконец, имеются губки, совершенно лишённые скелета. Бесскелетные губки очень мелкие — свидетельство опорного значения скелета, без которого губки не могут разрастаться.

Размножение и развитие. Губки размножаются бесполым и половым способами. Бесполое размножение носит характер почкования. На поверхности губки появляется бугор, в который продолжают все слои тела и парагастральная полость. Этот бугор постепенно растет, на конце его прорывается новый оскулум.

Полное отделение почки происходит сравнительно редко, обычно дочерние особи сохраняют связь с материнской — возникает колония (рис. 83). Границы между отдельными особями могут сглаживаться, так что вся колония сливается в общую массу. В таких колониях о числе слившихся особей можно судить по числу оскулумов.

Особый способ внутреннего почкования существует у пресноводной губки бадяги. Летом бадяга размножается обыкновенным почкованием

и половым путем. Но к осени в мезоглее бадяги наблюдается образование амeboидными клетками особых шаровидных скоплений — геммул (рис. 84). Геммула, или внутренняя почка, представляет многоклеточную массу, окруженную оболочкой из двух роговых слоев, между которыми имеется прослойка воздуха с мелкими кремнеземными иглами, поставленными перпендикулярно к поверхности геммулы. Зимой тело бадяги умирает и распадается, а геммулы падают на дно и, защищенные своей оболочкой, сохраняются до следующей весны. Тогда содержащаяся внутри геммулы клеточная масса выползает наружу, прикрепляется ко дну и развивается в новую губку.

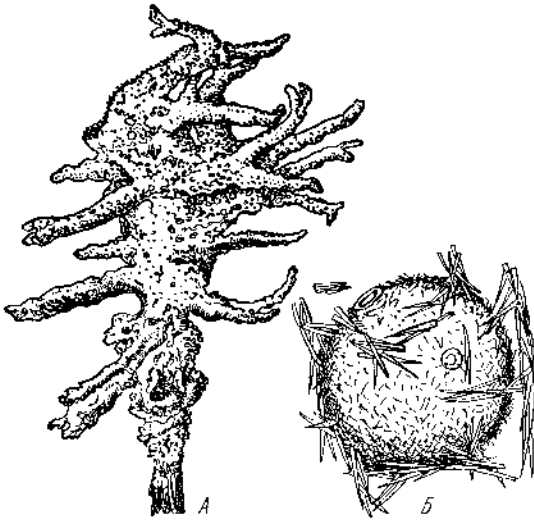


Рис. 84. Пресноводная губка бадяга *Spongilla* (по Ревову). А — общий вид губки в естественную величину; Б — отделившаяся геммула (увеличено)

Большая часть губок (в том числе все известковые губки) гермафродиты, часть видов раздельнополая. Половые клетки их происходят из амeboидных клеток (археоцитов), ползающих в мезоглее под энтодермой жгутиковых камер. Живчики выходят в полость канальной системы, выводятся через оскулум, проникают в другие особи губок, имеющие зрелые яйца, и оплодотворяют последние. Начальные стадии развития яйца протекают внутри материнского организ-

ма. Живчики выводятся через оскулум, проникают в другие особи губок, имеющие зрелые яйца, и оплодотворяют последние. Начальные стадии развития яйца протекают внутри материнского организ-

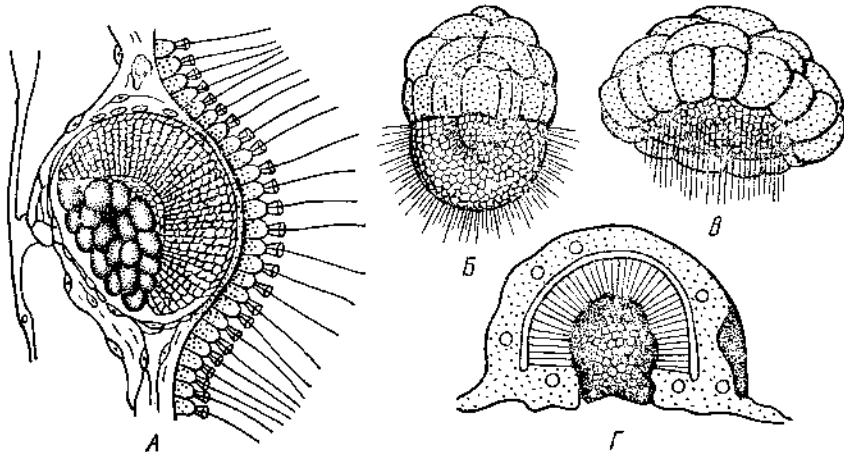


Рис. 85. Развитие известковой губки *Sycon raphanus* (по Шульце). А — зygот (псевдогастрала) в теле материнской особи, крупные клетки выпятились внутрь полости бластоцеля; Б — свободноплавающая амфибластула, крупные клетки вновь выпятились; В — втягивание мелких клеток, несущих жгутики (гастрюляция); Г — прикрепление и начало метаморфоза личинки

ма. У части известковых губок развитие протекает следующим образом. Яйцо большей частью испытывает полное и сначала равномерное дробление, давая последовательно начало 8 бластомерам, лежащим венчиком в одной плоскости. Далее экваториальной бороздой зародыш делится на 8 мелких верхних и 8 более крупных нижних клеток. При дальнейшем развитии мелкие бластомеры делятся быстрее крупных. Получается полый однослойный шар — бластула, у которой верхняя половина состоит из мелких цилиндрических, снабженных жгутиками клеток микромеров, а нижняя — из крупных зернистых макромеров. Вследствие различия бластомеров на полюсах бластула губок называется амфибластулой (рис. 85). Еще находясь в теле материнского организма, амфибластула претерпевает своеобразное изменение. Ее крупноклеточная половина начинает впячиваться в мелкоклеточную, но процесс вскоре останавливается, крупные клетки выпячиваются обратно и личинка возвращается к состоянию амфибластулы. Последняя через систему каналов выходит из тела губки и через некоторое время личинка прикрепляется к субстрату тем полюсом, на котором расположены мелкие, песущие жгутики клетки. Одновременно эти клетки впячиваются внутрь бластулы и оказываются лежащими внутри зародыша, который становится на этой стадии двухслойным (рис. 85). Более крупные клетки амфибластулы образуют наружный слой. В дальнейшем внутренний слой жгутиковых клеток образует клетки жгутиковых камер губок, а наружные клетки — дермальный слой, мезоглею и все ее клеточные элементы.

У большинства других животных, в эмбриональном развитии которых имеется бластула, слагающаяся из клеток различной величины (аналогично амфибластуле губок), более крупные клетки так называемого вегетативного полюса обычно дают начало энтодерме, мелкие же клетки анимального полюса — эктодерме. У губок обратные отношения. Кроме того, у губок дважды происходит впячивание полюсов бластулы внутрь.

Существенный вопрос развития губок — установление момента гастрюляции. Одни ученые не придают значения первому переходящему впячиванию амфибластулы и называют получающуюся при этом стадию ложной гастрюлой (псевдогастрюла), а настоящей гастрюляцией считают вторичное впячивание. Другие придерживаются обратной точки зрения и считают истинной гастрюляцией первое впячивание. Особенности эмбрионального развития губок дают основание ученым считать, что у губок первичная эктодерма (мелкие жгутиковые клетки) становится на место энтодермы, и обратно. По их мнению, у губок произошло извращение зародышевых пластов. На этом основании зоологи дают губкам название — животные, вывороченные наизнанку (Epnantiozoa).

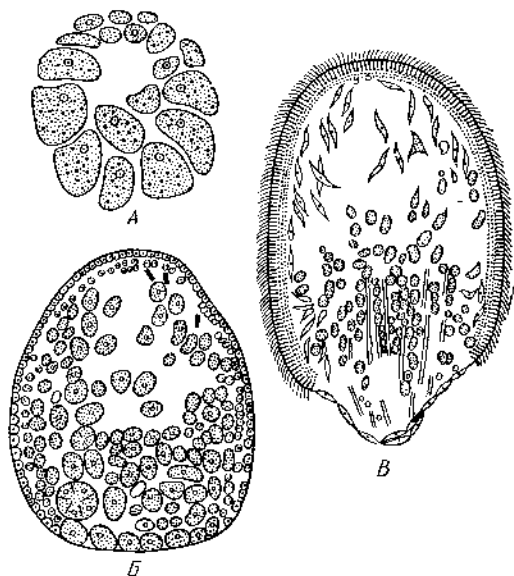


Рис. 86. Развитие *Myxilla*, идущее по типу кремневых и роговых губок (по Маасу). А — дробление яйца; Б — образование личинки; В — закладка элементов скелета (спикул) внутри параксимулы

У известковых губок и некоторых известковых эмбриональное развитие иное. У многих из них в результате дробления образуется бластула, стенки которой состоят из более или менее одинаковых клеток, снабженных жгутиками. В дальнейшем отдельные клетки стенки бластулы заползают в ее полость, которая постепенно заполняется рыхло расположенными клеточными элементами. На этой стадии личинка называется паренхимой (рис. 86). В дальнейшем паренхима садится на дно, ее поверхностные жгутиковые клетки погружаются внутрь и дают начало воротничковому эпителию. Клетки внутреннего пласта, напротив, выходят на поверхность и образуют покровный клеточный слой и мезоглею губки. Таким образом, извращение зародышевых пластов происходит и при этом типе развития.

Вопрос о причинах, вызывающих у губок извращение зародышевых пластов, во многом еще неясен. Одна из наиболее обоснованных гипотез была высказана В. Н. Беклемишевым, который связывает этот процесс с образом жизни губок на личиночной и взрослой стадиях. Жгутиковые клетки (кинетобласт) свободноплавающих бластул губок выполняют двигательную (кинетическую) функцию. Когда личинки садятся на субстрат, то двигательная функция кинетобласта сохраняется, но она переносится внутрь тела развивающейся губки и становится мерцательновододвижущей, вызывающей не передвижение организма в воде, а передвижение воды в организме. По мере погружения кинетобласта внутрь другие клеточные элементы, входившие в состав тела плавающей личинки, постепенно образуют наружный слой тела губки. Таким образом извращение зародышевых пластов оказывается обусловленным изменением образа жизни животного в ходе онтогенеза. Предполагается, что эти стадии рекапитулируют соответствующие этапы филогенеза.

Губки в высокой степени способны к регенерации. При удалении отдельных участков тела происходит их восстановление. Если губку растереть или даже протереть через сито, то образовавшаяся каша, состоящая из отдельных клеток и групп клеток, оказывается способной к восстановлению целого организма. При этом клетки, активно двигаясь, собираются вместе, а затем из клеточного скопления формируется маленькая губка. Процесс формирования целого организма из скопления соматических клеток называют соматическим эмбриогенезом.

Экология и практическое значение губок. Наибольшего видового разнообразия губки достигают в тропических и субтропических зонах Мирового океана, хотя и в арктических, и субарктических водах их встречается немало. Большинство губок — обитатели небольших глубин (до 500 м). Число глубоководных губок невелико, хотя их находили на дне самых глубоких абиссальных впадин (до 11 км). Губки поселяются преимущественно на каменистых грунтах, что связано со способом их питания. Большое количество иловых частиц забивает канальную систему губок и делает их существование невозможным. Лишь немногие виды живут

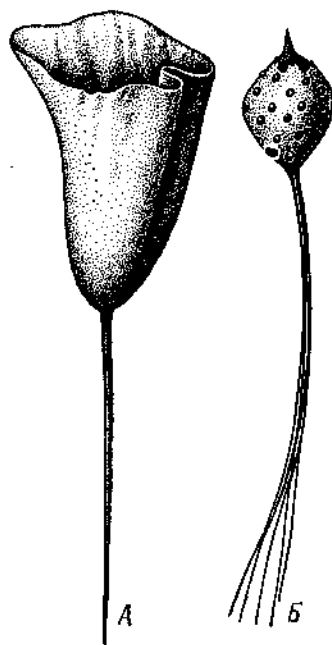


Рис. 87. Глубоководные губки гиалонемы (из Колтуна). А — *Hyalostylus dives*; Б — *Hyalonema elegans*

на илистых грунтах. В этих случаях у них обычно имеется одна или несколько гигантских спикул, которые втыкаются в ил и приподнимают губку над его поверхностью (например, виды родов *Hyalostylus*, *Hyalopeta*) (рис. 87). Губки, обитающие в приливно-отливной зоне (на литорали), где они подвергаются действию прибоя, имеют вид наростов, подушечек, корочек и т. п. У большинства глубоководных губок скелет кремневый — прочный, но хрупкий, у мелководных губок — массивный или эластичный (роговые губки). Фильтруя через тело огромное количество воды, губки являются мощными биофильтраторами. Этим они способствуют очистке воды от механического и органического загрязнения.

Губки часто сожительствуют с другими организмами, причем в одних случаях это сожительство носит характер простого комменсализма (квартиранство), в других приобретает характер обоюдно полезного симбиоза. Так, колонии морских губок служат местом поселения большого числа разных организмов — кольчатых червей, ракообразных, змеехвосток (иглокожие) и др. В свою очередь, губки часто поселяются на других, в том числе подвижных, животных, например на панцире крабов, раковинах брюхоногих моллюсков и т. п. Для некоторых, в особенности пресноводных губок, характерен внутриклеточный симбиоз с одноклеточными зелеными водорослями (зоохлореллами), которые служат дополнительным источником кислорода. При избыточном развитии водоросли частично перевариваются клетками губки.

Своеобразную экологическую группу представляют сверлящие губки (род *Cliona*). Поселяясь на известковом субстрате (раковины моллюсков, колонии кораллов, известковые породы и т. п.), они образуют в нем ходы, открывающиеся наружу небольшими отверстиями (рис. 88). Через эти отверстия выступают тела губки, песушие оскулулы. Механизм действия сверлящих губок на субстрат еще неясен. В растворении известки, по-видимому, существенную роль играет выделяемая губкой углекислота.

Практическое значение губок невелико. В некоторых южных странах имеется промысел обладающих роговым скелетом туалетных губок, используемых для мытья и различных технических целей. Их ловят в Средиземном и Красном морях, Мексиканском заливе, Карибском море, Индийском океане, у берегов Австралии. Промысел стеклянных губок (преимущественно *Euplectella*), используемых в качестве украшений и сувениров, существует также у берегов Японии (см. рис. 87).

Классификация. Классификация типа губок базируется на составе и строении скелета. Различают три класса.

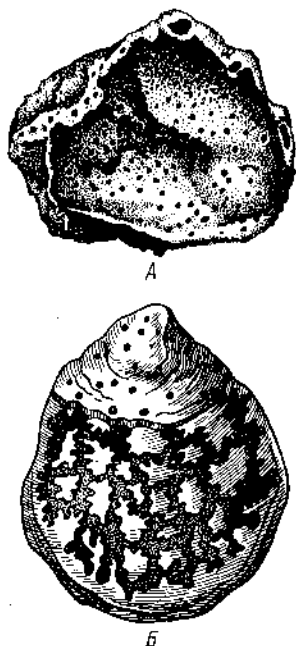


Рис. 88. Раковины устрицы, пораженные сверлящей губкой (из Колгуна). А — поверхность раковины с многочисленными отверстиями, просверленными губкой; Б — ходы и каналы, проделанные сверлящей губкой в толще раковины (верхний слой раковины удален)

КЛАСС I. ИЗВЕСТКОВЫЕ ГУБКИ (CALCAREA, ИЛИ CALCISPONGIA)

Скелет слагается из игл углекислой извести, которые могут быть четырехсосными, трехсосными или однососными. Исключительно морские, преимущественно мелководные небольшие губки. Они могут быть построены по асconoидному, сиконоидному или лейконоидному типу. Типичные представители — роды *Leucosolenia*, *Sycon*, *Leuconia* (см. рис. 76).

КЛАСС II. СТЕКЛЯННЫЕ ГУБКИ (HYALOSPONGIA)

Морские преимущественно глубоководные губки высотой до 50 см. Тело трубчатое, мешковидное, иногда в виде бокала. Почти исключительно одиночные формы сиконоидного типа. Кремневые иглы, слагаю-

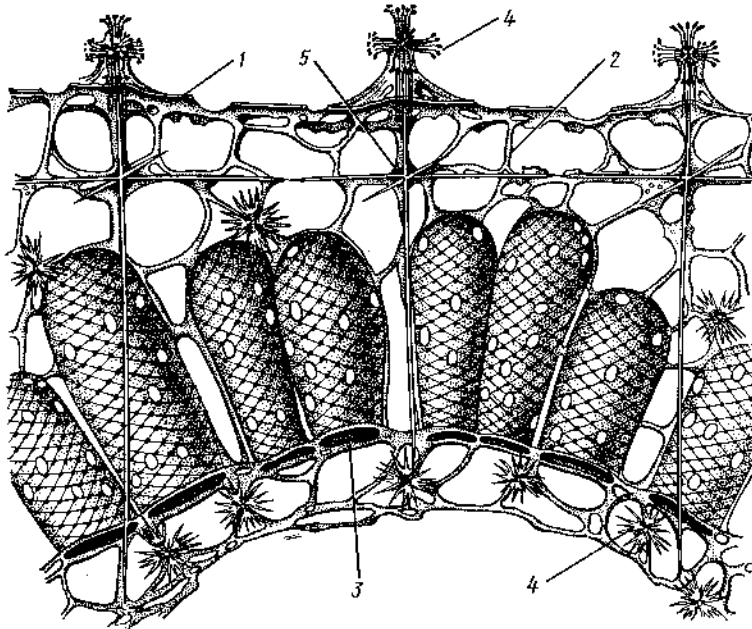


Рис. 89. Разрез через стенку тела стеклянной губки *Euplectella aspergillum* (по Шульце):

1 — поверхностный (дермальный) слой, 2 — синцитиальные перегородки в наружном слое тела, 3 — жгутиковые камеры, 4 — мелкие иглы (микросклеры), 5 — крупные иглы (макросклеры)

щие скелет, крайне разнообразны, в основе трехсосные. Часто спаиваются концами, образуя решетки разной сложности (рис. 89). Характерная черта стеклянных губок — слабое развитие мезоглеи и слияние клеточных элементов в синцитиальные структуры. Типичный род *Euplectella* (см. рис. 80). У некоторых видов этого рода тело цилиндрическое, до 1 м в высоту, иглы у основания, втыкающиеся в грунт, достигают 3 м длины.

КЛАСС III. ОБЫКНОВЕННЫЕ ГУБКИ (DEMOSPONGIA)

К этому классу принадлежит большинство современных губок. Скелет кремневый, спонгиновый или сочетание того и другого. Сюда относится отряд четырехлучевых губок (*Tetrahoxia*), скелет которых слагает-

ся четырехсосными иглами с примесью одноосных. Характерные представители: шаровидные крупные геодии (*Geodia*), ярко окрашенные оранжево-красные морские апельсины (*Tethya*), комковидные яркие пробковые губки (сем. *Suberitidae*), сверлящие губки (сем. *Clionidae*) и многие другие (см. рис. 88). Второй отряд класса *Demospongia* — кремнеперговые губки (*Cornacuspongia*). В состав скелета входит спонгин как единственный компонент скелета или в разных соотношениях с кремневыми иглами. Сюда принадлежат туалетные губки, многочисленные представители пресноводных губок — бадяг из сем. *Spongillidae* (см. рис. 84), эндемичные байкальские губки сем. *Lubomirskiidae*.

Филогения типа *Spongia*

В организации губок много признаков большой примитивности: отсутствие настоящих дифференцированных тканей и органов, чрезвычайная пластичность клеточных элементов, отсутствие резко выраженной индивидуальности в колониях — все это свидетельство того, что губки — просто устроенные представители многоклеточных.

Если принять теорию Мечникова о происхождении многоклеточных (с. 93), то легко видеть, что личинка, свойственная большинству губок, — паренхимула (см. рис. 86), по строению почти полностью соответствует гипотетической мечниковской фагоцителле. У нее имеется поверхностный, эктодермальный слой жгутиковых клеток и внутренний рыхлый слой клеток — энтодерма. Можно предположить, что фагоцителла перешла к сидячему образу жизни и таким путем дала начало типу губок. При этом, как уже отмечалось (с. 109), судьба клеточных слоев фагоцителлы у губок оказалась иной, чем у прочих многоклеточных («извращение» зародышевых листков): наружный эктодермальный слой жгутиковых клеток у губок дал начало пищеварительному слою хоаноцитов, который вместе с тем осуществляет киветическую мерцательную вододвижущую функцию; внутренние энтодермальные клетки зародыша, которые у других групп животных дают начало энтодермальной кишке, у губок превращаются в клетки поверхности тела (дермальные) и в клеточные элементы мезоглеи. Все эти факты говорят о том, что отделение губок от ствола многоклеточных произошло очень рано, еще до того, как определилась окончательная судьба двух основных клеточных пластов тела. Некоторые зоологи считают, что губки произошли от колониальных воротничковых жгутиконосцев независимо от прочих многоклеточных. Другие полагают, что многоклеточные происходят общим стволом, от которого очень рано отделились губки. Второй взгляд представляется более обоснованным потому, что личинка — паренхимула губок — сходна с планулой кишечнотелостных. Это говорит об общности их происхождения.

Губки — очень древние организмы. Их ископаемые остатки многочисленны в кембрийских морских отложениях. Встречаются они и в протерозойских породах.

РАЗДЕЛ ЛУЧИСТЫЕ (RADIATA)

ТИП КИШЕЧНОПОЛОСТНЫЕ (COELENTERATA, ИЛИ CNIDARIA)

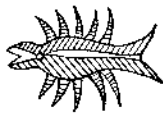
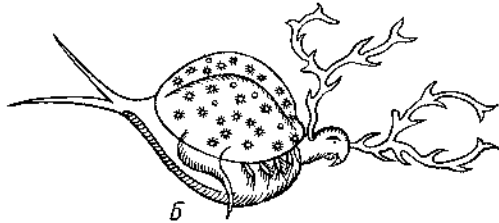
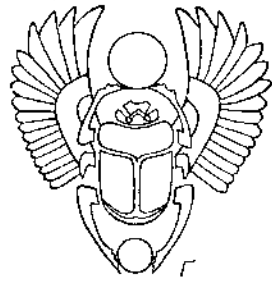
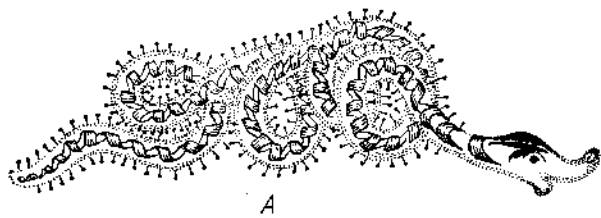
Кишечнополостные ведут исключительно водный и в большинстве случаев морской образ жизни. Одни из них свободно плавают, другие, не менее многочисленные формы — сидячие и прикрепленные ко дну животные. К Coelenterata относится около 9000 видов.

Строение кишечнополостных характеризуется радиальной, или лучистой, симметрией. В теле их можно различить одну главную продольную ось, вокруг которой в радиальном (лучистом) порядке расположены различные органы. От числа повторяющихся органов зависит порядок радиальной симметрии. Так, если вокруг продольной оси располагается 4 одинаковых органа, то радиальная симметрия в этом случае называется четырехлучевой. Если таких органов шесть, то и порядок симметрии будет шестилучевым, и т. д. Ввиду подобного расположения органов через тело кишечнополостных можно всегда провести несколько (2, 4, 6, 8 и более) плоскостей симметрии, т. е. плоскостей, которыми тело делится на две половины, зеркально отображающие одна другую. В этом отношении кишечнополостные резко отличаются от двустороннесимметричных, или билатеральных, животных (Bilateria), у которых всего одна плоскость симметрии, делящая тело на две зеркально подобные половины: правую и левую.

Радиальная симметрия встречается у нескольких далеко друг от друга стоящих групп животных, которые, однако, имеют общую биологическую черту. Все они или ведут в настоящее время сидячий образ жизни, или вели его в прошлом, т. е. происходят от прикрепленных животных. Отсюда можно сделать вывод, что сидячий образ жизни способствует развитию лучистой симметрии.

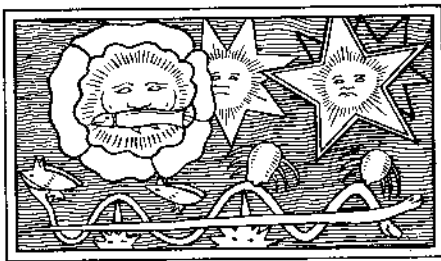
Биологически это правило объясняется тем, что у сидячих животных один полюс служит обычно для прикрепления, другой, свободный, несет на себе рот. Свободный ротовой полюс животного по отношению к окружающим предметам (в смысле возможности захвата пищи, осязания и т. п.) поставлен со всех сторон в совершенно одинаковые условия, вследствие чего многие органы и получают одинаковое развитие на разных пунктах тела, расположенных вокруг главной оси, проходящей через рот до противоположного ему прикрепленного полюса; результатом этого является выработка лучистой симметрии. Совсем иначе дело обстоит у ползающих животных.

Кишечнополостные — двухслойные животные (Diploblastica): в онтогенезе у них формируются только два зародышевых листка — экто-



B

D



E

Рис. 90. Старинные изображения различных Eumetazoa. А — пресноводный малощетинковый червь в изображении Розель фон Розенгофа (1775); Б — водяная блоха — дафния (из Франсэ), фантастически парисована голова с птичьим клювом, глазом и бровью; В — ракообразные, слева — изображение краба на древней греческой монете, форма тела и конечности животного переданы необычайно правдиво; справа — изображение морского таракана (рачок из отр. Isopoda по Себастьяну Мюнстеру, 1550), рисунок обнаруживает полное незнание автором изображаемого животного; Г — древнеегипетский рисунок жука-скарабея, следует отметить совершенно неправильное изображение «крыльев», напоминающих крылья птиц; Д — изображение осьминога на критской вазе (около 1500 лет до н. э.), рисунок поражает живостью передачи и значительной точностью, если не считать раздвоенности конца тела; Е — морские звезды (Олаф Магнус, середина XVI в.), интересен антропоморфизм рисунка (человеческие глаза, нос и рот) и совершенно неправильная ориентировка животных (рот вверх, а не книзу)

эктодерма, отчетливо выраженные и у взрослого животного. Эктодерма и энтодерма разделены прослойкой мезоглеи.

В наиболее простом случае тело кишечнополостных имеет вид открытого на одном конце мешка. В полости мешка, выстланной энтодермой, происходит переваривание пищи, а отверстие служит ртом. Последний обычно окружен несколькими или одним вепчиком щупалец, захватывающих пищу. Непереваренные остатки пищи удаляются из тела через ротовое отверстие. По строению наиболее просто организованные из кишечнополостных могут быть сведены к типичной гастреле.

В зависимости от образа жизни эта схема строения может несколько изменяться. Наиболее близки к ней сидячие формы, которым дано общее наименование — полипы: свободноплавающие кишечнополостные испытывают обычно сильное уплощение тела по направлению главной оси — это медузы. Деление на полипов и медуз не систематическое, а чисто морфологическое; иногда один и тот же вид кишечнополостных на различных стадиях жизненного цикла имеет строение то полипа, то медузы. В медузоидном состоянии кишечнополостные, как правило, одиночные животные. Напротив, полипы лишь в редких случаях бывают одиночными. Громадное большинство их, начиная жизнь как одиночный полип, образует затем посредством почкования, не доходящего до конца, колонии, состоящие из сотен и тысяч особей. Колонии состоят из вполне одинаковых особей (моморфные колонии) или же из особей, имеющих различное строение и выполняющих различные функции (полиморфные колонии).

Характернейшая черта типа — наличие стрекательных клеток. Движение осуществляется путем мускульных сокращений. Тип распадается на классы: Hydrozoa (гидрозои); Scyphozoa (сцифоидные медузы); Anthozoa (коралловые полипы).

КЛАСС I. ГИДРОЗОИ (HYDROZOA)

Низший класс, состоящий большей частью из мелких форм, содержит полипов и медуз (2700 видов). В отличие от сцифомедуз и коралловых полипов полипы и медузы, принадлежащие к Hydrozoa, называются гидроидными.

ПОДКЛАСС I. ГИДРОИДНЫЕ (HYDROIDEA)

Строение гидры (Hydra). На примере гидры можно ознакомиться со строением гидроидных полипов. Гидра — один из наиболее просто устроенных полипов. Это маленький (около 1 см) пресноводный полип, часто встречающийся в озерах и прудах. Тело гидры в виде продолговатого мешочка, прикрепляется к субстрату своим основанием, или подошвой; на свободном конце тела на особом возвышении — ротовом конусе лежит рот, окруженный вепчиком из 6–12 щупалец (рис. 91, А). Вся поверхность тела, вплоть до краев ротового отверстия, покрыта эктодермой, состоящей из нескольких сортов клеток. Большая часть ее образована цилиндрическими или кубическими эпителиальными клетками, основание которых, обращенное к мезоглее, вытягивается по направлению кверху и книзу (по продольной оси животного) в длинный отросток, лежащий параллельно поверхности тела (рис. 91, В). Цитоплазма отростка дифференцируется в виде тончайших сократительных волокошек; отросток имеет значение мускульного. Цилиндрическая часть клетки входит в состав покровного однослойного эпителия. Эти клетки называются эпителиально-мускульными. Совокупность отростков всех таких

клеток образует в основании эпителия слой мускульных образований, совпадающих с продольной осью тела. При их одновременном сокращении тело полипа сильно укорачивается.

Между основаниями более крупных эпителиально-мускульных клеток располагаются мелкие промежуточные (интерстициальные) клетки. За их счет формируются половые и стрекательные клетки. Непосредственно под эпителием рассеяны нервные клетки звездчатой формы, которые своими отростками сообщаются между собой и образуют субэпителиальное первичное сплетение. Таким образом, нервная система гидры стоит на самой низкой ступени развития, имеет рассеянный, диффузный характер (рис. 92). Впрочем, даже у гидры отмечаются два сгущения нервного сплетения — вокруг рта и на подошве.

Характерная черта кишечнополостных — присутствие в покровах стрекательных клеток (рис. 93, А, Б). Они развиваются из промежуточных клеток и содержат особую овальную стрекательную капсулу с плотными стенками. Капсула наполнена жидкостью, а на одном конце капсулы стенка ее впячена внутрь в виде очень тонкого, но полого отростка, который закручивается в капсуле в спирально завитую стрекательную нить. Стрекательные клетки служат гидре орудием нападения и защиты.

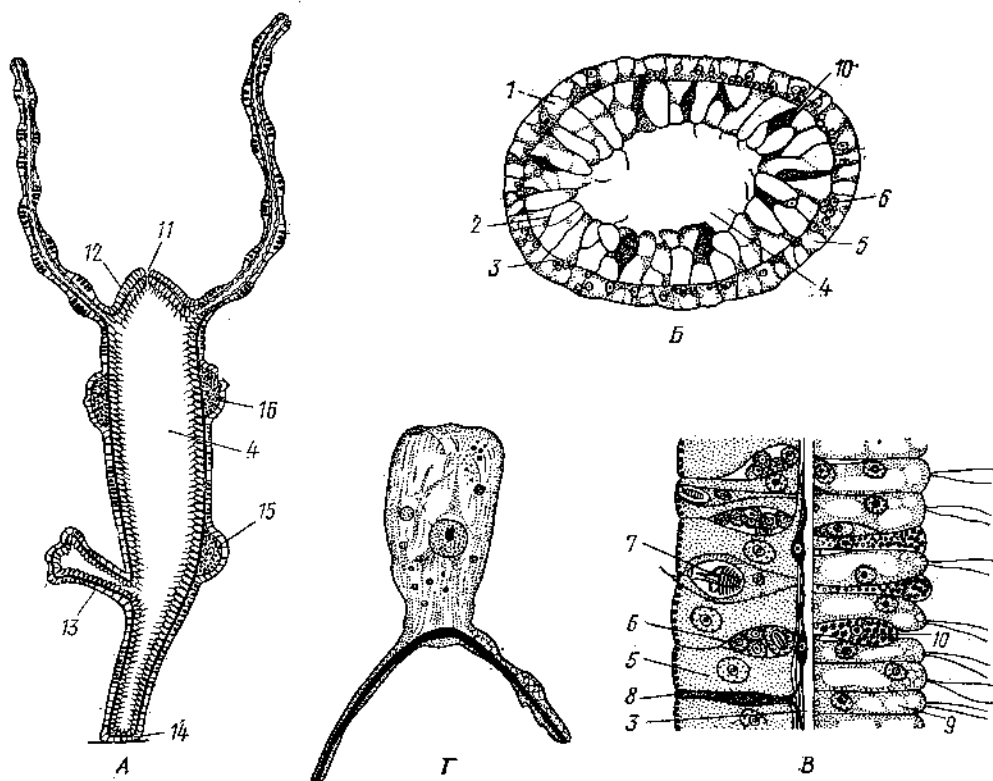


Рис. 91. Гидра *Hydra oligactis*. А — продольный разрез; Б — поперечный разрез; В — участок среза при большом увеличении; Г — эктодермальная эпителиально-мускульная клетка (А — из Бриана, Б — по Полянскому, В — по Кестнеру, Г — по Роскину):

1 — эктодерма, 2 — энтодерма, 3 — базальная мембрана, 4 — гастральная полость, 5 — эктодермальные эпителиально-мускульные клетки, 6 — интерстициальные клетки, 7 — стрекательные клетки, 8 — нервные клетки, 9 — эпителиально-мускульные клетки, 10 — железистые клетки, 11 — ротовое отверстие, 12 — ротовой конус, 13 — почка, 14 — подошва, 15 — яйцеклетка, 16 — мужские гонады

На наружной поверхности клетки имеется тонкий чувствительный волосок — книдоциль. Изучение стрекательных клеток с помощью электронного микроскопа показало значительную сложность строения книдоциля (рис. 93, В). Он состоит из длинного жгутика, окруженного 18—22 тонкими пальцевидными выростами цитоплазмы — микроворсинками. По

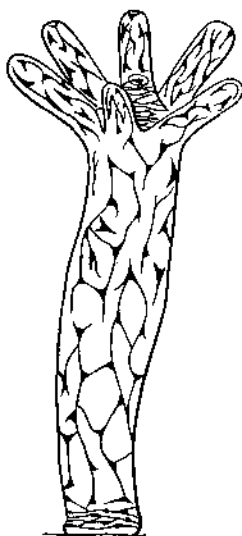


Рис. 92. Схема расположения нервных клеток в теле гидры (по Гессе)

строению жгутик книдоциль очень сходен со жгутиками и ресничками простейших, но в отличие от них неподвижен. При прикосновении добычи или врага к жгутику последний отклоняется и задевает одну или несколько микроворсинок, что приводит к возбуждению стрекательной клетки. При этом стрекательная капсула выбрасывает выворачивающуюся из нее наружу упругую нить, которая распрямляется, как стрела. Нить наподобие гарпуна усажена обращенными назад шипиками, а в основании несет более крупные шипы. Уколы нити ядовиты и могут парализовать мелких животных. После выбрасывания нити стрекательная клетка погибает.

У гидры имеется несколько категорий капсул, функции которых различны. Рассмотренные крупные капсулы, служащие для пробивания покровов и поражения добычи, называются пенетрантами (рис. 93). Значительно более мелкие — вольвенты имеют короткие спирально закрученные нити, которые обвиваются вокруг различных выступов (щетинок, волосков и т. п.) на теле добычи и таким путем удерживают ее. Наконец, вытянутые стрекательные капсулы — глютинанты — приклеиваются к телу добычи длинными липкими нитями.

Энтодерма выстилает всю гастральную (пищеварительную) полость вплоть до краев рта. В состав энтодермы входит также несколько кате-

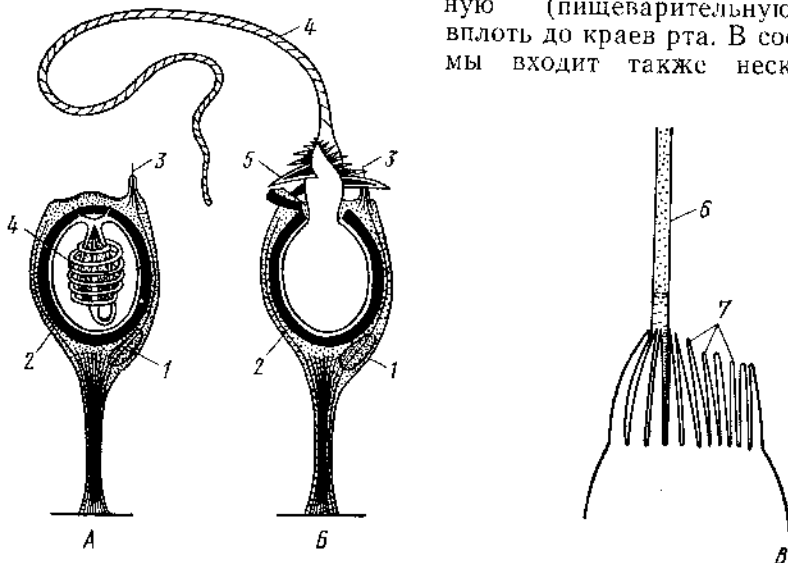


Рис. 93. Стрекательные клетки. А — в покоем состоянии; В — с выброшенной стрекательной нитью (по Кюну); В — строение книдоциля (по Слаутербаку):

1 — ядро, 2 — стрекательная капсула, 3 — книдоциль, 4 — стрекательная нить с шипиками, 5 — шипы, 6 — жгутик, 7 — микроворсинки

горий клеток (см. рис. 91, В). Основу ее составляют эпителиально-мускульные пищеварительные клетки, кроме них имеются особые железистые клетки. Мускульные отростки энтодермальных эпителиально-мускульных клеток расположены поперечно по отношению к продольной оси тела. При сокращении их тело гидры суживается, становится тоньше, т. е. они антагонисты эктодермальных эпителиально-мускульных клеток.

Эпителиальная часть энтодермальных клеток, направленная в сторону пищеварительной полости, несет 1—3 жгута и способна образовывать псевдоподии, которыми захватываются мелкие пищевые частицы. Таким образом, у кишечнополостных, как и у губок, имеет место внутриклеточное переваривание пищи — признак примитивной организации. Однако наряду с этим железистые клетки энтодермы выделяют пищеварительные соки непосредственно в гастральную полость, где также происходят процессы пищеварения, т. е. у гидры сочтаются внутриклеточное и полостное пищеварение. Гидра питается различными мелкими животными, преимущественно рачками (дафнии, циклопы).

Мезоглея у гидры и других гидроидных полипов в виде тонкой бесструктурной пластинки — базальной мембраны, залегающей между эктодермой и энтодермой.

Размножение и развитие. Гидры размножаются бесполым и половым путями. Бесполое размножение состоит в почковании. Приблизительно на уровне середины тела гидры имеется так называемый пояс почкования. Здесь время от времени образуется бугор (почка), вырастающий и образующий на вершине новый рот и зачатки шупалец. Почка у основания перешнуровывается, падает на дно и переходит к самостоятельной жизни. Иногда почкование идет так энергично, что еще до отрывания первой почки на гидре успевают образоваться две-три другие (рис. 94).

Половым способом гидра начинает размножаться с приближением холодов. Гидры раздельнополы, по встречаются и гермафродитные виды, причем половые клетки их происходят из эктодермы, что характерно для всех Hydrozoa. Некоторые интерстициальные клетки эктодермы или непосредственно превращаются в яйца, или же многократным делением

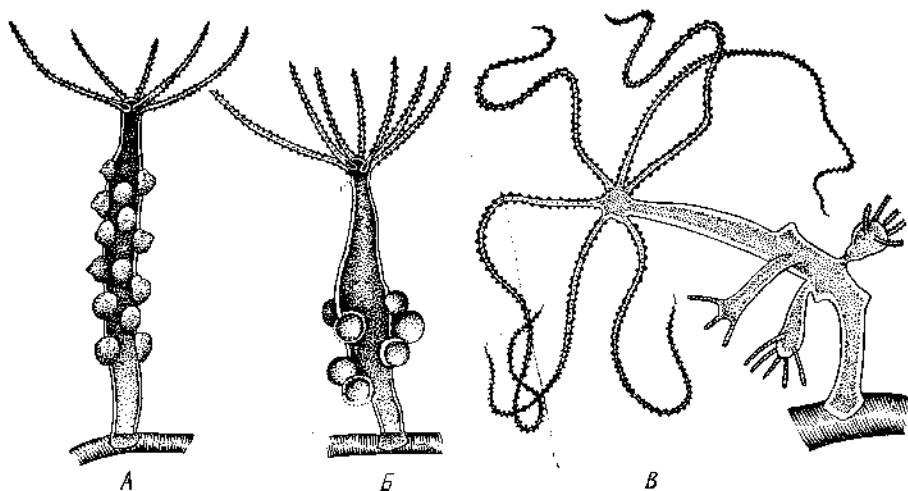


Рис. 94. *Hydra oligactis* при небольшом увеличении. А — с мужскими гонадами; Б — с женскими гонадами; В — почкующаяся гидра (по Полянскому)

дают скопления живчиков (сперматозоидов). В этих местах на теле гидры эктодерма вздувается в виде бугорков. Яйца располагаются ближе к основанию гидры, а бугорки со сперматозоидами (мужские гонады) — к ротовому полюсу. Яйцо оплодотворяется в теле матери еще осенью и окружается плотной оболочкой, потом гидра погибает, а яйца остаются в покоящемся состоянии до весны, когда из них развиваются новые гидры.

Морские гидроидные полипы. Лишь очень немногие гидроидные полипы наподобие гидры ведут одиночный образ жизни. Большинство образует колонии, состоящие из множества особей (рис. 95). Формирование колоний становится легко понятным из сравнения с гидрой. Представим себе, что почки, образовавшиеся на теле гидры, не отрываются от нее, а остаются с ней в постоянной связи и сами начинают почковаться, не отделяя от себя образующихся дочерних полипов. Получается комплекс особей, сидящих как бы на общем стволе и его побочных ветвях.

Колония чаще всего имеет вид деревца или кустика. Основание общего ствола колонии обыкновенно дает стелющиеся по субстрату отростки, похожие на корни растений и служащие для прикрепления колонии. Ствол ветвится, на ветвях сидят отдельные особи колонии — гидранты;

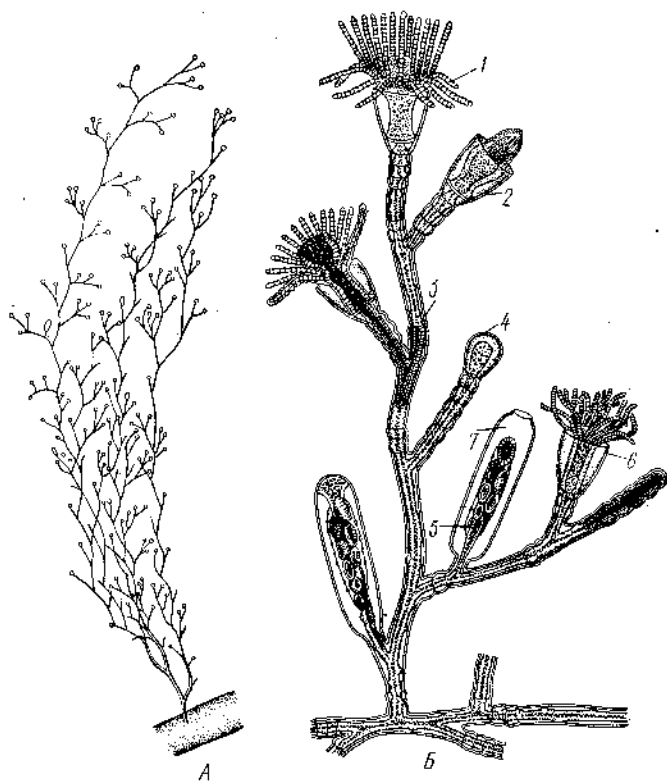


Рис. 95. Гидроид *Obelia*. А — колония (слегка увеличено); В — отдельная веточка колонии (несколько схематизировано, часть особей колонии изображена в разрезе) (по Абрикосову):

1 — гидрант в расправленном состоянии, 2 — сократившийся гидрант, 3 — тека, 4 — почка, 5 — бластостиль с развивающимися медузами, 6 — гидротека, 7 — гонотека (участок тека, одевающий бластостиль)

каждая особь соответствует как бы одной почке гидры и напоминает гидру. Гистология гидранта в общем отвечает таковой гидры, но гастральная полость гидрантов продолжается в полость, или канал, проходящий через весь ствол и ветви колонии. Таким образом, гастральные полости всех гидрантов сообщаются между собой, так что пища, захваченная отдельными гидрантами, может затем в переработанном виде распределяться по всей колонии. Эктодермальный эпителий ствола выделяет на поверхности особую

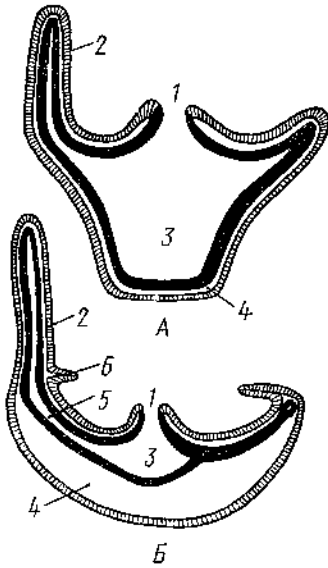


Рис. 96. Сравнение строения гидроидного полипа (А) и гидроидной медузы (Б), перепернутой ротовым отверстием кверху (по Холодковскому):

1 — рот, 2 — щупальца, 3 — гастральная полость, 4 — мезентерия, 5 — радиальный канал, 6 — парус

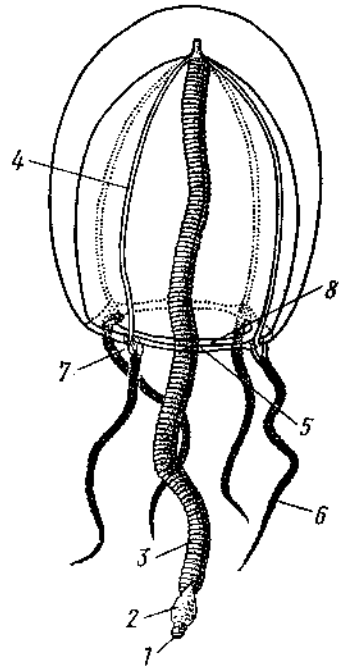


Рис. 97. Гидроидная медуза *Sarsia* (рис. А. Наумова):

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

органическую оболочку — теку, которая придаст ему большую устойчивость. Тека доходит до основания гидрантов (подотряд *Athecata*), а иногда продолжается и на них самих (подотряд *Thecaphora*) в виде защитного колпачка, или гидротеки.

Размножение морских гидроидных полипов, образование и строение медуз. Сами полипы способны лишь к бесполому размножению почкованием, в гидрантах половые железы не образуются. Они формируются лишь в специальных, возникающих на колонии тоже путем почкования половых особях, медузах, переходящих к свободноплавающему образу жизни.

Сначала на известных местах стебля колонии появляется вырост, напоминающий зачаток гидранта. Этот вырост сильно вытягивается и превращается в полый столбик, видоизмененный полип — бластостиль, по бокам которого выпочковываются зачатки медуз. Каждый зачаток постепенно превращается в молодую медузу, которая отрывается от бластостиля и уплывает. Медузка растет, развивает в себе половые клетки и

пристывает к половому размножению. Иногда медузы выплываются подиночке, без бластостила.

Медузы, за исключением некоторых отклонений в организации пищеварительной системы, построены по той же схеме, что и полипы, но часто сильно сплюснены в плоскости, перпендикулярной к главной оси тела (рис. 96).

Медуза имеет вид колокола или зонтика; наружная выпуклая сторона называется эксумбреллой, внутренняя вогнутая — субумбреллой (рис. 97). Посредине последней выдается более или менее длинный ротовой стебелек со ртом на свободном конце. Рот ведет в пищеварительную, или гастральную, полость, состоящую из центрального желудка и расходящихся от него к краям зонтика радиальных каналов в числе, равном четырем или кратном четырем, и соединенных в толще мезоглеи сплошной энтодермальной пластинкой. На краю зонтика все радиальные каналы сообщаются между собой посредством кольцевого канала. Желудок и каналы в совокупности образуют гастроваскулярную (т. е. кишечносудистую) систему. По свободному краю зонтика прикреплен тонкая кольцевидная мускулистая перепонка, суживающая вход в полость колокола. Она называется парусом и является характерной особенностью гидроидных медуз, отличающей их от медуз, принадлежащих к Scyphozoa. Парус играет важную роль при движении медуз. На краю зонтика расположены, кроме того, щупальца. Они, подобно радиальным каналам, имеются в определенном числе, чаще всего кратном четырем.

Вследствие правильного расположения радиальных каналов и щупалец лучистая симметрия медуз ярко выражена.

Тело медуз характеризуется сильным развитием мезоглеи, которая очень утолщается и содержит большое количество воды, приобретая студенистый желобчатый вид. Благодаря этому все тело медуз почти стекловидно и прозрачно. Прозрачность, свойственная очень многим планктонным животным, рассматривается как особый род окрасительственной окраски, укрывающей животное от врагов.

Нервная система медуз устроена значительно сложнее, чем у полипов. У медуз кроме общего подкожного нервного сплетения по краю зонтика наблюдаются скопления ганглиозных клеток, которые вместе с отростками образуют сплошное нервное кольцо. От него иннервируются мышечные волокна паруса, а также особые органы чувств, расположенные по краю зонтика. У одних гидроидных медуз эти органы имеют вид

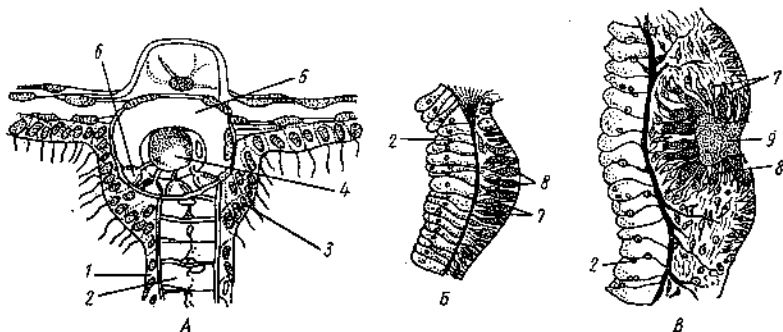


Рис. 98. Органы чувств гидромедуз. А — основание щупальца и орган равновесия медузы *Obeia* (по О. и Р. Гертвигам); Б — глазное пятно медузы (из Хайман); В — глаз медузы (по Линко):

1 — эктодерма щупальца, 2 — энтодерма, 3 — основание щупальца, 4 — статолит, 5 — полость статолита, 6 — чувствительные клетки, 7 — ретикулярные клетки, 8 — пигментные клетки, 9 — хрусталик

глазков, у других — так называемыхстатоцистов, или органов равновесия (рис. 97, 98).

Глаза медуз в наиболее примитивном виде устроены по типу простых глазных пятен. У основания некоторых щупалец имеется небольшой участок эктодермального эпителия, состоящий из клеток двух родов. Одни из них высокие — чувствительные, или ретинальные, клетки; другие содержат многочисленные бурые или черные зерна пигмента и чередуются с чувствительными клетками, совокупность которых отвечает сетчатке глаза высших животных. Присутствие пигмента вообще характерно для органов зрения во всем животном царстве.

Несколько более сложно устроены глазные ямки, где пигментированный участок эпителия лежит на дне небольшого впячивания покрова. Подобный уход глаза с поверхности тела вглубь предохраняет его от различных чисто механических раздражений, например трения о воду, прикосновения посторонних предметов и т. п. Кроме того, впячивание глаза ведет к увеличению поверхности светочувствительного слоя и количества ретинальных клеток. Наконец, у некоторых медуз полость глазной ямки заполняется прозрачным выделением эктодермы, получающим вид лучепреломляющей чечевицы (линзы). Таким путем возникает хрусталик, концентрирующий световые лучи на сетчатке глаза.

Органы равновесия могут быть устроены различно: в виде чувствительных щупалец, но чаще всего в виде глубоких эпителиальных ямок, которые могут отщуриваться от поверхности тела и превращаться в замкнутые пузырьки, илистатоцисты (рис. 98). Пузырек выстлан чувствительным эктодермальным эпителием и заполнен жидкостью. Одна из клеток пузырька впячивается внутрь него в виде вздутой на конце булавки, внутри которой выделяется одна или несколько конкреций углекислой извести. Это статолиты, или слуховые камешки, и они столь же характерны для органов чувства равновесия, как пигмент для органов зрения. Чувствительные клетки пузырька снабжены каждая длинным чувствительным волоском, направленным к находящейся в центре его булавке. Строение волоска сходно со строением книдоциля стрекательных клеток. По функциистатоцисты медуз более или менее отвечают функции полукружных каналов уха человека. Новейшие электронно-микроскопические исследования показали, что волоски чувствительных клеток встатоцистах медуз построены по одному типу с чувствительными волосками рецепторных органов более высоко организованных животных вплоть до позвоночных.

В последнее времястатоцисты медуз считают не только органами равновесия, но и приспособлениями, стимулирующими сократительные движения краев зонтика: если вырезать у медузы всестатоцисты, то она перестанет двигаться.

Медузы раздельнополы. Половые железы (гонады) располагаются у них на нижней стороне зонтика, под радиальными каналами или на ротовом стебельке, и представляют собой кучки половых клеток, лежащих между эктодермой и мезоглеей.

Медузы плавают в толще воды, частью перепосимые морскими течениями, частью двигаясь активно при помощи действия мышечных волокон, имеющих по краю зонтика и в парусе. Одновременным сокращением зонтика и паруса и их последующим расслаблением вода, которая находится в вогнутости зонтика, то выталкивается из него, то пассивно вновь его заполняет. При выталкивании воды животное получает обратный толчок и движется выпуклой стороной зонтика вперед. Вследствие чередования сокращений и расслаблений зонтика и паруса движение медуз состоит из ряда прерывистых толчков.

Медузы — хищницы. Своими щупальцами они захватывают и убивают различных мелких животных, проглатывают их и переваривают в гастральной полости.

Половое размножение и развитие. Половые клетки после созревания выходят наружу через небольшие разрывы наружной стенки тела. Опло-

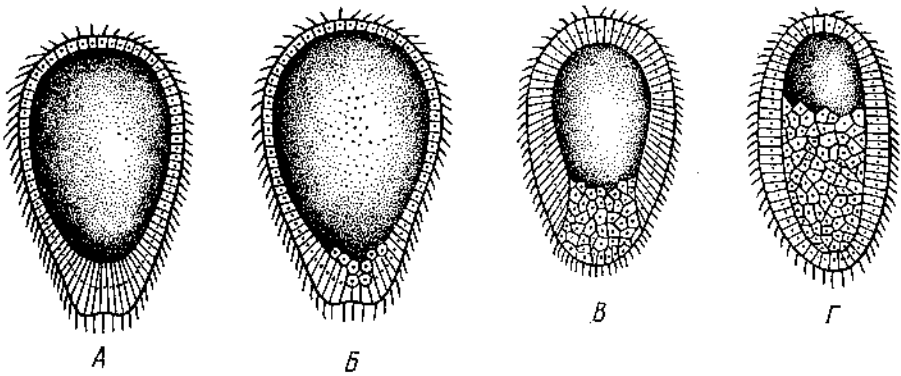


Рис. 99. Развитие медузы *Aequorea* (по Клаусу). Гастралляция происходит посредством иммиграции клеток бластулы (А) на вегетативном полюсе последней (Б, В), в результате получается двухслойная личинка планула (Г)

дотворение и все дальнейшее развитие яиц протскает вне материнского организма. Яйцо испытывает полное равномерное дробление, в результате которого формируется продолговатая бластула (рис. 99). Переход от бластулы к двухслойному состоянию — гастралляция — у громадного большинства кишечноротовых совершается не втягиванием одной половины бластулы в другую, а путем иммиграции. На заднем полюсе бластулы часть клеток стенки начинает поодиночке уходить внутрь личинки, т. е. в бластоцель. В конце концов полость заполняется сплошной массой однородных клеток, которые представляют зачаток энтодермы.

Развившаяся таким образом личинка — паренхимула — напоминает паренхимулу губок (с. 110). В дальнейшем часть энтодермальных клеток личинки дегенерирует и на их месте возникает небольшая полость — зачаток будущей гастральной полости. На этой стадии, характерной для кишечноротовых, личинка называется планулой (рис. 99).

Планула овальной формы, сплошь покрыта ресничками, при помощи которых она некоторое время свободно плавает, а потом опускается на дно и прикрепляет-

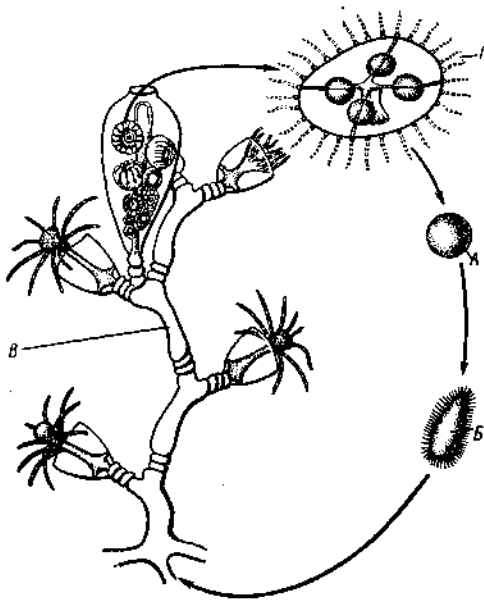


Рис. 100. Жизненный цикл гидроида *Obelia* (по Наумову). А — яйцо; Б — планула; В — колония полипов с бластостилем, на котором видны развивающиеся медузы; Г — отделяющаяся медуза

ся к нему слегка расширенным передним концом. В энтодерме осевой планулы формируется гастральная полость; на конце, противоположном месту прикрепления, прорывается отверстие, сообщающее эту полость с внешней средой, — ротовое отверстие, по краям последнего вырастает венчик щупалец и планула превращается в маленького полипа. Полип растет, почкуется и дает колонию гидроидных полипов.

Чередование поколений. Итак, жизнь гидроидных полипов состоит из правильного чередования двух поколений, различных по строению и способу размножения. Одно поколение, полипоидное, ведет сидячий образ жизни и размножается только бесполом способом, производя посредством почкования полипов и медуз. Медузы (второе поколение) отрываются от колоний полипов и переходят к свободному подвижному образу жизни. Они размножаются половым путем и снова дают начало поколению полипов. Такое чередование поколений, размножающихся различным способом, а именно половым и бесполом, называется метазенезом (рис. 100).

Большинство Hydroidea имеет типичное чередование поколений. У некоторых представителей, однако, наблюдается отклонение от намеченной схемы, сказывающееся в частичном подавлении одного из поколений, а именно медузоидного. Образующиеся на колонии медузы перестают отрываться от нее и, оставаясь на месте, т. е. на бластополе, развивают в себе половые клетки. Такие медузы, или медузоиды, отличаются недоразвитием рта, органов чувств и некоторых других органов. Подавление медузоидного поколения может идти еще дальше, причем медузы постепенно утрачивают характерную форму и превращаются в простые, пахитые половыми клетками мешки (гонофоры), сидящие на колонии полипов (рис. 101). Будучи сначала свободноподвижным самостоятельным поколением, медузы, таким образом, постепенно становятся как бы половыми органами колонии полипов: интересный пример изведения особи до степени простого органа.

Но иногда изменение в смене поколений идет, по-видимому, в обратном направлении, причем медузоидное поколение получает полное преобладание над полипоидным. По крайней мере, подобно тому как мы встречаем среди гидрозоев формы чисто полипоидные (гидра), не дающие никогда медуз, точно так же есть группа медуз (отр. Trachylida), которые в течение всего жизненного цикла остаются медузами. Они похожи на описанных раньше гидроидных медуз; планула этих медуз не

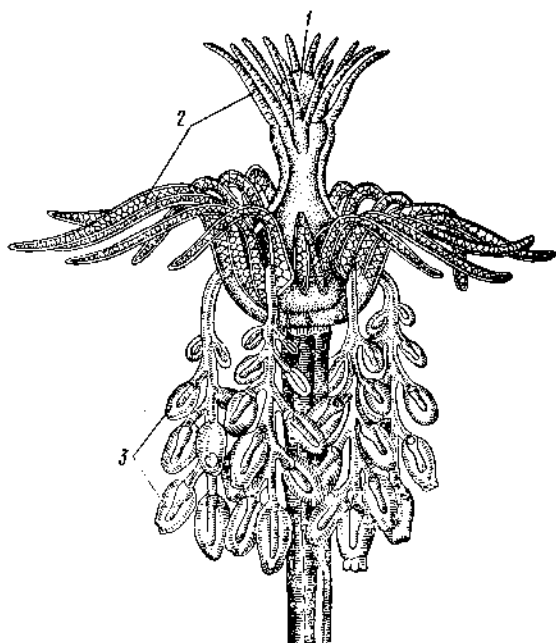


Рис. 101. *Tubularia larynx* — отдельный гидрант с гонофорами (по Альману):

1 — ротовой конус, 2 — венчик щупалец, 3 — гонофоры

оссадет на дно, но превращается прямо в медузу. Таким образом, здесь чередование поколений исчезает и остается только одно поколение — медузондное.

Классификация. Отряд 1. Leptofida — формы с различно выраженным чередованием поколений и в полипидной стадии обычно образующие кустистые или древовидные колонии. В отряде четыре подотряда: *Athecata*, *Thesacaria*, *Limpomedusa* и *Hydrocorallia*.

Это самая многочисленная группа гидроидных. Колонии подотрядов *Athecata* и *Thesacaria* (см. рис. 95) образуют густые заросли на морском дне, водорослях, ракуш-

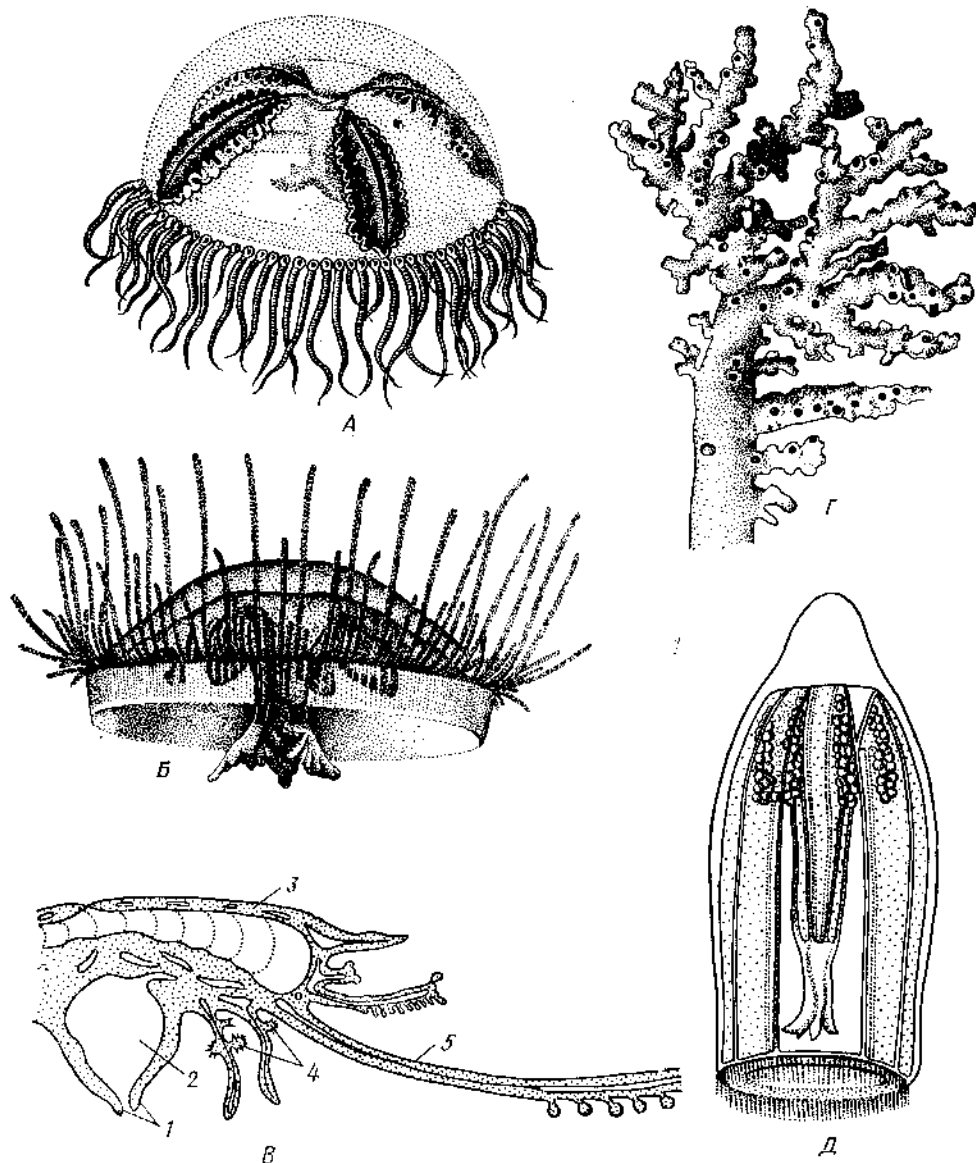


Рис. 102. Различные Hydrozoa. А — ядовитая медуза «Крестовичок» (*Gonionemus*); Б — пресноводная медуза *Craspedacusta*; В — схема строения *Porpita* — представителя отряда *Chondrophora*; Г — известковая колония *Hydrocorallia*; Д — трахимедуза *Aglantha* (по Наумову, В — из Байера):

1 — ротовое отверстие, 2 — кишечная полость, 3 — хитиновая скелетная пластинка, 4 — гонифоры, 5 — щупальце

ках, сваях и т. п. Отдельные гидранты очень мелкие, чаще не более 1 мм, только некоторые *Athecata*, например *Tubularia* (рис. 101), достигают нескольких сантиметров, а обитающий у берегов Японии одиночный полип *Brachiocerianthus* — даже до 1 м. Медузы обычно тоже небольшой величины, от 5 мм до 2—3 см в диаметре зонтика, редко бывают крупнее. Большинство представителей отр. *Leptolida* обитает в море, в пресных водах встречается лишь несколько видов подотряда *Lilipomedusae*, характеризующегося преобладающим развитием медузоидного поколения. Так, в пресноводных водоемах субтропиков и тропиков всех материков, а также в аквариумах с тропическими растениями и рыбками периодически появляются медузы *Craspedacusta* (рис. 102, Б). К лимномедузам относится также очень ядовитая морская медуза «крестовичок» (*Gonionemus*), обитающая у берегов Японского моря и Курильских островов (рис. 102, А). Полипы этих видов едва заметны простым глазом и не образуют колоний.

Представители *Hydrocorallia* (рис. 102, Г) отличаются массивным известковым скелетом, напоминая этим некоторых коралловых полипов (с. 140). Встречаются в умеренных и тропических морях.

Отряд 2. Chondrophora — крупные одиночные полипоидные формы, обитающие на поверхности воды тропических морей. Тело уплощенное, рот, шупальца и гонофоры обращены вниз (рис. 102, В). На аборальной стороне имеется хитиновая пластинка, соответствующая теке других гидрондных. У *Verella* (табл. V, 2) она выступает вверх в виде треугольного наруса.

Отряд 3. Trachylida — чисто медузоидные формы, не имеющие смены поколений. Относящаяся сюда *Aglantha* (рис. 102, Д) встречается по всему Мировому океану, другой представитель — *Cunina* паразитирует на медузах отряда *Leptolida*.

Вообще среди кишечнополостных насчитывается очень немного паразитических форм. Особый интерес среди них представляет вид *Polypodium hydriforme*, систематическое положение которого до сих пор не установлено. *Polypodium* паразитирует на яйцах островных рыб. В икринке хозяина *Polypodium* имеет вид длинного извитого тяжа — столона, образующего на себе ряд почек со шупальцами. Интересно, что внутри икринки почки *Polypodium* находятся в вывернутом наизнанку состоянии: эктодерма его обращена внутрь, а энтодерма — наружу к питательному желтку яйца. Позднее почки выворачиваются эктодермой наружу и, когда икра отложена в воду, столон распадаются; образуется 60—90 полипов, которые переходят к свободной жизни, прикрепляясь ко дну. В течение лета полипы размножаются продольным делением. К осени на них образуются половые железы. Дальнейшая судьба полипа и способ заражения хозяина неизвестны.

Отряд 4. Hydrida — одиночные формы, чисто полипоидные, без чередования поколений. Представитель — пресноводная гидра *Hydra* и немногие другие.

В ископаемом состоянии гидрондные известны, начиная с силура. Главным образом это массивные известковые *Hydrocorallia*. Имеются также отдельные сведения о нахождении *Thecarioa*, уже начиная с кембрия.

ПОДКЛАСС II. СИФОНОФОРЫ (SIPHONOPHORA)

Сифонофоры — свободноплавающие морские животные, встречающиеся преимущественно в теплых морях. Колонии состоят из главного ствола, на котором сидят особи (зооиды) различного строения и физиологического значения. У большей части сифонофор ствол вытянут и особи расположены по всей его длине.

Строение и физиология. Как ствол, так и особи состоят из эктодермы, энтодермы и мезоглеи. Ствол полый, внутренность его занята гастральной полостью, продолжающейся во все особи колонии. Таким образом устанавливается тесная связь между всеми частями колонии. Верхний, слепо замкнутый конец ствола сильно вздут и снабжен глубоким впячиванием, наполненным газом. Вздутие называется воздушным пузырем или пневматофором (рис. 103). По краям отверстия, ведущего в полость пузыря, имеется мускул-замыкатель, а эпителий дна пузыря состоит из железистых клеток, способных выделять газ, близкий по составу к воздуху. Воздушный пузырь — сильно видоизмененная медузоидная особь, есть гидростатический аппарат, позволяющий животному менять удельный вес. Если пузырь наполнен воздухом, то сифонофора плавает у са-

мой поверхности воды. В случае сильного волнения воздух выжимается из пузыря сокращением

стенок последнего и животное опускается на глубину. Для поднятия вновь кверху железистые клетки выделяют газ, который благодаря сокращению мускула-замыкателя задерживается в пузыре и раздувает его.

Под пузырем на стволе располагаются плавательные колокола (нектофоры), имеющие форму небольших медуз, но с сильно редуцированным стебельком, щупальцами и органами чувств. Функция плавательных колоколов — передвижение сифонофоры: постоянным сокращением зонтиков они гонят животное воздушным пузырем вперед.

Очень важную часть сифонофоры составляют так называемые кормящие полипы — гастрозоиды. Каждый гастрозоид имеет одно длинное разветвленное щупальце — арканчик. Концы ветвей арканчика усажены множеством стрекательных клеток, образующих стрекательные батареи. Арканчик захватывает и парализует добычу, которая проглатывается широким ртом гастрозоида и в нем переваривается.

Кроме гастрозоидов на стволе сидят еще другие полипообразные особи — пальпоны. Это как бы упрощенные гастрозоиды с неразветвленным простым щупальцем. Функция их неясна, но предполагается, что они имеют выделительное значение. Обязательно имеются и половые медузоиды (гонофоры), построены по типу медуз (вроде прикрепленных медузоидов на колониях некоторых форм из отр. *Leptolida*) и содержащие половые железы. На одной колонии бывают два сорта медузоидов — мужские и женские. Расположение особей на теле сифонофор различно, но чаще всего таково: воздушный пузырь один и занимает вершину ствола; под ним располагаются плавательные колокола. Прочие особи сидят на стволе группами, разделенными известными промежутками. Группы называются кормидиями, причем каждая обычно состоит из двух половых медузоидов, гастрозоида и пальпона. Кроме того, часто кормидий бывает прикрыт особой кроющей пластинкой, представляющей также видоизмененную особь.

Размножение и развитие. При половом раз-



Рис. 103. Схема строения сифонофоры (А) (по Холодковскому) и сифонофора *Halistemma* (В) (по Деляжу и Эруару):

1 — пневматофор, 2 — плавательный колокол (нектофор), 3 — половая особь (гонофор), 4 — кормящий полип (гастрозоид), 5 — арканчик, 6 — кроющая пластинка, 7 — выделительный полип со щупальцем (пальпон), 8 — ствол колонии

множении из яиц, формирующихся внутри женских медузоидов, получаются, как и у других кишечнорастных, личинки планулы; планула вскоре преобразуется в более сложную личинку, на которой отдельные зооиды образуются путем почкования.

Экология. Сифонофоры особенно многочисленны в теплых морях. Среди них имеются как мелкие формы, так и виды значительных размеров, у которых длина ствола достигает более 1 м, а длина арканчиков бывает еще больше (у *Physalia* до 10 м). Тело сифонофор прозрачно, но отдельные его части обычно окрашены в яркие цвета. Большинство сифонофор погружено полностью в воду, но у *Physalia* крупный пневматофор (до 30 см в длину), находящийся на вершине укороченного ствола, торчит из воды. Эти сифонофоры уже не могут погружаться в воду, и воздушный пузырь служит им в качестве паруса. Ожоги длинных арканчиков физалии, снабженных мощными стрекательными батареями, чувствительны даже для человека.

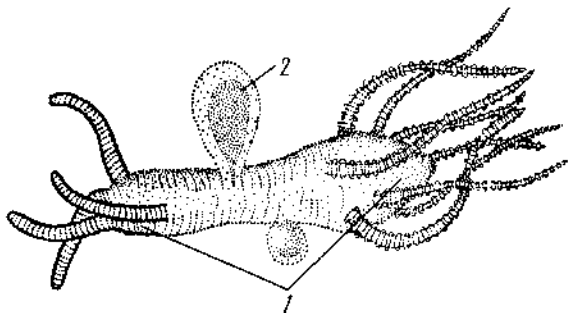


Рис. 104. Плавающая колония *Moerisia* с полипоидными (1) и медузоидными (2) особями (по Наумову)

Происхождение сифонофор. При толковании строения сифонофор были высказаны две точки зрения. Одни ученые отстаивали их колониальность, другие считали сифонофору единой особью, а все ее придатки лишь органами сложной особи.

Большинство современных зоологов считают сифонофор происшедшими от колоний полипов, приспособившихся к плавающему образу жизни.

Кроме истории развития, в пользу такого толкования свидетельствует и то, что в настоящее время найдено несколько плавающих колониальных полипов (в том числе один в Каспийском море — *Moerisia*) (рис. 104). На колониях таких гидроидов развиваются как полипоидные, так и медузоидные особи.

Можно представить себе, что сифонофоры произошли от подобных колониальных Hydroidea в результате возникновения полиморфизма особей и разделения функций между ними. При таком толковании строения сифонофоры воздушный пузырь, плавательные колокола и гонифоры вполне легко и естественно подводятся под тип строения медуз, а кормящие полипы и пальпы отвечают видоизмененным полипам.

КЛАСС II. СЦИФОИДНЫЕ МЕДУЗЫ (SCYPHOZOA)

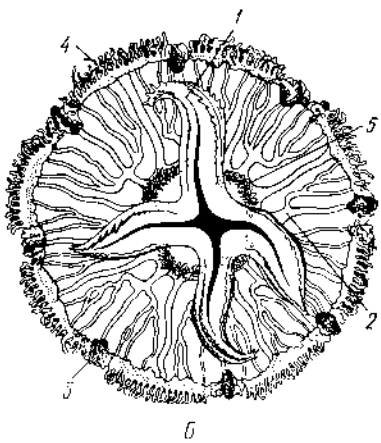
К этому сравнительно небольшому классу (200 видов) относятся медузы, обитающие только в морях. Они значительно крупнее гидроидов (рис. 105). Кроме того, они легко отличимы от последних по отсутствию паруса. В остальном у сцифомедуз типично медузоидное строение.

Строение и физиология. Тело в виде круглого зонтика или, при вытягивании его по главной оси, высокого колокола (рис. 106). Посреди нижней вогнутой стороны зонтика на конце ротового стебелька помещается четырехугольный рот. Углы рта вытягиваются в 4 желобовидных выро-



Рис. 105. Сцифоидные медузы. А — *Cyanea capillata* (рис. Кондакова); Б — *Aurelia aurita* (по Кюкенталю):

1 — ротовая лопасть, 2 — радиальные каналы гастроваскулярной системы; 3 — ропалии, 4 — щупальца по краю зонтика, 5 — гонады



А

Б

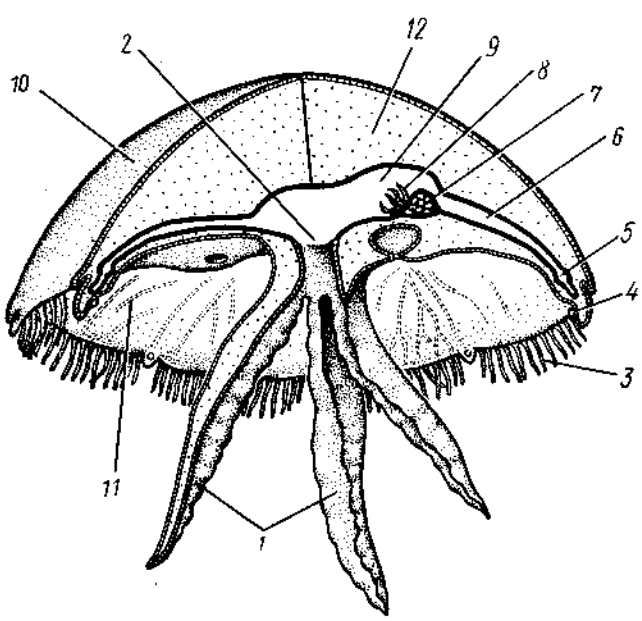


Рис. 106. Схема строения сцифоидной медузы (из Байера): 1 — ротовые лопасти, 2 — ротовое отверстие, 3 — щупальца, 4 — ропалии, 5 — кольцевой канал, 6 — радиальный канал, 7 — гонада, 8 — гастральные нити, 9 — желудок, 10 — эксумбрелла, 11 — субумбрелла, 12 — мезогастея. Эктодерма показана штриховкой, энтодерма — черным

ста — ротовые лопасти, служащие для захвата пищи; у некоторых так называемых корнеротых сцифомедуз (отр. *Rhizostomida*) ротовые лопасти становятся складчатыми и срастаются, так что от ротового отверстия остаются лишь многочисленные мелкие поры, через которые проходит в кишечник пища — мелкие планктонные организмы (см. рис. 109).

Рот ведет в энтодермальный желудок, занимающий центр зонтика и образующий четыре неглубоких карманообразных выпячивания. В желудок вдаются с краев четыре валика с гастральными питями, которые служат для увеличения всасывающей поверхности энтодермы.

От желудка расходятся к краям тела система радиальных каналов. В простейшем случае их всего четыре, у других видов — восемь, у ряда сцифомедуз гастроваскулярная система еще сложнее — состоит из 4 сильно ветвящихся каналов первого порядка, 4 ветвистых каналов второго порядка и 8 неразветвленных каналов третьего порядка. Каналы правильно чередуются в расположении, а своими наружными концами впадают в кольцевой канал, окаймляющий край зонтика.

Край зонтика несет различное число щупалец. Некоторые из щупалец, расположенные у концов главных каналов первого и второго порядков, видоизменяются и превращаются в краевые тельца, или ропалии (рис. 107). При этом щупальца укорачиваются и утолщаются, а внутри них развиваются органы зрения и органы равновесия. Каждый ропалий чаще содержит одинстатоцист и несколько глазков разной степени сложности строения; наряду с глазами, напоминающими таковые гидроидных медуз, здесь имеются и более сложные глаза типа глазного пузыря.

Такой глаз получается посредством погружения глазной ямки под эпителий и отщуровывания ее от поверхности тела, причём ямка замыкается под кожей в глазной пузырь. Кожный эпителий над пузырем остается тонким и прозрачным и называется роговицей. Дно и боковые стенки пузыря состоят, как и у гидромедуз, из пигментных и чувствительных клеток. Часть стенки пузыря, лежащая непосредственно под роговицей, сильно утолщается и образует двояковыпуклый хрусталик. Внутренность пузыря заполнена бесструктурным стекловидным телом, которое выделяется стенками пузыря. Несмотря на сложность строения, глаза, по мнению большинства авторов, служат лишь для различения света и тьмы. В связи с сильным развитием органов чувств центральная нервная система сцифомедуз тоже испытывает усложнение. На протяжении краевого нервного кольца (соответственно 8 ропалиям) возника-

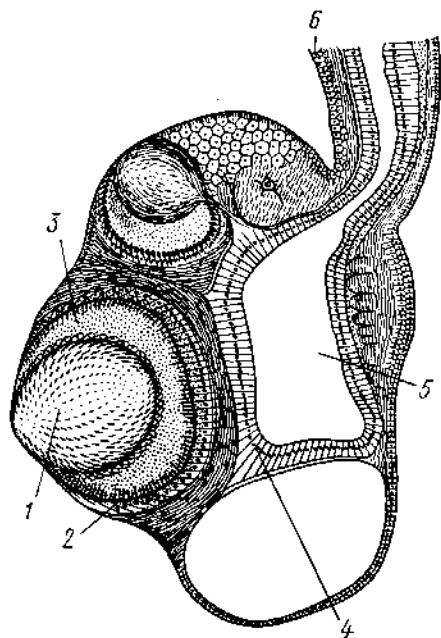


Рис. 107. Продольный разрез через ропалий медузы *Carybdea*. На лево разрез прошел через 2 главных глаза ропалия, пустое пространство внизу ропалия —статоцист (статоциты растворились при изготовлении препарата) (по Шевякову):

1 — хрусталик. 2 — светочувствительный слой ретинальных клеток. 3 — стекловидное тело. 4 — энтодермальная выстилка продолжающегося в ропалий радиального канала (5). 6 — эктодерма ропалия

ют 8 скоплений нервных клеток, или ганглиев, — первый пример образования значительных нервных узлов.

Размножение и развитие. Медузы раздельнополы. Половые железы образуются из энтодермы нижней поверхности карманов желудка. Созревшие половые клетки выводятся наружу через рот медузы.

После полного и равномерного дробления яйца образуется бластула, а затем типичная мерцательная планула. Она сначала плавает, позднее же прикрепляется передним полюсом к морскому дну. На прежнем заднем, а теперь верхнем полюсе прорывается рот, который ведет внутрь образующейся к этому времени гастральной полости. Вокруг рта развивается венчик щупалец, число которых кратно четырем. Энтодерма гастральной полости дает 4 продольных желудочных валика. В результате этих изменений планула превращается в маленького одиночного полипа — сцифистому (рис. 108), немного похожего на гидру, но устроенного сложнее. Этот полип может путем почкования давать начало другим сцифистомам.

Главный процесс, совершающийся со сцифистомой, — это стробилиция: полип делится путем ряда поперечных перетяжек, которые постепенно врезаются с краев в тело полипа, пока из последнего не получится подобие стопки наложенных друг на друга тарелок, соединенных центральным стволом. На этой стадии развития полип называется стробилой.

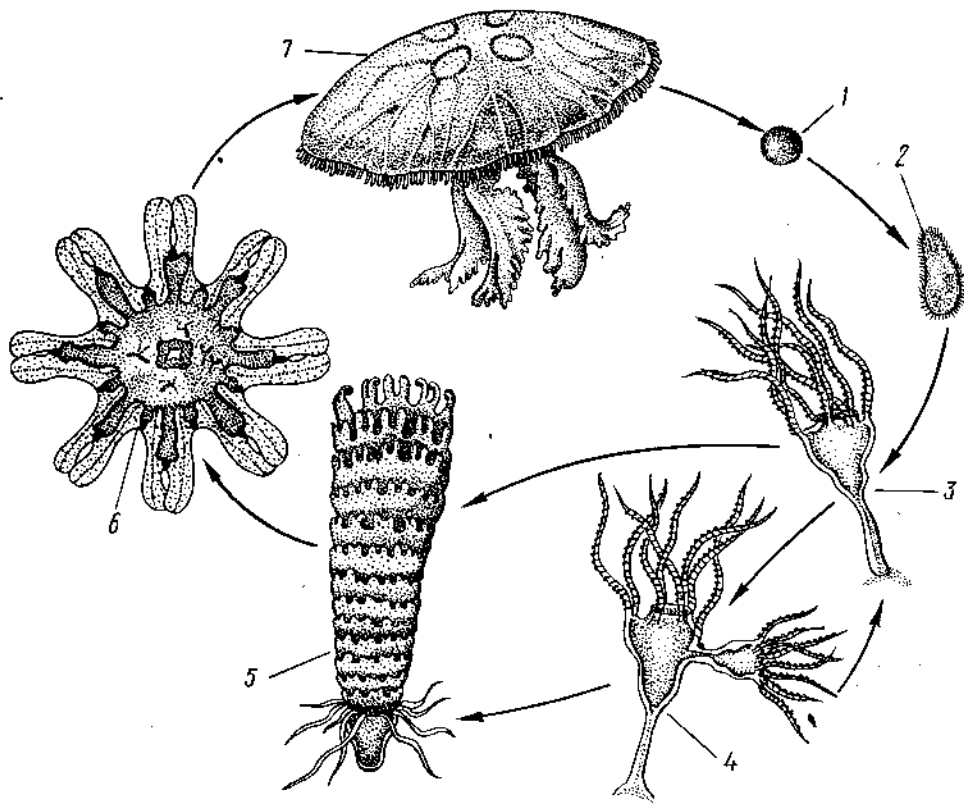


Рис. 108. Развитие сцифомедузы *Aurelia*:

1 — яйцо, 2 — планула, 3 — сцифистома, 4 — почкующаяся сцифистома, 5 — стробилиция, 6 — эфйра, 7 — взрослая медуза (по Байеру)

Образовавшиеся в процессе стробилиляции диски представляют собой молодых медуз, расположенных вогнутыми сторонами их зонтиков вверх. Медузы постепенно, начиная с верхней, отрываются от сцифистомы, переворачиваются выпуклой стороной вверх и переходят к плавающему образу жизни. Они еще во многом отличаются от взрослых медуз, а потому считаются особой личиночной стадией, или эфирой. Край зонтика эфире глубоко вырезан в виде 8 лопастей. Превращение во взрослую медузу сопровождается усиленным ростом и состоит главным образом в том, что края зонтика выравниваются, формируется сложная канальная система, появляются краевые щупальца и зачатки гонад.

Таким образом, сцифомедузы обладают ясно выраженным метателезом, т. е. чередованием полового и бесполого поколений, причем в противоположность *Leptolida* из гидрозоев у них наиболее развито медузоидное поколение.

Экология. Сцифомедузы плавают при помощи сокращений зонтика, число которых может достигать до 100—140 в 1 мин. Некоторые медузы широко распространены; так, *Aurelia aurita*, обитающая почти во всех умеренных и тропических морях, заходит и в арктические воды. Другие сцифоидные медузы распространены более ограниченно.

Тело большинства медуз прозрачно, что зависит от большого количества содержащейся в тканях воды (особенно в мезоглее). У многих медуз вода составляет 97,5% общей массы тела.

Размеры сцифомедуз могут быть очень велики: *Aurelia aurita* достигают обычно 40 см в поперечнике, тогда как *Cyanea capillata* — иногда почти 2 м в диаметре при длине щупалец 10—15 м. Медузы — хищники. Они питаются различными планктонными беспозвоночными, а иногда и молодью рыб.

Расправленными щупальцами медузы облавливают большую площадь воды. Так, *Drymoneta*, достигая 25 см в поперечнике, облавливает щупальцами круг в 150 м².

Классификация. Сцифомедузы делятся на 5 отрядов.

Отряд 1. Stauromedusae состоит из небольшого числа своеобразных форм, ведущих прикрепленный образ жизни. У них имеется стебелек, которым медуза прикрепляется к субстрату. Край зонтика образует глубокие вырезки, между ними на особых рукообразных выростах сидят пучки головчатых щупалец. Жизненный цикл *Stauromedusae* проходит без чередования поколений. Из планулы непосредственно развивается молодая медузка. Наиболее типичными представителями отряда могут служить *Haliclystus* (рис. 109, А) и *Lucernaria*.

Отряд 2. Subomedusae тоже невелик. Его представители имеют обыкновенно четырехгранный высокий зонтик с четырьмя ропалиями (см. рис. 107) и четырьмя простыми (как у *Carybdea*) либо разветвленными щупальцами. Кубомедузы встречаются в мелководье теплых морей. Некоторые тропические виды, частые у берегов Австралии и Индонезии (например, *Chiropsalmus*), могут вызывать у человека тяжелые, иногда смертельные «ожоги».

Отряд 3. Coronata. Зонтик делится кольцевой бороздкой на центральный диск и периферическую «корону». Ропалии и щупальца сидят на особых студенистых поколах. Немногочисленные представители отряда (*Atolla*, *Periphylla*) встречаются преимущественно на больших глубинах.

Большинство сцифомедуз относится к двум последним отрядам.

Отряд 4. Semaestomeae. Характерно наличие дисковидно сплющенного зонтика, несущего по краю многочисленные щупальца. Сюда принадлежат *Aurelia aurita* (см. рис. 105, Б) и обыкновенная медуза наших северных морей — *Cyanea capillata* (см. рис. 105, А). Некоторые медузы, особенно *Pelagia*, способны сильно светиться в темноте.

Отряд 5. Rhizostomida (корнеротые медузы). Обычно это крупные медузы, наиболее многочисленные в тропических морях. В Черном море встречается представитель этого отряда *Rhizostoma pulmo* (рис. 109, В). У корнеротых нет щупалец по краю зонтика. Функция захвата добычи целиком осуществляется ротовыми лопастями. Некоторые корнеротые медузы в странах Азии в соленом виде употребляются в пищу.

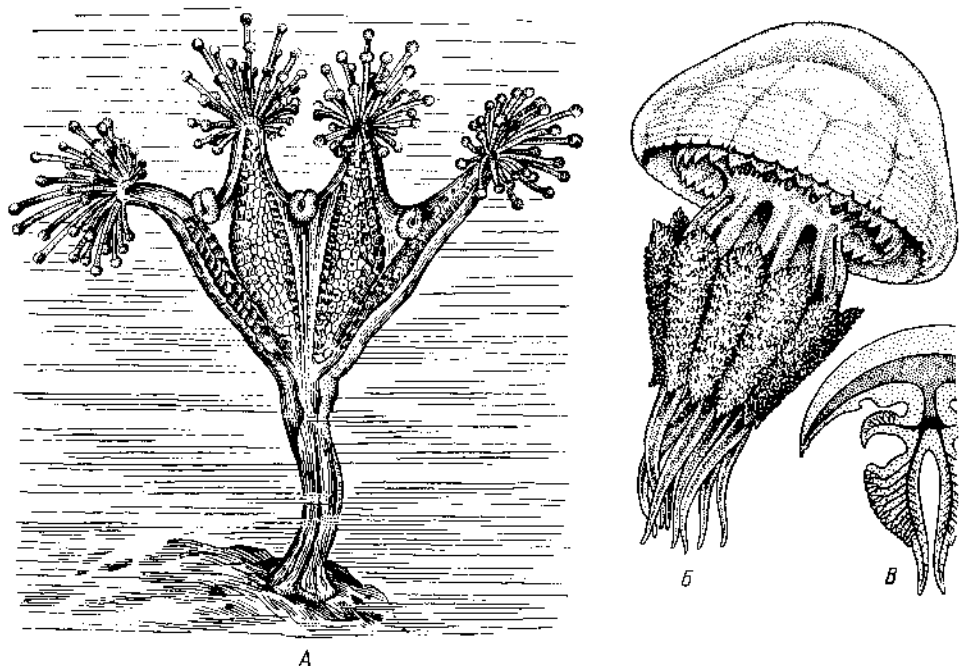


Рис. 109. Представители сифомедуз. А — сидячая медуза *Haliclystus* (вид сбоку); Б — корнеротая медуза *Rhizostoma pulmo*; В — схема продольного разреза корнеротой медузы (по Деляжу и Эреуару)

Мягкость тела и отсутствие скелета у медуз препятствуют хорошему сохранению их в ископаемом состоянии. Однако отдельные отпечатки попадаются, начиная с нижнего Кембрия. Наибольшее количество отпечатков медуз сохранилось в юрском сланце из Золенгофена.

КЛАСС III. КОРАЛЛОВЫЕ ПОЛИПЫ (ANTHOZOA)

Коралловые полипы бывают только полипоидной формы. Они совершенно не обнаруживают чередования поколений. Это морские животные, иногда одиночные, большей частью колониальные, причем колонии могут достигать значительной величины. Это наиболее крупный класс кишечнополостных, охватывающий 6000 видов.

Строение и физиология. Коралловые полипы напоминают гидроидных, но устроены значительно сложнее. Тело отдельной особи имеет форму цилиндра (рис. 110). Нижний конец одиночных полипов уплощен в подошву, служащую для прикрепления к субстрату, у колониальных форм он соединен со стволом или ветвью колонии. Ротовое отверстие помещается в центре противоположного конца тела. Вокруг рта располагается венчик полых щупалец, число которых у одних полипов (подкл. *Ostocogallia*) равно восьми, в других же (подкл. *Hexacogallia*) представляет число, кратное шести.

Рот ведет сначала в длинную трубку — глотку, которая свешивается в гастральную полость. Глотка образуется впячиванием стенки ротового диска, вследствие чего выстлана внутри эктодермальным эпителием. Глоточная трубка сплюснута в одном направлении, так что просвет глотки получает вид более или менее широкой щели. На одном или обо-

их концах этой щели расположены ротовые желобки — сифонोगлифы (рис. 111), которые несут клетки с очень длинными ресничками. Находясь в непрерывном движении, реснички гонят воду внутрь гастральной полости полипа, тогда как на остальном участке глотки вода выводится из гастральной полости обратно наружу. Таким путем обеспечивается постоянная смена воды, имеющая важное значение для жизни полипа. В кишечную полость поступает свежая, богатая кислородом вода, а у полипов, питающихся мелкими планктонными организмами, и пища. Вода, отдавшая кислород тканям полипа и насыщенная углекислотой, выносится наружу вместе с испереваренными пищевыми остатками.

Собственно гастральная полость выстлана энтодермой и поделена на участки (камеры) особыми радиальными перегородками или септами. Число камер соответствует числу щупалец. Септы состоят из мезоглеи, одетой энтодермой. В верхней части полипа перегородки прирастают

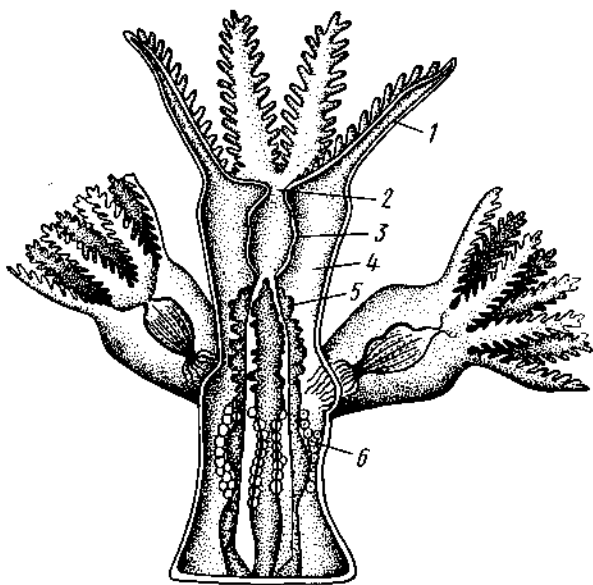


Рис. 110. Схема части колонии восьмилучевого коралла *Alcyonium* (по Л. и В. Шимкевич):

1 — щупалец, 2 — ротовое отверстие, 3 — глотка, 4 — септа, 5 — мезентеральные нити, 6 — яйца

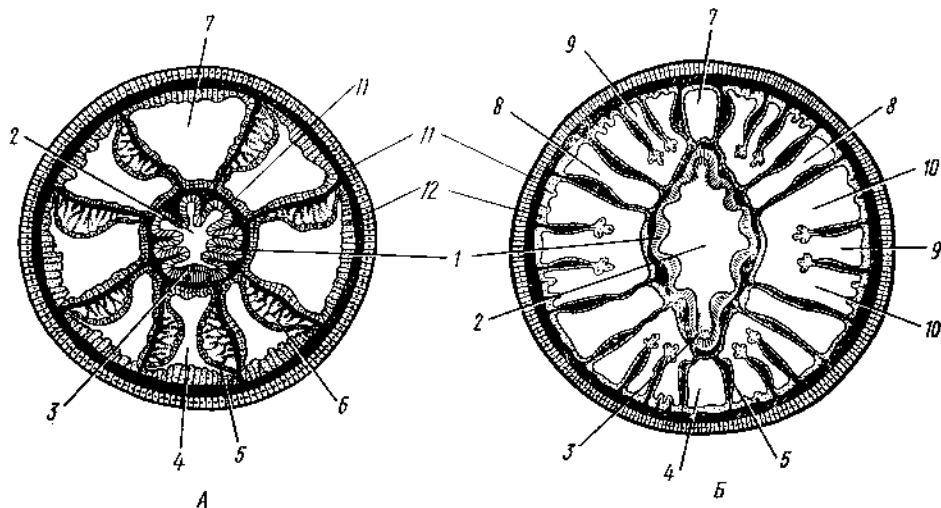


Рис. 111. Поперечные срезы через восьмилучевую (А) и шестилучевую (Б) коралловые полипы (А — по Хиксон, Б — по Хайман):

1 — глотка, 2 — полость глотки, 3 — сифонोगлиф, 4 — вентральная направляющая камера, 5 — септа, 6 — мускульный валик септы, 7 — дорзальная направляющая камера, 8 — внутренние камеры, расположенные между двумя септами первого порядка, 9 — внутренние камеры, образующиеся между вторично возникающими септами, 10 — промежуточные камеры, 11 — эктодерма, 12 — энтодерма. Мезоглея зачернена

одним краем к стенке тела, другим к глотке. В нижней части полипа (ниже глотки) они прикрепляются лишь к стенке тела, вследствие чего центральная часть гастральной полости — желудок — остается неразделенной. Число септ соответствует числу щупалец. Свободные края септ утолщены, они называются мезентриальными нитями (см. рис. 110). Последние играют важную роль в пищеварении, так как несут железистые энтодермальные клетки, выделяющие пищеварительные ферменты.

Гистологическое строение коралловых полипов усложняется по сравнению с гидроидными — вместо тонкой базальной мембраны у них тол-

стый слой мезоглеи, кроме того, вместо эпителиально-мышечных клеток под эктодермой расположен слой обособившихся мускульных клеток (продольных и кольцевых). Произошла дифференциация мускульной ткани. Сильно развитые, энтодермального происхождения мускульные клетки имеются и в септах. Они образуют проходящие вдоль каждой септы (с одной из ее сторон) утолщения — мускульные валики (рис. 111). Подкожное нервное сплетение у коралловых полипов выражено гораздо сильнее, чем у гидроидных.

Только одиночные коралловые полипы, да и то не все, лишены скелетных образований. Напротив, у колониальных кораллов есть скелет, чаще всего состоящий из углекислой извести, реже (у части восьмилучевых кораллов *Octocorallia*) из рогоподобного вещества. У восьмилучевых кораллов известковый скелет залегает внутри мезоглеи и в простейшем случае состоит из разбросанных микроскопических известковых игл (рис. 112). Последние, как и у губок, формируются внутри особых клеток — склеробластов. У благородного коралла известковых игл (спикул) так много, что большинство их сливается в плотную массу, образуя твердый скелет.

У шестилучевых кораллов (рис. 113) известковый скелет устроен иначе. У молодой особи сначала клетками эктодермы выделяется снаружи подошвенная пластинка, а затем кругом тела полипа скелетная чашечка, или тека. Далее от теки внутрь тела врастают скелетные перегородки (склеросепты), впячивающиеся перед собой стенку полипа глубоко в его гастральную полость.

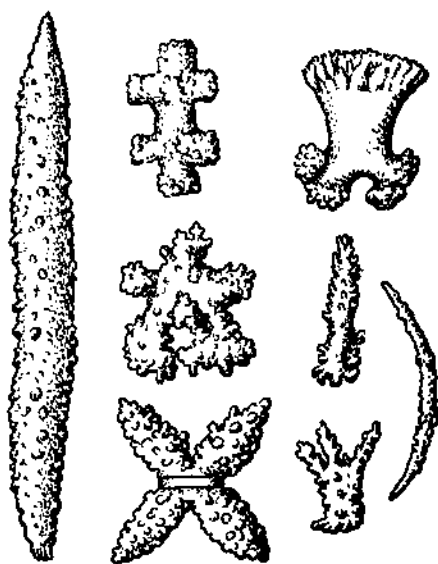


Рис. 112. Известковые иглы (спикулы) восьмилучевых кораллов

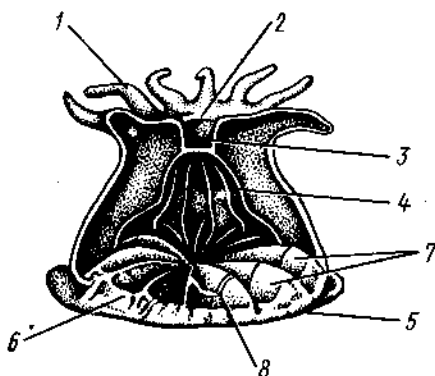


Рис. 113. Схема строения шестилучевого кораллового полипа: образование склеросепт (по Пфуртшеллеру): 1 — щупальца, 2 — ротовое отверстие, 3 — глотка, 4 — септы, 5 — подошвенная пластинка, 6 — чашечка, 7 — склеросепты, впячивающиеся мягкие ткани полипа (8) в гастральную полость

У колоний, состоящих из громадного числа особей, чашечки соседних полипов часто сливаются. Итак, у подкл. *Octocorallia* скелет внутренний (залегает внутри мезоглеи), у подкл. *Hexacorallia* по происхождению он внешний, так как лежит снаружи от эктодермы, представляя продукт ее жизнедеятельности.

Склеросепты и настоящие мягкие перегородки имеют вполне определенное число и расположение, служащие важным систематическим признаком.

Восьмилучевые кораллы *Octocorallia* (см. рис. 111, А) имеют 8 перегородок, делящих гастральную полость на 8 периферических камер; две из этих камер, приходящиеся против узких краев глоточной трубки, называются направлятельными. На септах в строго определенном порядке расположены мускульные валики. В результате в полость одной из направлятельных камер (условно называемую вентральной) обращены два мускульных валика. В другую направлятельную камеру (дорзальную) мускульные валики не вдаются.

У шестилучевых кораллов расположение септ сложнее (см. рис. 111, Б). Число расположенных попарно перегородок кратно шести, но по меньшей мере их 12. Перегородки возникают не все сразу. Сначала образуются шесть пар перегородок первого порядка, которыми гастральная полость делится на 12 камер. Камеры, лежащие между двумя перегородками одной пары, называются внутренними, расположенные же между перегородками различных пар — промежуточными. Дальнейшие перегородки возникают парами, образуясь в предсеплах промежуточных камер.

Склеросепты развиваются всегда во внутренних камерах и не препятствуют закладке новых мягких септ, образующихся только в промежуточных камерах.

Физиологические отправления исследованы преимущественно у актиний — одиночных крупных коралловых полипов, лишенных скелета. Актинии в противоположность колониальным формам могут медленно ползать при помощи своей мускулистой подошвы. При раздражении актинии сильно сокращаются, втягивают щупальца и превращаются в небольшой твердый комок. Актинии очень чувствительны, особенно их щупальца.

Крупные актинии — большие хищницы, питаются раками, моллюсками и т. п. Добыча захватывается щупальцами, которые выпускают заряд стрекательных нитей, затем рот раскрывается, часть глотки выворачивается из него в виде широкого мешка и обхватывает пойманное животное.

Пищеварение актиний так же, как у гидр, представляет сочетание внутриклеточного с полостным.

Размножение и развитие. Коралловые полипы размножаются бесполом и половым путем. Одиночные мягкие актинии иногда размножаются делением, у колониальных форм наблюдается почкование. Коралловые полипы, как правило, раздельнополы. Половые железы формируются в перегородках, между их эктодермой и мезоглеей. При половом размножении сперматозонды прорывают эпителий септы мужских особей, выходят через рот наружу и через рот же проникают в женские особи, где и происходит оплодотворение яиц. Начальные стадии развития проходят в мезоглее септ. У многих актиний все развитие вплоть до образования полипа происходит в гастральной полости материнского организма. У некоторых *Anthozoa* оплодотворение наружное.

Развитие коралловых полипов идет сравнительно просто. Яйца испытывают полное равномерное дробление; сначала формируется бластула, потом мерцательная планула, которая плавает, а затем оседает перед-

ним концом на дно и, подобно плануле гидрзоев, превращается в молодого полипа.

Коралловые рифы и роль коралловых полипов в образовании земной коры. В тропических частях Атлантического, Индийского и Тихого океанов распространены рифообразующие (мадрепоровые) кораллы, отличающиеся иногда очень крупными размерами (более 2 м в диаметре; ветви коралла *Acropora* достигают высоты свыше 4 м). У них массивный известковый скелет, они образуют на мелководье густые поселения — коралловые рифы. Наиболее известны рифы побережья Австралии, Индонезии и островов Океании, многие из которых целиком слагаются из кораллового известняка. Дальше всего на север коралловые рифы заходят в Красном море. Самого «цветущего» состояния они достигают там, где зимняя температура воды не опускается ниже 20°C. Вместе с тем эти кораллы имеют ограниченное распределение по вертикали, опускаясь лишь до глубины 50 м. Это связано с тем, что в тканях рифообразующих мадрепоровых кораллов живут симбиотические одноклеточные водоросли — зооксантеллы, которые нуждаются в солнечном свете. Роль зооксантелл в жизнедеятельности мадрепоровых кораллов до конца еще не выяснена. Предположение о том, что кораллы способны переваривать эти водоросли, в последнее время не подтвердилось. По-видимому, зооксантеллы необходимы для нормального образования скелета кораллов. Рост скелета резко замедляется в темноте или у кораллов, искусственно лишенных зооксантелл. Все рифообразующие кораллы нуждаются в морской воде с нормальной океанической соленостью, т. е. содержащей около 3,5% солей. В связи с этим они никогда не поселяются в устьях

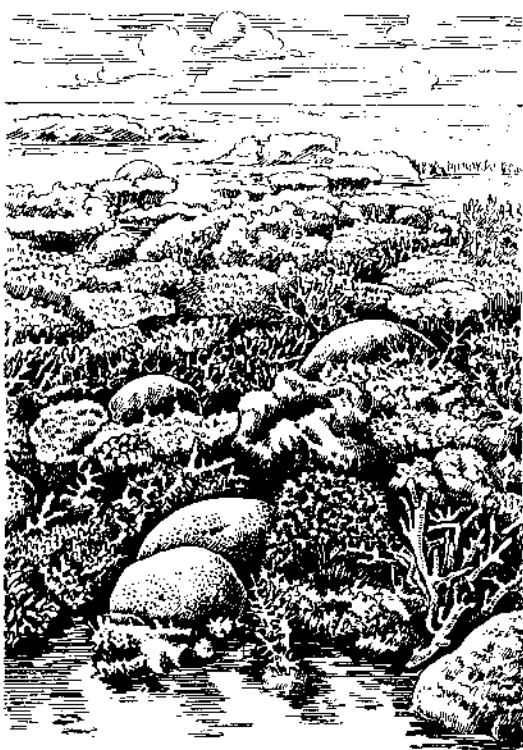


Рис. 114. Участок кораллового рифа во время отлива (по Гентшелю)

рек и других опресненных участках моря. Мадрепоровые кораллы нуждаются также в чистой прозрачной воде, достаточно насыщенной кислородом.

Коралловый риф служит местом обитания и развития многих морских организмов (рис. 114). Здесь в большом количестве поселяются водоросли, моллюски, черви, ракообразные, иглокожие и представители других групп донных кишечнополостных. В зарослях коралловых рифов обитают многочисленные коралловые рыбки. Все эти животные и растения в совокупности образуют своеобразное сообщество, или биоценоз, кораллового рифа. Часть членов этого сообщества обладает мощным известковым скелетом и наряду с мадрепоровыми кораллами принимают участие в образовании рифа. Другие же находят здесь убежище и питаются за счет рифообразующих организмов. Животные кораллового биоценоза имеют причудливую

пеструю расцветку, которая помогает им укрываться на фоне ярко окрашенных колоний мадреспоровых кораллов.

Рифы распадаются на три разновидности: береговые, барьерные и атоллы. Береговые окаймляют берег суши, барьерный риф расположен параллельно берегу, но на некотором от него расстоянии. Особенно знаменит Большой Барьерный риф, тянувшийся на протяжении 1400 км вдоль восточного берега Австралии.

Атолл — коралловое кольцо, выдающееся из моря на небольшую высоту, внутри кольца находится озеро морской воды, лагуна. На такой атолл приносятся водой или ветром семена разных растений (в том числе кокосовые орехи) и он превращается в цветущий островок.

Происхождение береговых рифов не требует объяснений. Труднее объяснить возникновение атоллов, так как они со всех сторон окружены большими глубинами, не подходящими для поселения кораллов.

Ч. Дарвин, наблюдавший коралловые рифы и острова во время путешествия на «Бигле», предполагал, что все разновидности рифов возникли из береговых вследствие постепенного опускания дна океана. Если на месте острова, окруженного береговым рифом, морское дно начнет медленно понижаться, то остров станет уходить под уровень воды и уменьшаться в размерах. Кораллы, его окружающие, по мере опускания рифа будут падстраивать его кверху, так как живут лишь на небольших глубинах, более же глубокие части рифа начнут отмирать. Таким образом, в то время как сам остров будет опускаться, риф, его окаймляющий, останется у поверхности воды, постепенно отделится от сократившегося в размерах острова и превратится в барьерный. При полном опускании острова на его месте останется мелководная лагуна, а риф превращается в атолл.

Другими учеными (Агассиц и др.) возникновение барьерных и атолловых рифов объясняется иначе. Они считают, что кораллы покрывают самые вершины находящихся под водой горных кражей и пиков. Эти горы сначала выдавались над водой, но потом были настолько разрушены атмосферными влияниями, что ушли под уровень моря, а на месте самых высоких точек их образовались мелководные участки моря, очень удобные для поселения кораллов. Бурение атоллов показало, однако, что на несколько сотен метров в глубину их основание состоит из отмершего кораллового полипняка. Это подкрепляет не взгляды Агассица, а теорию, высказанную Дарвином.

Некоторые авторы (Меррей) принимают, что атоллы и барьерные рифы возникают вследствие растворяющего известь действия морской воды. Наружные, обращенные к открытому океану части рифа омываются водой, богатой солями извести, что способствует росту полипняков, внутренние же части рифа пользуются водой, которая обеднена известью, но зато обогащена углекислотой — продуктом дыхания коралловых полипов, способствующей растворению извести. Вследствие этого отмирающие внутренние части рифа постепенно растворяются морской водой, тогда как периферические продолжают падстраиваться. Однако в результате последующих гидрохимических исследований моря теория Меррея не получила подтверждения. Оказалось, что углекислота, содержащаяся в воде лагуны, так же, как и по внешнему краю рифа, в условиях высокой температуры тропиков известь не растворяет. Таким образом, ни одна из более новых теорий происхождения коралловых рифов и островов не опровергла основных положений Дарвина.

Что касается способа происхождения надводной части рифа, то все рифы сначала подводные, затем постепенно море обламывает краевые части рифа и обломки выкидывает на поверхность. Слои обломков рас-

тет, промежутки между крупными полипьяками заполняются мелким обломочным материалом и, наконец, на месте бывшего подводного рифа получается слой слежавшейся известковой массы до 4 м и более высоты.

Мощная созидательная деятельность полипов объясняется отчасти их огромным количеством, отчасти легкостью процесса усвоения извести из морской воды в тропических водах.

Коралловые рифы существовали, начиная с древнейших геологических эпох, но состав животных-рифообразователей менялся. Рифы кайнозоя и мезозоя были построены из кораллов, сходных с современными. В палеозое строителями рифов были вымершие коралловые полипы из подклассов *Rugosa* и *Tabulata*. Кроме того, большое участие в создании рифов принимали *Stromatoporoidea* — вымершие представители *Hydrozoa*, близкие к современному подотр. *Hydrocorallia*.

Классификация. К классу *Anthozoa* относятся два современных и три целиком вымерших подкласса.

ПОДКЛАСС I. ВОСЬМИЛУЧЕВЫЕ КОРАЛЛЫ (*OSTOCORALLIA*)

Представители подкласса имеют 8 щупалец и 8 септ, скелет *Ostocorallia* развивается в мезоглее (рис. 115). Объединяет отряды: альционарии (*Alcyonaria*), горгонарии, или роговые кораллы (*Gorgonaria*), и морские перья (*Pennatularia*). К альционариям принадлежат наиболее просто устроенные коралловые полипы. Скелет их состоит из разбросанных в мезоглее спикул, никогда не сливающихся в осевой стержень. Колонии альционарий образуют густые заросли на небольших глубинах тропических морей, но встречаются также в умеренных и полярных водах. В северных и дальневосточных морях СССР наиболее обычна разветвленная

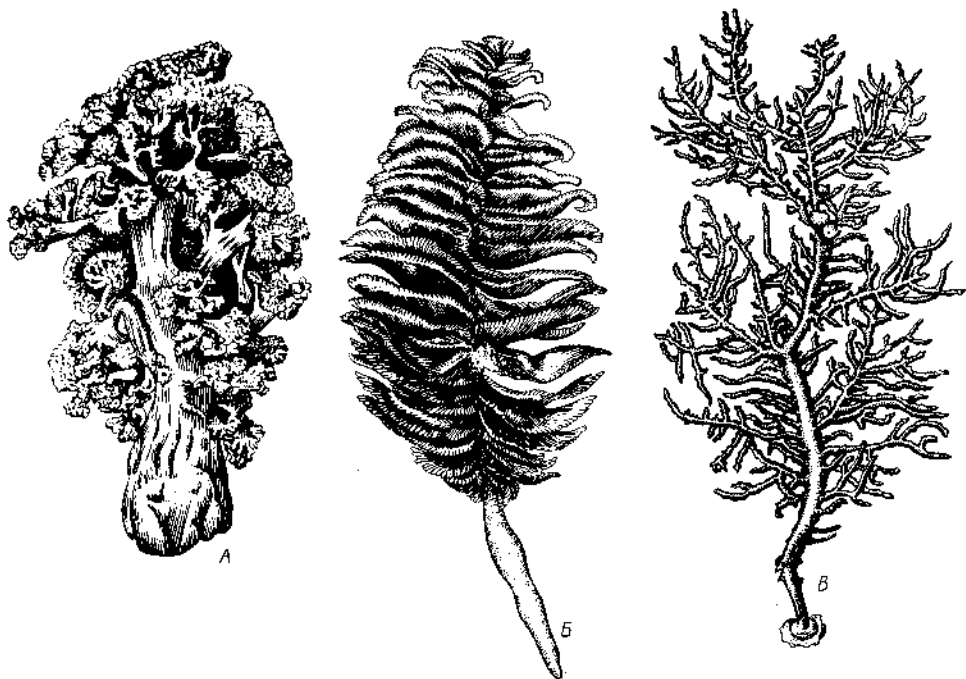


Рис. 115. Различные восьмилучевые кораллы. А — альционария *Gersemia*; Б — морское перо *Pennatula*; В — колония рогового коралла *Leptogorgia*

Gersemia. У *Gorgonaria* кроме спикулы по оси древовидной колонии за­ле­гает роговой стержень, иногда частично или полностью обызвествлен­ный. Некоторые роговые кораллы замечательны тем, что их скелет со­держит значительное количество иода. Этим, вероятно, объясняется при­менение их в средние века в качестве лекарственного средства. Особое значение имеет благородный коралл (*Corallium rubrum*); встречается на глубине свыше 50 м в Средиземном море. Известковый скелет благород­ного коралла, окрашенный в розовый или кирпично-красный цвет, слу­жит для изготовления украшений и мелких поделок. Изящные морские перья с правильной двухрядным расположением полипов на прямом створе оранжевой, розовой или фиолетовой колонии относятся к отряду *Pennatularia*. Главный ствол такой колонии образован первичным поли­пом; в толще ствола нередко за­ле­гает роговой опорный стержень. Коло­нии морских перьев могут внедряться своим основанием в песчаный или илистый грунт. Некоторые из них обладают способностью к свечению.

ПОДКЛАСС II. ШЕСТИЛУЧЕВЫЕ КОРАЛЛЫ (HEXACORALLIA)

Шестилучевые кораллы делятся на пять отрядов, из которых наибо­лее обширны отряды актиний (*Actiniaria*) и мадрепоровых (*Madrepora­gia*). Актинии — одиночные полипы, способные медленно ползать при помощи подошвы. Это лишен­ные скелета крупные полипы (иногда свыше 60 см в диамет­ре), отличающиеся правильной формой и красотой рас­цветки. Некоторые актинии (*Sagartia* и др.) живут в сим­биозе с раками-отшельниками, на раковинах которых они по­селяются (рис. 116). При этом рак служит для актиний сред­ством передвижения, тогда как близкое соседство актиний, во­оруженных стрекательными капсулами, защищает рака от нападения хищников. Вырас­тая и переселяясь в более крупную раковину, рак пере­саживает актиний клешнями с прежней раковины на новую. Мадрепоровые кораллы (*Madreporogalia*) образуют колонии с массивным наружным извест­ковым скелетом. Мадрепоро­вые кораллы — основные обра­зователи коралловых рифов; известны, начиная с триаса. Кроме того, имеются отряды одиночных (*Ceriantharia*) и колониальных (*Zoantharia* и *Antipatharia*) полипов.

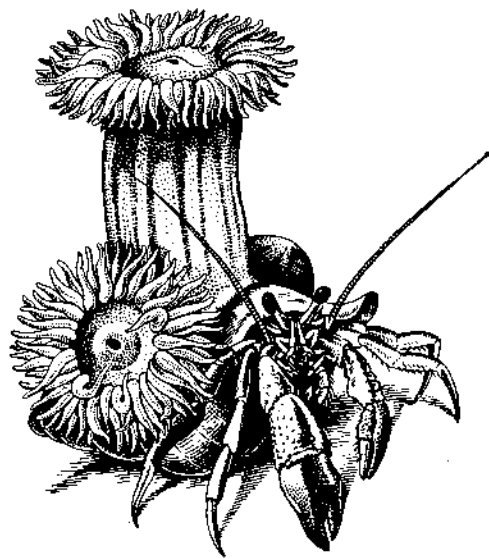


Рис. 116. Актиния на раковине, занятой раком-отшельником (по Макарову)

ПОДКЛАСС III. ЧЕТЫРЕХЛУЧЕВЫЕ КОРАЛЛЫ (TETRACORALLIA, ИЛИ RUGOSA)

Это вымершие палеозойские, большей частью одиночные (рис. 117, А), реже ко­лоннальные кораллы; чаще имеют вид расширенного к верхнему концу бокала или ро­га. В молодом возрасте *Tetracorallia* обнаруживают, судя по их скелетам, закладку

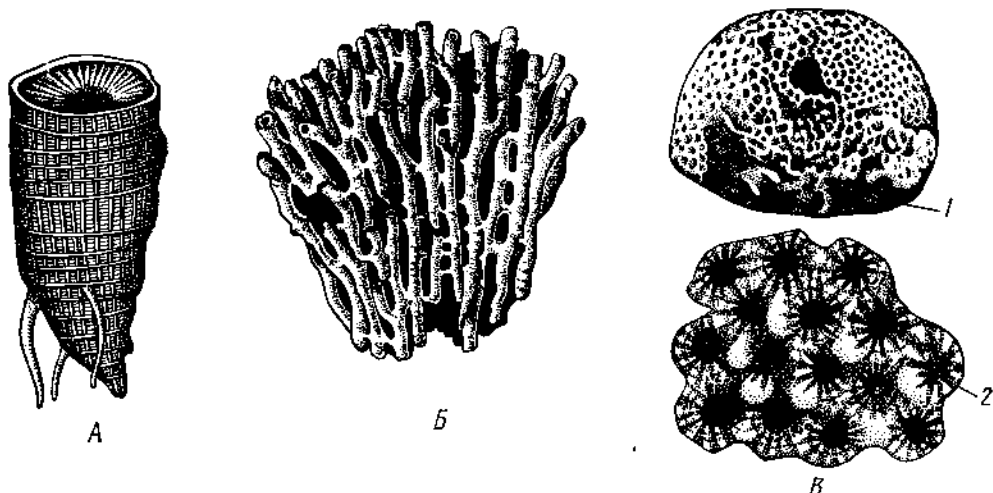


Рис. 117. Ископаемые кораллы. А — одиночный четырехлучевой коралл *Omphium* (из Деляжа); Б — колония кораллов *Tabulata* (из Друскина и Обручевой); В — колония *Heliolitidae* (из Байера):

1 — общий вид, 2 — участок колонии

6 первичных перегородок, что говорит в пользу их родства с подкл. *Hexacorallia*. Следующие склеросеиты закладываются не во всех шести, а только в четырех секторах. Отсюда и название этих кораллов — четырехлучевые. Второе наименование — *Rugosa* — связано с характерными кольцевыми морщинами на наружной поверхности скелета. Четырехлучевые кораллы распространены с ордовика до пермской эпохи, но главного развития достигают в камменноугольную эпоху, когда за их счет образовывались значительные коралловые рифы.

ПОДКЛАСС IV. ТАБУЛЯТЫ (TABULATA)

Вымершие колониальные (рис. 117, Б), реже одиночные кораллы с полипами незначительных размеров. Число склеросеит обычно кратно 6, но, как правило, они неразвиты или имеют вид расположенных рядами шишков. Древнейшие табуляты известны с кембрия, но наиболее широкое распространение получили в ордовике, силуре и девоне, участвуя в образовании коралловых рифов. К началу мезозоя табуляты полностью вымерли.

ПОДКЛАСС V. ГЕЛИОЛИТИДЫ (HELIOLITIDAE)

Большая группа вымерших палеозойских кораллов, исключительно колониальных. Они характеризуются наличием 12 склеросеит. Гелиолитиды были широко распространены и поэтому имеют большое значение как руководящие формы при определении возраста палеозойских отложений.

Филогения типа *Coelenterata*

Низшими из кишечнополостных являются, без сомнения, гидрозои (*Hydrozoa*). Это доказывается тем, что у них тело представляет собой двухслойный мешок, оба слоя которого соприкасаются по краям рта. Исходной формой гидрозоев следует, по-видимому, считать морских гидроидных полипов, которые уже вторично дали начало медузам, отличающимся гораздо более сложной организацией. Появление медуз имело прогрессивное значение, так как они играли большую роль в расселении вида. Однако у современных *Hydrozoa* в ряде случаев произошла вторичная утрата медузоидного поколения.

Пресноводные *Hydrida* не могут рассматриваться как примитивные в филогенетическом смысле формы, так как особенности их строения и

жизненного цикла, по-видимому, вторично изменены в связи с переходом к пресноводному образу жизни.

Среди гидрозоев сифонофоры представляют, вероятно, группу более позднего происхождения, у которой произошла значительная и разнонаправленная специализация отдельных особей колоний, в результате чего получились полиморфные колонии.

В процессе эволюции Scyphozoa полипоидная стадия (сцифистома) усложнилась незначительно, тогда как сцифомедузы достигли гораздо более высокой степени сложности, что связано с их свободноплавающим образом жизни. Эволюция Anthozoa, жизненный цикл которых проходил без метагенеза, шла в направлении приспособления к сидячему образу жизни, для которого очень характерно размножение почкованием и образование колоний. Этот класс кишечнополостных проделал значительную прогрессивную эволюцию в направлении усложнения строения, так как пищеварительный аппарат Anthozoa дифференцируется уже на две части: эктодермальную глотку и энтодермальную среднюю кишку. Кроме того, у Anthozoa и Scyphozoa пищеварительная система испытывает усложнение и в смысле образования стенками желудка перегородок, увеличивающих поверхность всасывания пищи. Ввиду сходства плана строения этих классов с таковым гидрозоев можно считать их генетически связанными с этим низшим классом.

ТИП ГРЕБНЕВИКИ (STENOPHORA)

Гребневики — морские свободноплавающие, реже ползающие или сидячие радиально-симметричные (двухлучевые) животные. Тело, как и у кишечнополостных, состоит из двух слоев клеток — эктодермы и энтодермы, между которыми имеется толстый слой мезоглеи. Характерная черта типа — наличие клейких клеток. Движение осуществляется работой видоизмененных ресничек.

Тип Stenophora, объединяющий около 90 видов, имеет единственный класс, носящий то же название.

КЛАСС ГРЕБНЕВИКИ (STENOPHORA)

Строение и физиология. Тело чаще всего мешковидно, причем на одном конце мешка помещается рот; этот полюс тела называется ротовым, оральным, противоположный же — аборальным (рис. 118). Главная ось тела проходит через оба полюса; через главную ось можно провести две различные плоскости симметрии, т. е. тело гребневиков построено по радиальному, а именно по двухлучевому типу. Однако следует заметить, что многие органы (ряды гребных пластинок, радиальные каналы, половые железы) расположены вокруг главной оси в числе 8. Таким образом, общее строение тела гребневиков обнаруживает сочетание двух типов симметрии: двухлучевого и восьмилучевого.

Рот ведет в эктодермальную глотку, имеющую вид сильно сплюсненной в одном направлении трубки; кверху глотка переходит в энтодермальный желудок — мешок, сплюсненный в направлении, перпендикулярном к плоскости сплющивания глотки. Плоскость, по которой сплюснена глотка, называется глоточной, а та, в которой происходит сплющивание желудка, — щупальцевой, так как в ней же лежит пара щупалец (см. ниже); эти плоскости и являются плоскостями симметрии (рис. 118). От желудка отходят каналы гастроваскулярной системы. Один канал направлен к полюсу, противоположному рту, и непосредственно под аборальным полюсом распадается на 4 короткие ветви: две слепые и две,

заканчивающиеся узкими отверстиями. Другие два канала отходят от желудка в щупальцевой плоскости и в направлении, перпендикулярном

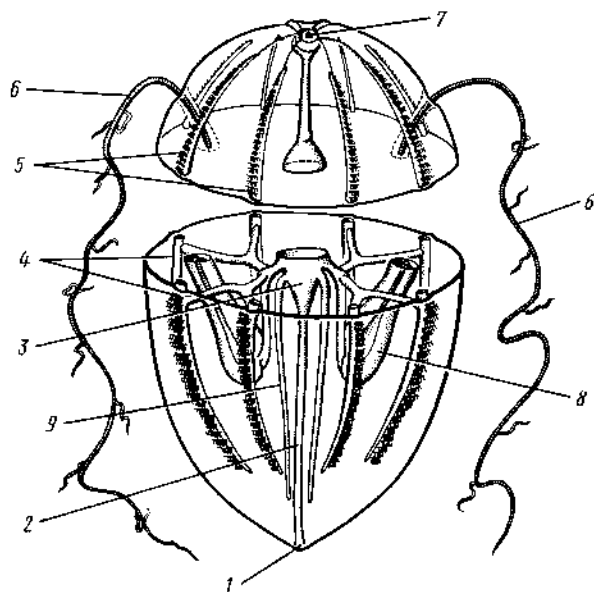


Рис. 118. Схема строения гребневика, перерезанного поперек (по Гертвайгу):

1 — ротовое отверстие, 2 — глотка, 3 — желудок, 4 — меридиональные каналы, 5 — ряды гребневых пластинок, 6 — щупальца, 7 — аборальный орган, 8 — влагаллища щупалец, 9 — каналы, идущие к оральному полюсу

главной оси тела, — это каналы первого порядка; каждый из них на пути к краю тела дважды дихотомически ветвится, давая 2 канала второго и потом 4 канала третьего порядка. Получившиеся таким образом 8 каналов третьего порядка впадают в соответственное число меридиональных каналов, идущих параллельно поверхности тела от аборального полюса к оральному; оба конца меридиональных каналов замкнуты слепо. От желудка отходят еще два канала, идущие к оральному полюсу по сторонам глотки.

Соответственно меридиональным каналам на поверхности тела проходят 8 ребер, или валиков, на которых сидят главные органы движения гребневиков — гребневые пластинки. Расходясь от аборального

полюса, ребра доходят почти до ротового. Каждое ребро усажено рядом поперечно поставленных четырехугольных небольших пластинок; они прозрачны, тонки и на конце расщеплены наподобие гребешка. Пластинки бьют по воде в одном направлении, действуя наподобие множества маленьких весел, и передвигают животное ротовым полюсом вперед. Гистологическое строение пластинок показывает, что каждая состоит из ряда слившихся друг с другом крупных ресничек.

От рядов пластинок берут начало бороздки, покрытые ресничками (мерцательные шнуры), которые сливаются затем попарно и в числе четырех направляются к аборальному полюсу.

Таким образом, гребневик в течение всей жизни движется при помощи измененных ресничек, тогда как у кишечнотелостных этот способ движения имеется лишь у личинок, во взрослом же состоянии заменяется мускульным движением.

Большая часть гребневиков снабжена парой щупалец, служащих для захвата добычи. Щупальца имеют вид длинных обычно разветвленных арканчиков и отходят от боков тела в щупальцевой плоскости, одно против другого. Они могут втягиваться в особые ямки — щупальцевые влагаллища. Захват пищи осуществляется при помощи особых клейких клеток эпителия щупалец. Наружная поверхность клейкой клетки имеет вид полушария, покрытого каплями липкого секрета. От основания полушария внутрь щупальца отходит спирально закрученная нить, прикрепленная другим концом к пучку продольных мышц, проходящих по оси щупальца и его ветвей (рис. 119). Мелкие морские орга-

низмы при соприкосновении со щупальцами приклеиваются к клейким клеткам. Если добыча пытается вырваться, то клейкие клетки отходят

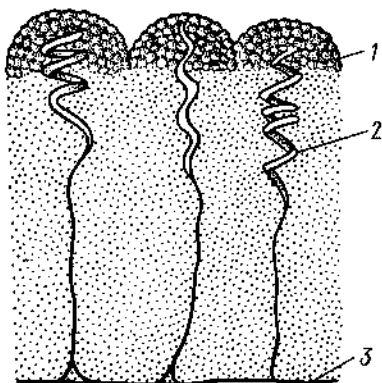


Рис. 119. Строение клейкой клетки гребневика (из Наумова):

1 — полушария с каплями липкого секрета, 2 — спиральная нить, 3 — мускульный тяж щупальца

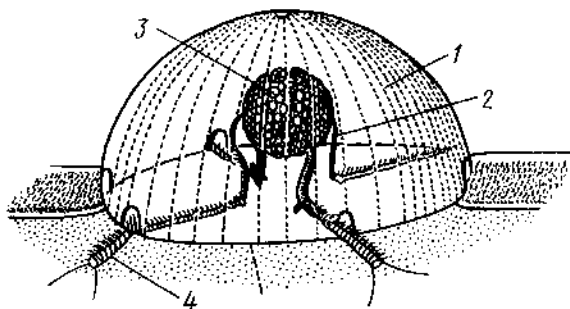


Рис. 120. Схема строения аборального органа (по Кестнеру):

1 — колпачок (колокол) из слившихся ресничек, 2 — дужки, 3 — статолит, 4 — мерцательные бороздки

от поверхности щупальца, но остаются соединенными с ним посредством эластичной спиральной нити, которая, как пружина, амортизирует рывки захваченного животного. Пойманная щупальцами добыча захватывается подвижными краями широкого рта.

Нервная система гребневиков состоит из поверхностного сплетения нервных клеток, которые под рядами гребных пластинок и мерцательными шнурами образуют более плотные тяжи, идущие к аборальному полюсу. Здесь расположен своеобразный орган чувств, получивший название аборального органа (рис. 120). Основу его составляет утолщение эктодермы в виде подушечки, прикрытой прозрачным колпаком, образующимся из венчика слившихся между собой длинных ресничек. Внутри колпака над поверхностью подушечки расположены 4 крючковидные дужки, образованные длинными слившимися жгутиками, отходящими от рецепторных клеток, связанных с аборальным органом. На дужках подвешен статолит, состоящий из склеенных между собой зерен фосфорнокислого кальция. Основания дужек сообщаются при помощи мерцательных жгутов с рядами гребных пластинок. Хотя весь этот аппарат трактуется как орган равновесия, он служит также и для регуляции движения. У животного с удаленным аборальным органом движение гребных пластинок нарушается.

Мезоглея гребневиков хорошо развита, прозрачна и водяниста, как у медуз. Гребневики не отличаются яркостью окраски, иногда имеют слегка розовый оттенок. Бьющие, прозрачные гребные пластинки переливаются на общем фоне тела всеми цветами радуги.

Размножение и развитие. Гребневики гермафродиты, причем половые клетки их дифференцируются в энтодерме. По бокам каждого меридионального канала пищеварительной системы залегает с одной стороны колбасовидный яичник, с другой — такой же семенник.

Зрелые половые клетки выходят посредством прорыва разделяющей их стенки в просвет меридиональных каналов, а оттуда через рот наружу, где и происходит оплодотворение.

Жизненный цикл гребневиков простой, без метаморфоза. Дробление

полное, но не равномерное, один полюс зародыша состоит из быстро

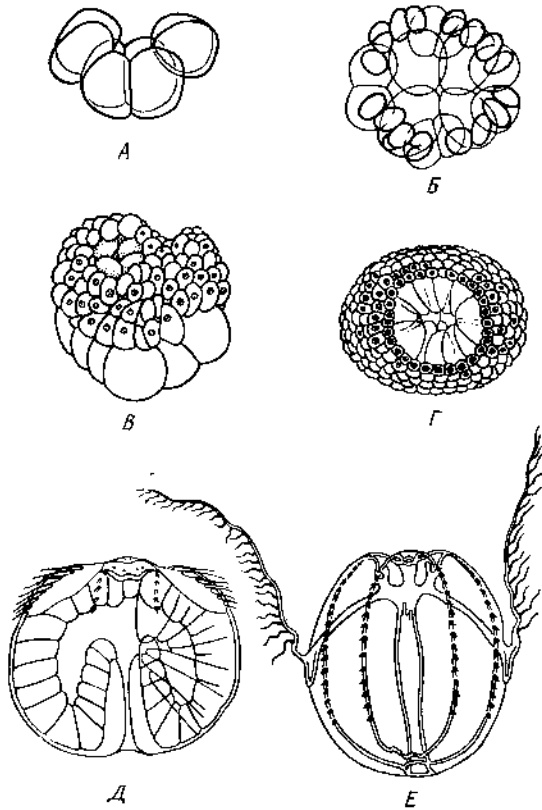


Рис. 121. Эмбриональное развитие гребневика *Volvoxopsis* (из Байера). А — ранняя стадия дробления; Б — образование микромеров; В, Г — стадии гаструляции; Д — продольный разрез молодой личинки; Е — сформированная личинка

дробящихся мелких микромеров, другой — из медленно делящихся макромеров (рис. 121). Микромеры дают эктодерму, макромеры — энтодерму. Микромеры образуют книзу массу макромеров, которая к тому времени обнаруживает на нижнем полюсе впячивание — первичный рот и зачаток гастральной полости. Получается гастрולה. По краям blastopora эктодерма впячивается и образует глотку. В глубине гастральной полости часть клеток энтодермы уходит в промежуток между эктодермой и энтодермой (т. е. в остаток полости blastopora) и даст там крестообразную группу клеток. Из этих клеток впоследствии формируются клеточные элементы мезоглии и мускульные оси щупалец. Интересно, что здесь мы впервые видим во время развития обособленные зачатки специального третьего клеточного зародышевого пласта — мезодермы. Этим слабым зачатком является вышеупомянутая крестообразная клеточная пластинка.

Классификация. *Stenophora* делятся на два подкласса: *Tentaculata* и *Atentaculata*. Первые в течение всей жизни или только на ранних стадиях развития имеют щупальца, вторые лишены щупалец на всех стадиях. Большинство видов относится к щупальцевым (*Tentaculata*). Некоторые из них имеют сильно измененную форму тела, которое вытягивается в поперечном направлении (в глоточной плоскости) в ленту до 1,5 м длины; таков «Венерин пояс» — *Cestus veneris* (рис. 122, Б).

Большой интерес представляют *Platyctenidea*. Эти гребневники (рис. 122, В) сплющены по направлению главной оси и не только плавают, но могут и ползать по субстрату на уплощенной ротовой стороне. При переходе от плавающего к ползающему образу жизни организация гребневиков претерпевает глубокие изменения. Исключение среди них представляет арктическая форма *Tjalffietta* (рис. 122, Г), которая ведет сидячий образ жизни. Молодь ее имеет вид типичных гребневиков. Молодое животное садится ртом на субстрат, средняя часть рта зарастает, а его концы вытягиваются вверх в трубки, служащие для захвата пищи.

К бесщупальцевым гребневикам относится обычный в северных и дальневосточных морях *Beroe cucumis* (рис. 122, Д). Питается он другими гребневиками, заглатывая их широко раскрывающимся ртом.

Филогения типа *Stenophora*. Гребневики обладают некоторыми примитивными чертами, например движением при помощи измененных

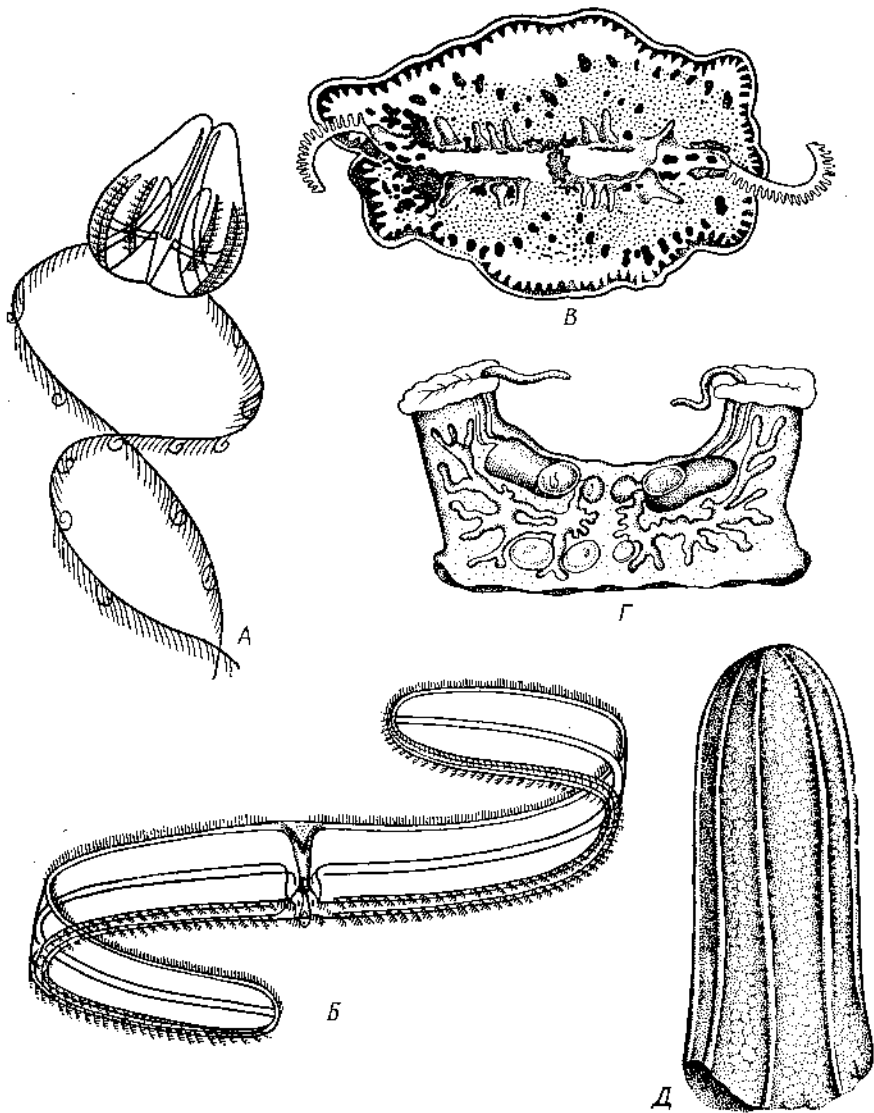


Рис. 122. Различные представители гребневиков. А — Г — шупальцевые гребневики: А — *Stolidopora* (по Хуну); Б — «Венераи пояс» (*Cestus veneris*) (по Мейеру); В — ползающий гребневик *Coeloplana* (по Кюкенталю); Г — сидячий гребневик *Tjalfiella* (из Догеля); Д — бесшупальцевый гребневик *Beroë cucumis* (по Наумову)

ресничек. Развитие гребневиков обнаруживает следы закладки мезодермы — этим они приближаются к червям. Возможно, что гребневики отделились от общего с *Coelenterata* ствола развития до того, как последние стали сидячими животными.

ТИП ПЛОСКИЕ ЧЕРВИ (PLATHELMINTHES, ИЛИ PLATODES)

1. Тип плоских червей представлен двусторонне-симметричными (билатеральными) животными, через тело которых можно провести только одну плоскость симметрии. Двусторонняя симметрия впервые появляется именно в этой группе беспозвоночных.

Плоские черви трехслойны. В процессе онтогенеза у них формируются не два, как у кишечнорастных, а три зародышевых листка. Между эктодермой, образующей покровы, и энтодермой, из которой построен кишечник, у них имеется еще и промежуточный зародышевый листок — мезодерма. Тело их в большинстве случаев вытянуто в длину и сплющено в спинно-брюшном направлении (принимает вид листа, пластинки, ленты).

2. Важная особенность строения плоских червей — наличие у них кожно-мускульного мешка. Так называется совокупность эпителия и расположенной непосредственно под ним сложной системы мышечных волокон. Эти волокна, нередко распадающиеся на несколько слоев (кольцевые, продольные), одевают под эпителием все тело животного в виде сплошного мешка, а не разбиваются на отдельные мускульные пучки более специального назначения, как у высших билатеральных животных (членистоногих, моллюсков). Сокращением мышечных элементов кожно-мускульного мешка обуславливаются характерные «червеобразные» движения Plathelminthes.

3. Тело плоских червей не имеет полости — это бесполостные, или паренхиматозные, животные: пространство между внутренними органами заполнено соединительной тканью мезодермального происхождения, или паренхимой, содержащей многочисленные клетки. Паренхима занимает все промежутки между органами, и ее роль многообразна. Она имеет опорное значение, служит местом накопления запасных питательных веществ, играет важную роль в процессах обмена и т. д.

4. Пищеварительный канал имеет еще примитивное устройство, состоя лишь из эктодермальной передней кишки, или глотки, и энтодермальной средней кишки, замкнутой слепо. Задней кишки и заднепроходного отверстия нет. У паразитических форм пищеварительная система может полностью редуцироваться.

5. Нервная система состоит из парного мозгового ганглия и идущих от него кзади нервных стволов, соединенных кольцевыми перемычками. Особого развития достигают два продольных ствола (боковые или брюшные). У плоских червей формируется центральный регулирующий аппарат нервной системы.

6. Кровеносная и дыхательная системы отсутствуют.

7. Впервые появляются специальные органы выделения, построенные по типу так называемых протонефридиев. Они представлены системой

разветвленных канальцев, оканчивающихся в паренхиме особой звездчатой клеткой с пучком ресничек. С внешней средой протонефридии сообщаются при помощи специальных экскреторных (выделительных) отверстий.

8. Половая система плоских червей гермафродитна; как правило, формируется сложная система протоков, служащих для выведения половых продуктов, и появляются органы, обеспечивающие возможность внутреннего оплодотворения.

К типу плоских червей принадлежат 5 классов: ресничные черви (Turbellaria), сосальщики, или трематоды (Trematoda), моногенеи (Monogeneoidea), ленточные черви (Cestoda) и цестодообразные (Cestodaria). Последние 4 класса представлены исключительно паразитическими формами.

КЛАСС I. РЕСНИЧНЫЕ ЧЕРВИ (TURBELLARIA)

Свободноживущие морские или пресноводные, редко наземные, черви, все тело которых покрыто мерцательным эпителием (рис. 123). Число видов турбеллярий достигает 3000.

Строение и физиология. Тело вытянуто в длину, листовидно и обыкновенно лишено каких бы то ни было придатков. Лишь у немногих турбеллярий на переднем конце тела имеются небольшие щупальцевидные выросты (рис. 124). Величина турбеллярий незначительна и варьирует от миллиметра до нескольких сантиметров. Тело лишь в редких случаях бесцветно или сплошного белого цвета; обычно животное окрашено в разные, иногда очень яркие цвета зернами залегающего в коже пигмента.

Тело покрыто однослойным мерцательным эпителием (рис. 125, А), который имеет вид высоких цилиндрических клеток, несущих по свободному краю реснички. У некоторых турбеллярий границы между отдельными клетками исчезают. В таких случаях участки цитоплазмы, несущей ядра, иногда довольно глубоко погружаются в толщу тканей, приобретая вид

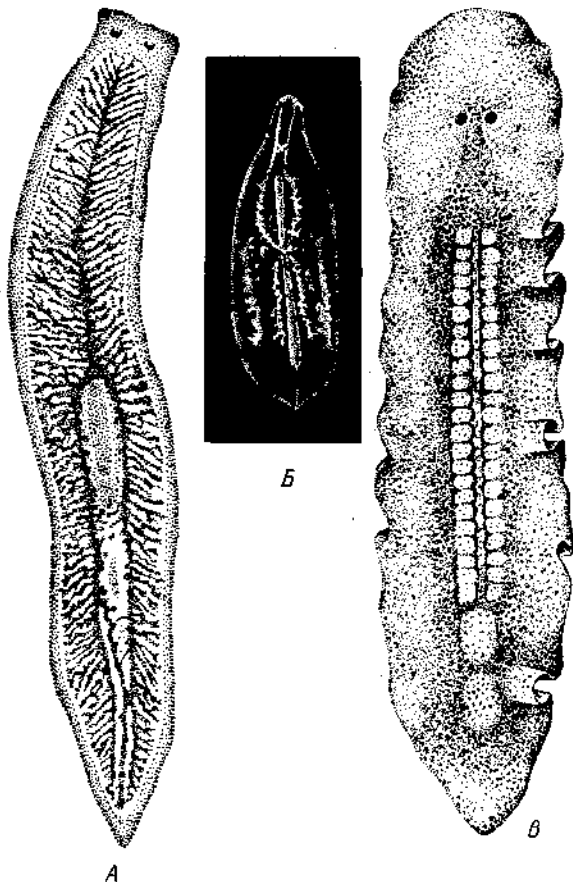


Рис. 123. Ресничные черви (Turbellaria). А — *Dendrocoelum lacteum* (Tricladida); Б — *Mesostoma ehrenbergi* (Rhabdocoela); В — *Leptoplana alcinoi* (Polycladida) (по Стрелкову)

колбочек, которые суженной частью соединены с наружным слоем (рис. 125, Б). Последний лишен ядер и представляет собой неразделенную цитоплазматическую пластинку с ресничками по свободному краю. Такой тип строения покровов называется погруженным эпителием.

С покровами турбеллярий связаны многочисленные кожные железы. Обычно это бокаловидной или грушевидной формы железистые клетки, разбросанные по всей поверхности тела или собранные в комплексы. Они могут залегать как в самом эпителии, так и погружаться в глубь тела. Одной из разновидностей кожных желез являются рабдитные клетки, содержащие блестящие, сильно преломляющие свет палочки — рабдиты. Последние лежат перпендикулярно к поверхности тела. При раздражении животного они легко выбрасываются из эпителия наружу и, сильно разбухая в воде, образуют на поверхности тела червя сгустки слизи, возможно, играющей защитную роль. Под эпителием находится эластичная основная, или базальная, мембрана — продукт выделения оснований эпителиальных клеток; она служит для придания телу определенной формы и для прикрепления мышц. Под базальной мембраной помещается сложная мышечная система, состоящая из нескольких слоев гладких мышечных волокон. Наиболее поверхностно располагается слой кольцевых мышц, несколько глубже — продольных и, наконец, диагональных мышечных волокон, идущих в двух направлениях и перекрещивающихся между собой под углом. Совокупность мышц вместе с эпителием образует кожно-мышечный мешок. Кроме того, у всех турбеллярий имеются характерные для них дорзовентральные, или спинно-брюшные, мышцы. Это пучки волокон, идущих от спинной стороны тела к брюшной и прикрепляющихся к базальной мембране обеих плоских сторон тела; таким образом, животное может сплющивать тело в спинно-брюшном направлении.

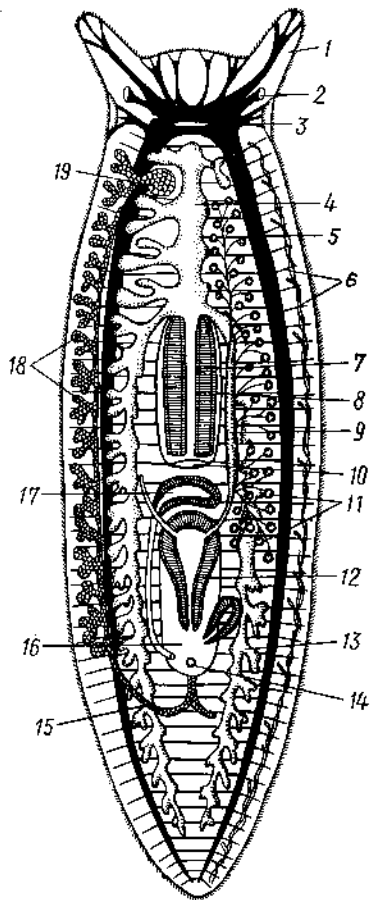


Рис. 124. Схема строения трехцветистой турбеллярии (по Граффу): 1 — щупальцевидные выросты, 2 — глаза, 3 — мозговой ганглий, 4 — передняя часть кишечника, 5 — продольный нервный ствол, 6 — поперечные нервные перемычки, 7 — глотка, 8 — глоточный карман, 9 — семяпровод, 10 — ротовое отверстие, 11 — семенники, 12 — совокупительный орган, 13 — задняя ветвь кишечника, 14 — половое отверстие, 15 — яйцевод, 16 — половая клоака, 17 — копулятивная сумка, 18 — желточники, 19 — яичник. Слева удалены семенники, справа — желточники и яичник.

Движение турбеллярий, с одной стороны, — результат бисения ресничек наружного эпителия, с другой — обуславливаются сокращением кожно-мышечного мешка. Turbellaria и ползают, и плавают. Мелкие формы главным образом плавают при помощи ресничек. Более крупные представители ползают, вытягивая, сокращая и изгибая тело.

Кнутри от кожно-мышечного мешка все промежутки между органами заполнены паренхимой — рыхлым скоплением соединительнотканых клеток, соединяющихся друг с другом своими отростками.

Между клетками имеются небольшие пространства с водянистой жидкостью, что позволяет паренхиме выполнять роль посредника в передаче продуктов пищеварения от кишечника к внутренним органам. Одновременно осуществляется и перенос продуктов обмена к выделительной системе. Кроме того, наличие многочисленных фибриллярных образований позволяет рассматривать паренхиму как опорную ткань.

Пищеварительная система состоит из передней и средней кишки, замыкающейся слепо. Рот служит не только для проглатывания пищи,

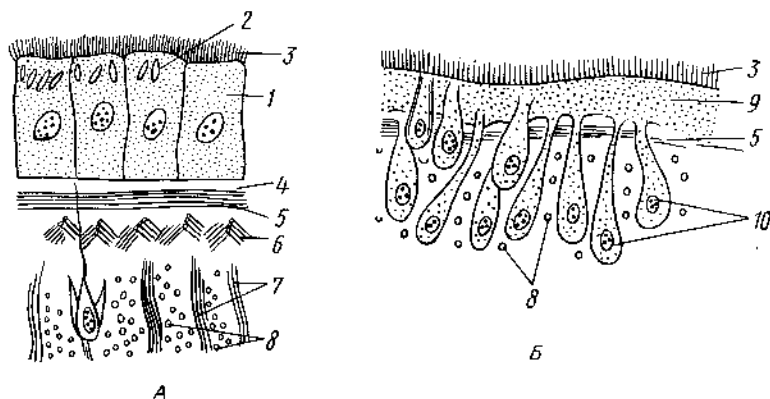


Рис. 125. Схема строения кожно-мускульного мешка. А — с типичным мерцательным эпителием, Б — с погруженным эпителием (по Граффу, схематизировано):

1 — клетки эпителия, 2 — рабдиты, 3 — реснички, 4 — базальная мембрана, 5 — кольцевые мышцы, 6 — диагональные мышцы, 7 — дорзовентральные мышцы, 8 — продольные мышцы, 9 — наружный цитоплазматический слой, 10 — погруженные участки цитоплазмы с ядрами

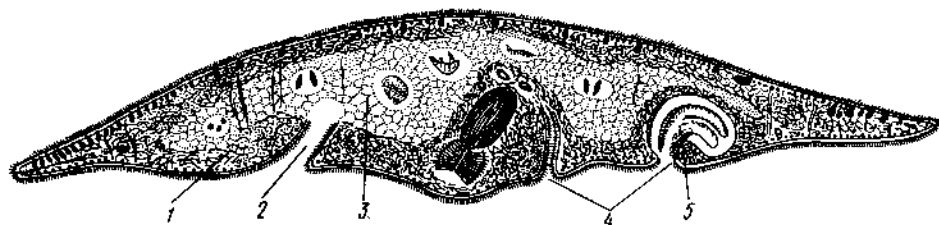


Рис. 126. Строение бескишечной турбеллярии *Convoluta* (по Бреслау):

1 — паренхима, 2 — ротовое отверстие, 3 — пищеварительная паренхима, 4 — половые отверстия, 5 — мужской совокупительный орган

но и для выбрасывания непереваренных твердых остатков. Большинство турбеллярий — хищники, питающиеся различными мелкими животными.

Рот помещается обычно на брюшной стороне тела: на небольшом расстоянии от переднего конца тела, посредине брюшной стороны, или ближе к заднему полюсу. Рот ведет в эктодермальную глотку, которая, в свою очередь, переходит в среднюю кишку. У некоторых крупных турбеллярий (например, у пресноводных планарий отр. Tricladida и у морских турбеллярий отр. Polycladida) ротовое отверстие открывается не в глотку, а в особое глубокое впячивание наружных покровов, называемое глоточным карманом (см. рис. 124, 135). Со дна кармана в его полость вдается мускулистая глотка. Она имеет вид трубки, которая может сильно вытягиваться и высовываться через рот наружу, служа для

захвата добычи. Энтодермальная средняя кишка у многих форм Turbellaria различно. У мелких турбеллярий (отр. Rhabdocoela, Macrostomida и др.) она имеет вид простого мешка или слепо замкнутой трубки (см. рис. 134, В). У крупных же форм кишечник, как правило, разветвлен. Так, у многоветвистых (Polycladida) глотка ведет в желудок, от которого во все стороны к краям тела отходят ветвящиеся каналы, слепо замкнутые на концах (см. рис. 135). У трехветвистых (Tricladida) от глотки, находящейся вблизи середины тела, отходят сразу три главные ветви кишечника (см. рис. 123, 124): одна идет прямо вперед, другие две заггибаются и по бокам глотки направляются назад; каждая из ветвей дает побочные слепые веточки. Такое строение кишечника не случайно. У мелких турбеллярий, размер которых не превышает нескольких миллиметров, продукты пищеварения легко распределяются по всему телу через рыхлую паренхиматозную ткань. У крупных же трикладид и поликладид, иногда достигающих 1—3 и даже 30 см, этот процесс чрезвычайно затруднен. У таких турбеллярий функцию распределения продуктов пищеварения по телу животного выполняют ветви кишечника, пронизывающие паренхиму во всех направлениях и непосредственно соприкасающиеся со всеми тканями и органами. В процессе переваривания пищи у турбеллярий, так же как у кишечнорастных, большое место занимает внутриклеточное пищеварение. Частицы пищи, предварительно подвергнувшись обработке секретом глоточных желез, поступают в кишечник и захватываются клетками кишечного эпителия, в которых формируются многочисленные пищеварительные вакуоли. У отряда бескишечных турбеллярий выраженная средняя кишка вообще отсутствует (рис. 126). Глотка у них вдается в несколько обособленный участок паренхимы (пищеварительная паренхима), в которой происходит внутриклеточное переваривание пищи.

Нервная система турбеллярий складывается из мозгового ганглия и отходящих от него нервных стволов. Главной особенностью этой системы, по сравнению с таковой кишечнорастных, является концентрация нерв-

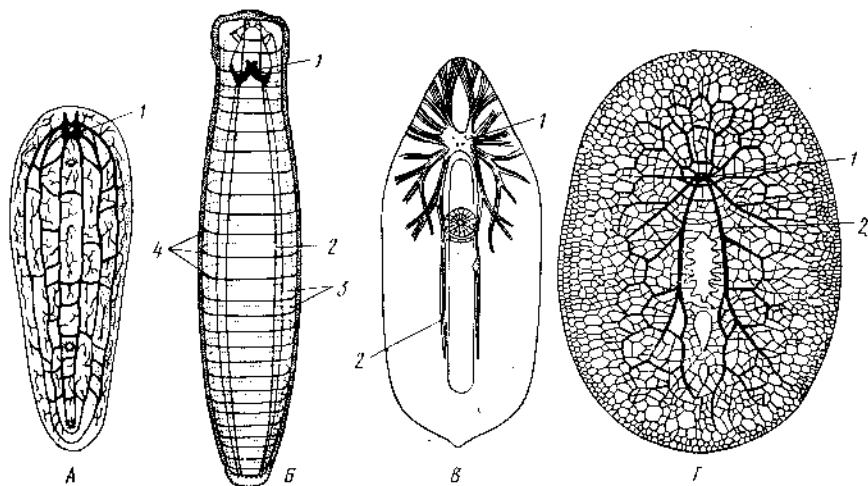


Рис. 127. Нервная система турбеллярий. А — *Convoluta* (Acoela) (из Байера); Б — *Bothrioplana* (представитель отряда, близкого к отр. Tricladida); В — *Mesostoma* (Rhabdocoela); Г — *Planocera* (Polycladida) (из Беклемишева, по разным авторам):

1 — мозговой ганглий, 2 — брюшные продольные стволы, 3 — боковые и спинные продольные стволы, 4 — поперечные перемычки

ных элементов у переднего конца тела, сопровождающаяся формированием двойного узла — мозгового ганглия. Это примитивный мозг, выполняющий роль регулирующего нервного центра. От ганглия отходят стволы, состоящие из нервных волокон и рассеянных на их протяжении нервных клеток.

Строение нервной системы турбеллярий разнообразно, что позволяет понять основные пути ее эволюции в пределах класса. У некоторых бескишечных турбеллярий (*Acoela*) нервная система еще очень просто устроена (рис. 127, А). Она представлена диффузным сплетением, расположенным очень поверхностно и несколько напоминающим первичную систему кишечнорастных. Маленький мозговой ганглий иннервирует статоцист, расположенный на переднем конце тела червя. Совершенствование этой примитивной нервной системы идет в трех главных направлениях. Прежде всего происходит упорядочивание подкожного сплетения, в результате чего обособляются первичные стволы и соединяющие их поперечные перемычки. Параллельно идет увеличение размеров и усиление роли мозгового ганглия, который из маленького узелка, иннервирующего статоцист, постепенно превращается в главный координирующий центр всего тела. Одновременно происходит погружение нервной системы в толщу паренхимы, что можно рассматривать как важное приспособление, обеспечивающее защиту ганглия и стволов от возможных повреждающих воздействий внешней среды. Наконец, следует отметить еще один важный момент в эволюции нервной системы турбеллярий. Число продольных стволов, дифференцирующихся из беспорядочного нервного сплетения, у примитивных форм довольно значительно (5—6 пар). В ходе эволюции оно уменьшается до двух и даже одной пары (рис. 127, В). Оставшиеся стволы обычно сильно развиты и отличаются значительной толщиной. Следовательно, здесь мы имеем дело с явлением олигомеризации гомологичных органов. Все продольные стволы соединены поперечными кольцевыми перемычками, так что нервная система приобретает вид правильной решетки (рис. 127, В). Такой тип строения нервной системы, свойственный и другим классам плоских червей, называется ортогоном.

У своеобразной группы многоветвистых турбеллярий (отр. *Polycladida*) мозговой ганглий сравнительно далеко отодвинут от переднего конца животного и находится между ним и серединой тела (рис. 127, Г), тогда как у трехветвистых (отр. *Tricladida*), прямокишечных (отр. *Rhabdocoela*) и некоторых других турбеллярий ганглий приближен к переднему полюсу. Соответственно с этим и расположение нервов, отходящих от ганглия, различно. У многоветвистых турбеллярий они в большом количестве (до 11 пар) расходятся звездообразно во все стороны, причем длина стволов (в связи с положением ганглия) увеличивается от передних к задним. Между соседними первичными стволами имеется система тонких перемычек, образующих сложное нервное сплетение. Два задних нервных ствола развиты более прочих, что придает нервной системе билатеральный характер. У трехветвистых от мозга тоже идет назад несколько нервных стволов, но среди них особенно выделяется пара брюшных, которые толще всех остальных; таким образом, у трехветвистых билатеральная симметрия в нервной системе сильно выражена.

Органы чувств у *Turbellaria* развиты сравнительно богато. Для осязания служит вся кожа, а у некоторых видов, кроме того, небольшие парные щупальца переднего конца тела. Механические и химические раздражения, поступающие из внешней среды, непосредственно воспринимаются длинными неподвижными ресничками, рассеянными по телу турбеллярии. Эти реснички (или жгутики) устроены принципиально так

же, как чувствительный волосок (книдоциль) стрекательных клеток кишечнорастворимых (с. 118). Однако в отличие от книдоциля они связаны с нервными клетками, отростки которых подходят к мозговому ганглию (рис. 128). Это обеспечивает общую централизованную ответную реакцию животного на раздражение. Органы чувств такого строения назы-

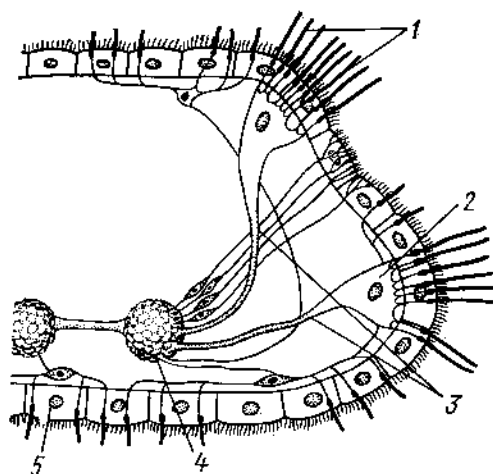


Рис. 128. Схема расположения кожных чувствительных окончаний (сенсилл) турбеллярии. Поперечный разрез головного конца (схематизировано, по Гелси):

1 — чувствительные реснички, связанные с нервными клетками, 2 — нервные клетки, 3 — отросток нервной клетки, 4 — мозговой ганглий, 5 — клетка ресничного эпителия

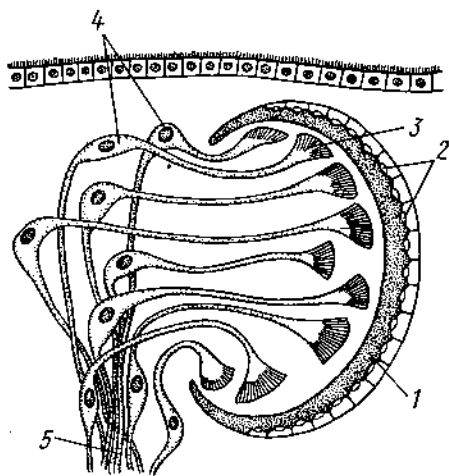


Рис. 129. Схема строения глаза турбеллярии (по Гессе):

1 — пигментный бокал, 2 — ядра клеток пигментного бокала, 3 — светочувствительная часть рецепторных клеток, 4 — ядра рецепторных клеток, 5 — нервные волокна, образующие зрительный нерв

ваются сенсиллами. У некоторых турбеллярий (*Asocla* и др.) имеются органы чувств равновесия в виде замкнутых мешочков — статоцистов со слуховым камешком из углекислой извести внутри. Статоцист помещается над мозговым ганглием. Глаза имеются почти всегда. Глаз может быть одна пара, и они лежат непосредственно над мозгом; или же их больше (несколько десятков), причем они могут окаймлять края всей передней половины тела. Глаз (рис. 129) обычно состоит из пигментного бокала, образованного одной или несколькими пигментными клетками. В полость бокала вдаётся светочувствительная часть рецепторных клеток. От них отходят нервные волокна, которые соединяются затем в зрительный нерв и направляются к мозгу. Пигментный бокал обращён своей вогнутой стороной к поверхности тела, так что световые лучи должны сначала пройти сквозь тела рецепторных клеток, прежде чем попадут на светочувствительные участки последних. Глаза подобного рода получили название обращенных, или инвертированных. Напомним, что в глазах медуз светочувствительная часть ретинальных клеток была расположена на тех их концах, которые направлены кнаружи, к источнику света — это глаза необращенные, или неинвертированные.

Органов дыхания у турбеллярий нет. Кислород, растворенный в воде, поступает в тело червя путем диффузии через всю поверхность. В этом отношении большое значение имеет уплощенная форма тела турбеллярий.

Выделительная система как отдельная система органов впервые появляется у ресничных червей (рис. 130, 131). Она представлена двумя

или несколькими каналами, каждый из которых одним концом открывается наружу. От этих главных каналов в глубь тела отходят многочисленные побочные ветви; последние дают начало более тонким протокам. Самые концевые участки всей системы представляют собой очень тонкие капальды (капилляры), проходящие внутриклеточно (они про-

призывают несколько расположенных в ряд клеток). На свободных концах капилляры замыкаются особыми довольно крупными звездчатыми клетками. От внутренней поверхности такой клетки в просвет канальца отходит пучок ресничек. Реснички все время бьют наподобие пламени свечи, колеблемого ветром, почему пучку и дали название мерцатель-

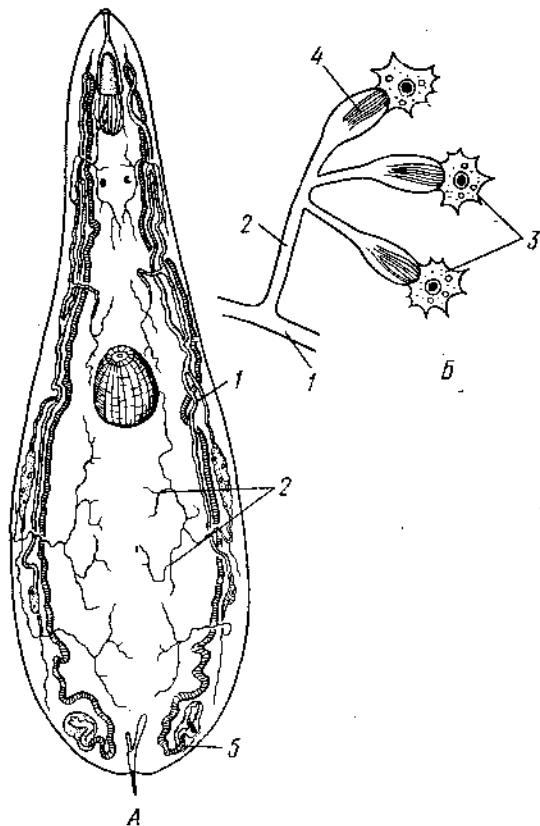


Рис. 130. Выделительная система турбеллярий. А — расположение главных выделительных каналов в теле прямокишечной турбеллярии *Gyratryx hermaphroditus* (из Райзингера); Б — схема строения протонефридиев (по Буэ и Шантон):

1 — главные продольные выделительные каналы, 2 — разветвления канальцев, 3 — звездчатые (мерцательные) клетки, 4 — мерцательное пламя, 5 — выделительные отверстия

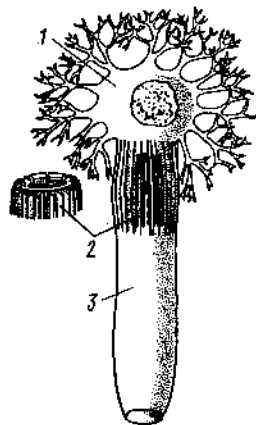


Рис. 131. Электронномикроскопическая схема строения мерцательной клетки (по Кюммелю, изменено):

1 — звездчатая часть мерцательной клетки, 2 — цитоплазматические тяжи, 3 — трубка (внутри мерцательное пламя)

ного пламени. Постоянная работа ресничек препятствует застою подлежащей удалению жидкости, которая проходит дальше по тонкому выделительному каналцу в силу законов капиллярности.

Выделительные органы в виде ветвистых каналов, замкнутых на концах звездчатыми клетками, называются протонефридиями. С помощью электронного микроскопа удалось выяснить ультраструктуру этих образований. Характерная звездчатая часть клетки переходит в трубку (рис. 131), внутри которой и расположен пучок ресничек мерцательного пламени. Начальный участок стенки трубки образован продольно расположенными плотными цитоплазматическими тяжами; тончайшие щелевидные просветы между ними затянуты слизистой пленкой. Именно в

этом участке протонефридия и происходит просачивание в каналец жидкости из окружающей паренхимы. Протонефридии образуются за счет эктодермы. Функция их, по-видимому, заключается не столько в удалении из организма жидких продуктов обмена веществ, сколько в регуляции осмотического давления. Этим объясняется особенно сильное развитие протонефридиев у пресноводных турбеллярий. В их ткани вследствие разницы осмотического давления между клетками тела и внешней средой непрерывно поступает вода, избытки которой и выводятся наружу протонефридиями. У примитивных морских турбеллярий (отр. Acoela) специальных органов выделения еще нет и удаление экскретов осуществляется подвижными клетками — амебоцитами, которые, «нагрузившись» продуктами обмена, выходят наружу через кожные покровы.

Половая система ресничных червей гермафродитна и нередко сложно устроена (см. рис. 124, 134, 135). Главное усложнение по сравнению с кишечнополостными — образование специальных выводных протоков, служащих для выведения половых клеток наружу. Для большинства турбеллярий характерно также наличие компактных половых желез, обладающих собственными оболочками. Большое разнообразие в строении половой системы турбеллярий не позволяет дать единую характеристику этой системы. Приведенное ниже описание составлено главным образом на базе организации многоветвистых и трехветвистых (*Polycladida* и *Tricladida*).

Мужская система состоит из многочисленных небольших мешочков, семенников, рассеянных в паренхиме. От семенников отходят семявыносящие каналы, которые с каждой стороны тела впадают в один продольный проток — семяпровод. Оба семяпровода, идущие по бокам глотки и позади нее, соединившись, образуют семяизвергательный канал, залегающий внутри мускулистого совокупительного органа (*penis*), который впадает в особое впаивание на теле — половую клоаку; последняя открывается наружу отверстием, через которое совокупительный орган может высовываться наружу. В половую клоаку впадают и женские половые протоки.

Женская половая система содержит или много очень мелких яичников, или их только два, или всего один. Уменьшение числа яичников часто происходит оттого, что большинство их утрачивает способность производить настоящие яйцевые клетки и превращается в так называемые желточники, поставляющие лишь питательные вещества. Можно представить себе, как возникло такое изменение в строении и функционировании яичников в процессе эволюции турбеллярий. По-видимому, часть половых клеток каждого из первоначально многочисленных яичников не развивалась, а шла на питание растущих ооцитов (такие отношения бывают у некоторых примитивных турбеллярий). Впоследствии же совершалась дифференцировка яичников на собственно яичник, производящий ооциты, и желточники, клетки которых — желточные клетки — гомологичны ооцитам, но утратили способность к оплодотворению и развитию. Они набиты большим количеством питательных веществ и входят в состав сложного яйца (см. ниже), где служат для питания развивающегося зародыша. От яичников отходят два канала яйцевода, направляющихся кзади и попутно принимающих тонкие протоки желточников. Позади глотки оба яйцевода соединяются в один канал — влагалище, который открывается в половую клоаку. Наконец, нередко в половую клоаку впадает еще небольшой мешочек, называемый копулятивной сумкой, в которую при оплодотворении поступает семя другой особи. Каждая оплодотворенная яйцеклетка окружается группой жел-

точных клеток и вместе с ними покрывается общей скорлупой. В результате образуются сложные (т. е. состоящие из разнородных клеточных элементов) яйца. Они характерны не только для многих турбеллярий, но и для других плоских червей.

Оплодотворение внутреннее, причем совокупительный орган одной особи вводится в половую клоаку другой, функционирующей в данный момент как самка.

Детали устройства половой системы у разных групп ресничных червей могут варьировать. Так, далеко не у всех турбеллярий происходит разделение женских половых желез на яичники и желточники. Многочисленные семенники нередко подвергаются олигомеризации, и число их низводится до двух (например, в отряде *Rhabdocoela*). Особого внимания заслуживает крайне примитивно устроенная половая система бескишечных турбеллярий. Половые клетки их лежат прямо в паренхиме, не образуя оформленной железы (см. рис. 134). Нередко отсутствуют и половые протоки. У некоторых примитивных бескишечных турбеллярий (отр. *Ascoela*), по-видимому, еще нет половых отверстий и яйца выводятся через разрыв стенки тела или через рот, что напоминает соответствующий процесс, наблюдаемый у кишечнополостных. Своеобразен и способ оплодотворения, при котором совокупительный орган одной особи вбуравливается прямо в кожу и паренхиму другой, куда и выпускает сперматозоиды. Последние затем уже самостоятельно доходят до яиц и оплодотворяют их. Необычайное разнообразие устройства половых протоков у турбеллярий убедительно свидетельствует, что такая система образований впервые развилась в пределах данной группы. Половые протоки — новоприобретенные турбеллярий, связанное с переходом к ползающему образу жизни. Мы застаем турбеллярий в тот момент их эволюции, когда половая система находится «в поисках» новых наиболее выгодных и удобных форм выведения половых продуктов наружу или введения их в тело партнера во время полового процесса.

Размножение и развитие. В большинстве случаев размножение только половое. Эмбриональное развитие в разных отрядах ресничных червей сильно различается. Обычно яйца испытывают полное, но неравномерное дробление, напоминающее спиральный тип дробления кольчатых червей (см. далее). Бластомеры яйца еще до образования гастролы дифференцированы на микромеры, из которых получается в дальнейшем эктодерма, и на 4 макромера, дающих начало эпидерме и мезодерме.

У морских турбеллярий отр. *Polycladida* развитие сопровождается метаморфозом. Из яйца выходит так называемая мюллеровская личинка (рис. 132), отличающаяся от взрослой особи многими существенными признаками.

Тело личинки яйцевидно, а не сплющено в спинно-брюшном направлении, кишечник неразветвленный, в виде простого мешка. Особенно же характерно присутствие вокруг середины тела, немного впереди рта, венчика из 8 довольно длинных лопастей, по

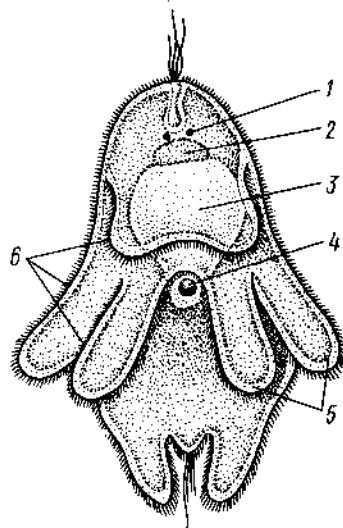


Рис. 132. Мюллеровская личинка (из Байера):

1 — глаза, 2 — мозговой ганглий, 3 — мешковидный кишечник, 4 — ротовое отверстие, 5 — лопасти, 6 — предротовой мерцательный венчик

свободному краю которых проходит пояс сильно развитых ресничек. Совокупность ресничек образует сплошной предротовой мерцательный венчик. Личинка ведет свободноплавающий планктонный образ жизни и, лишь превратившись постепенно в маленькую турбеллярию, опускается на дно. У прочих ресничных червей развитие прямое.

Некоторые турбеллярии (отр. *Macrostomida*) способны к бесполому размножению посредством повторного поперечного деления. Деление начинается поперечной перетяжкой тела позади глотки (рис. 133). Еще до полного отделения задней половины тела в последней замечается закладка органов, которые впоследствии регенерируют, и образуется целое животное. Позади перетяжки от эктодермы обособляется парная кучка клеток — первый зачаток мозгового ганглия; над ним формируются глаза, а немного позади закладывается зачаток глотки. Только после этого наступает деление. Так как закладка и образование органов происходят заранее, то обе особи (получающиеся в результате деления) сразу же становятся способными питаться, воспринимать раздражения и т. д. У многих турбеллярий отделение задней половины от передней задерживается настолько, что каждый из будущих дочерних индивидов успевает начать подготовку к новому делению. Таким путем у *Microstomum* и некоторых других составляются цепочки из 4, 8 и даже 16 особей, расположенных в один ряд; впоследствии цепочка разрывается на отдельные особи. Такие цепочки носят характер как бы временных колоний.

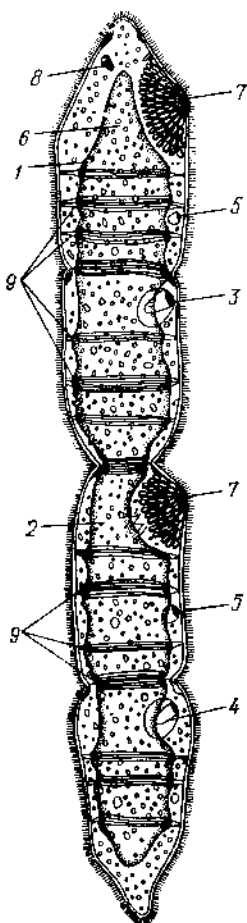


Рис. 133. Турбеллярия *Microstomum* (*Macrostomida*) в состоянии деления — цепочка из 16 особей (из Граффа):

1 — передняя (материнская) особь, 2 — задняя (1-я дочерняя) особь, 3, 4 — дочерние особи, отделившиеся от двух первых и частично уже сформированные, 5 — начальные стадии отделения новых дочерних особей, 6 — кишечник, 7 — глотка, 8 — глаза, 9 — границы между формирующимися особями

Классификация. До недавнего времени была широко принята старая система классификации турбеллярий, по которой этот класс на основании особенностей строения кишечника делился на отряды бескишечных, многоветвистых, трехветвистых и прямокишечных. В настоящее время классификация основательно переработана и насчитывает 12 отрядов. Назовем лишь главнейшие из них.

Отряд 1. Бескишечные (Acoela) — очень мелкие, преимущественно морские формы, характеризующиеся рядом примитивных черт организации (отсутствие кишечника, роль которого выполняет пищеварительная паренхима, отсутствие протонефридиев, поверхностное расположение нервного сплетения, примитивное строение половой системы и др.). Имеют статоцист. Некоторые Acoela содержат в паренхиме многочисленные симбиотические одноклеточные водоросли зоохлореллы, придающие телу зеленую окраску. Представитель: *Convoluta* (рис. 134, А), обычная форма морских побережий, объект многочисленных физиологических исследований.

Отряд 2. Макростомиды (Macrostomida) — мелкие пресноводные и морские турбеллярии с мешковидным кишечником. Половая система примитивна (нет обособленных желточников). Главные представители: *Macrostomum* и *Microstomum*. Последним свойственно бесполое размножение путем поперечного деления, сопровождающегося образованием цепочки особей (см. рис. 133).

Отряд 3. Гнатостомулиды (Gnathostomulida) — своеобразная группа мелких турбеллярий, обитающих в песке морских побережий. Имеют мешковидный кишечник и пару хитиновых челюстей, расположенных в глотке. Характерная особен-

ность отряда — строение покровного эпителия, клетки которого несут реснички, а жгутики (каждая клетка снабжена одним жгутиком). К примитивным чертам строения гнатостомулид следует отнести поверхностное расположение нервной системы, отсутствие протонефридиев, отсутствие обособленных желточников. Представитель: *Gnathostomula* (рис. 134, Б).

Отряд 4. Многоветвистые (Polycladida) — морские, нередко сравнительно крупные (до 15 см) турбеллярии, обладающие листовидной формой тела. С их крупными размерами связана разветвленность кишечника (см. выше) и множественность половых желез (рис. 135). В строении половой системы поликладид есть некоторые примитивные черты — отсутствие обособленных желточников, а у некоторых видов — и половых протоков и т. д. Тропические представители поликладид, особенно обитатели коралловых рифов, характеризуются яркой и пестрой окраской. В наших северных морях обычна *Leptoplana* (см. рис. 123, В). Развитие идет с метаморфозом (см. рис. 132).

Отряд 5. Трехветвистые, или планарии (Tricladida) — многочисленный и богатый представителями отряд. Тело листовидное или лентовидное. Для половой системы характерно наличие многочисленных семенников, двух яичников и множества желточников. Средняя кишка трехветвиста. Преимущественно пресноводные формы, к которым принадлежат наиболее известные наши турбеллярии: молочно-белая планария *Dendrocoelum lacteum* 2—3 см длины (см. рис. 123, А), темная *Polycelis* с многочисленными глазами, окаймляющими переднюю половину тела, и др. Немногие Tricladida живут в морях (например, *Procerodes lobata* с весьма правильным, повторяющимся расположением многих органов по продольной оси тела). Некоторые тропические виды, например *Bipalium*, приспособлены к наземному образу жизни, встречаются под листьями, в сырой земле и т. п. Наземные Tricladida могут иногда достигать 30 см длины. Особенно богато планариями озеро Байкал, где они достигают значительных размеров и встречаются на глубине до нескольких сотен метров.

Отряд 6. Прямокишечные (Rhabdozoela, или Neorhabdozoela). Очень мелкие (0,5—

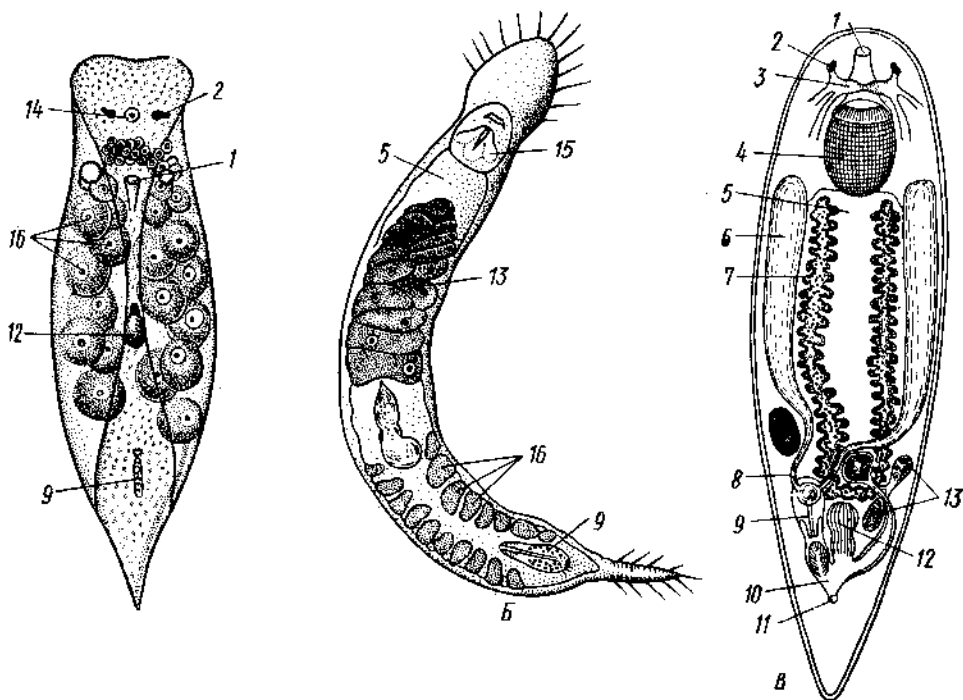


Рис. 134. Представители разных отрядов турбеллярий. А — бескишечная турбеллярия *Convoluta* (по Граффу); Б — представитель отряда гнатостомулид *Gnathostomula* (по Аксу); В — прямокишечная турбеллярия *Dalyella viridis* (по Бреслау):

1 — ротовое отверстие, 2 — глаза, 3 — мозговой ганглий, 4 — глотка, 5 — кишечник, 6 — семенники, 7 — желточники, 8 — семяпроводы, 9 — совокупительный орган, 10 — половая клоака, 11 — половое отверстие, 12 — копулятивная сумка, 13 — яичники, 14 — статост. 15 — хитиноподобные челюсти, 16 — половые клетки, лежащие в паренхиме

5 мм) животные (см. рис. 134, В) с телом большей частью лишь слабо приплюснутым, почти цилиндрическим или веретеновидным. Многие из них хорошо плавают в воде при помощи бисения покрывающих тело ресниц. Характерную черту организации образует прямой, слепо замкнутый сзади кишечник.

Ротовое отверстие обычно расположено у переднего конца тела. Над глоткой помещается небольшой мозговой ганглий, от которого идут назад 3, 2 или даже 1 пара

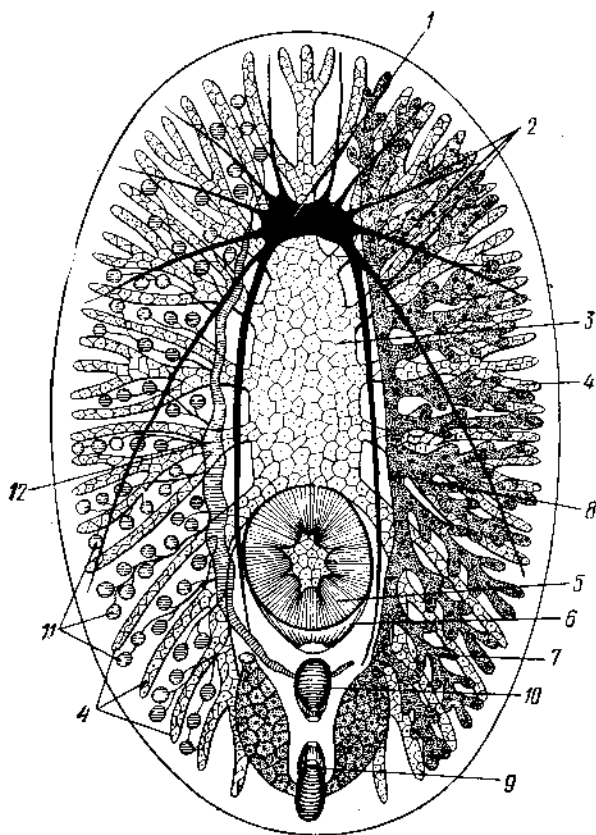


Рис. 135. Организация Polycladida (по Граффу):

1 — мозговой ганглий, 2 — продольные нервные стволы, 3 — средняя часть кишечника, 4 — боковые ветви кишечника, 5 — глотка, 6 — глоточный карман, 7 — яичники, 8 — яйцевод, 9 — женское половое отверстие, 10 — совокупительный орган, 11 — семенники, 12 — семяпровод. На рисунке слева удалены яичники, справа — семенники

нервных стволов. Из органов чувств большей частью имеется пара очень просто устроенных глазков в переднем конце тела. Выделительную систему образует 1 пара каналов с двумя отверстиями. В половой системе характерно массивное строение гонад, которые чаще всего состоят из одной пары семенников, яичников и желточников. Расположение мужского и женского половых отверстий весьма варьирует. При этом в ряде случаев женская половая система помимо протока, служащего для выделения яиц, имеет другой проток специально для совокупления — влагаллице. Мы даем столь подробное описание этого отряда ввиду того, что этой группе ресничных червей придается в настоящее время большое филогенетическое значение как исходной группы для других классов червей, с чем мы ознакомимся позже.

Прямокишечные встречаются в пресных водах, морях и на суше (во мху). Имеются и паразитические формы, поселяющиеся на моллюсках и других беспозвоночных.

Отряд 7. Темноцефалы (Themnoscephalida). Эктопаразиты трошических пресноводных ракообразных, моллюсков, водных черепах. Мелкие, несколько миллиметров длиной, уплощенные с вытянутым телом черви, обладающие спереди пучком щупалец (рис. 136, А), а сзади прикрепительной присоской с клейкими железами. Покровы лишены

ресничек. В организации темноцефал есть много общего с прямокишечными турбелляриями, тем не менее их систематическое положение спорно. Ранее их помещали среди сосальщиков, позднее выделяли в самостоятельный класс. Сейчас большинство исследователей считают темноцефал турбелляриями, сильно измененными паразитическим образом жизни.

Отряд 8. Удонеллиды (Udonellida). Мелкие морские турбеллярии, тело которых имеет лишь несколько миллиметров в длину и несет на заднем конце большую присоску (рис. 136, Б), снабженную клейкими железами (приспособление к паразитическому образу жизни). Удонеллиды поселяются на теле рачков, которые, в свою очередь, являются паразитами рыб. Ротовое отверстие ведет в глотку и кольцевидный кишечник, огибающий комплекс половых желез. Развитие прямое. Систематическое положение удонеллид спорно.

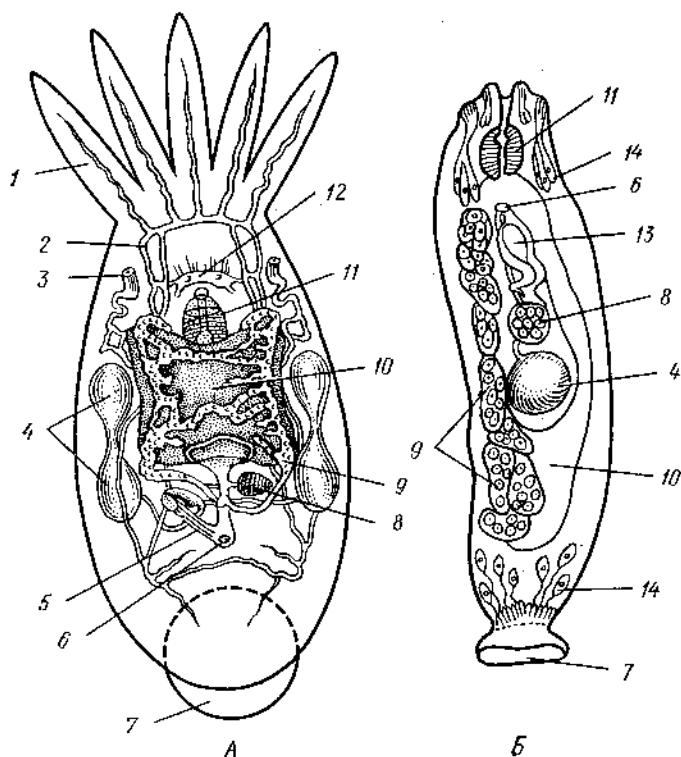


Рис. 136. Паразитические турбеллярии. А — организация *Themnosphaera* (по Бреслау); Б — удонеллиды (*Udonellida*): 1 — лучок щупалец, 2 — выделительный канал, 3 — экскреторное отверстие, 4 — семенники, 5 — копулятивный орган, 6 — половое отверстие, 7 — присоска, 8 — яичник, 9 — желточник, 10 — кишечник, 11 — глотка, 12 — мозговой ганглий, 13 — зрелое яйцо, 14 — железистые клетки

Происхождение турбеллярий. При рассмотрении турбеллярий мы сталкиваемся с важными вопросами возникновения билатеральной симметрии и происхождения всего типа плоских червей. По вопросу о происхождении турбеллярий наибольшее распространение получили две теории. Долгое время популярностью пользовалась теория Лапга, которая основывается на сходстве организации многоветвистых турбеллярий и гребневиков. И те и другие движутся при помощи ресничек, у обеих групп пищеварительная система устроена по общему типу, состоит из глотки, желудка и отходящих от него слепых ветвей. Подобно гребневикам, некоторые турбеллярии имеют расположенный над мозгом орган

чувства равновесия (статоцист). Наконец, в развитии гребневиков имеются наметки на закладку третьего зародышевого листка — мезодермы, который уже отчетливо выражен у турбеллярий. Сходство турбеллярий и гребневиков казалось очень убедительным при сравнении поликладид с видом *Coeloplana metschnikovi*, который был описан русским зоологом А. О. Ковалевским. *Coeloplana*, как и турбеллярии, сплошь покрыта мелкими ресничками, лишена гребных пластинок, листовидно сплюснута и может не только плавать, но и ползать по субстрату; кишечник ее сильно разветвлен. По мнению Ланга, эти гребневики обнаруживают известный переход к организации, характерной для отр. Polycladida, и дают ключ к пониманию происхождения плоских червей. Однако теория Ланга во многих отношениях уязвима. В основу филогенетического древа турбеллярий она ставит сложно устроенных поликладид, в то же время примитивных Acoela рассматривает как вторично упрощенных животных. Основываясь на внешнем сходстве и на строении кишечника обеих групп, теория оставляет без внимания особенности строения половой системы и других органов турбеллярий. Кроме того, данные по эмбриональному развитию поликладид и гребневиков, сравнительный анализ соответствия осей тела этих животных показали несостоятельность теории Ланга.

Вторая теория происхождения турбеллярий, выдвинутая Граффом и впоследствии модернизированная и дополненная известным советским зоологом В. Н. Беклемишвым, получила более широкое распространение. В этом случае исходным считается отряд Acoela, характеризующийся множеством примитивных признаков организации. Отсутствие кишечника позволяет сравнивать Acoela с планулой (или точнее с паренхимулой) кишечноротовых и высказать предположение о происхождении турбеллярий от каких-то сходных с ней предков. Это могли быть личинки древних кишечнораотовых, начавшие размножаться еще до превращения их во взрослую форму (способность к размножению на стадии личинки — явление распространенное и называется неотенией). Дальнейшее усложнение таких неотенических личинок постепенно привело к появлению черт строения, характерных для низших турбеллярий. У паренхимул, как известно, нет кишечной полости, и легко представить себе возможность превращения их энтодермы в пищеварительную паренхиму Acoela.

Однако и эта теория, на наш взгляд, не лишена недостатков. Дело в том, что личинка кишечнораотовых представляет собой специализированную расселительную личинку, вторично утратившую способность к питанию. Развивающийся из нее полип начинает заглатывать пищу лишь после прикрепления личинки к субстрату и окончательного формирования гастральной полости и ротового отверстия. Приняв теорию Граффа, приходится допустить, что паренхимула не только начала размножаться неотенически, но и вернулась к более примитивному типу питания, который, по-видимому, был свойствен фагоцителлообразным предкам многоклеточных. Эти натяжки отпадают сами собой, если мы примем, что бескишечные турбеллярии ведут свое начало не от неотенических личинок кишечнораотовых, а непосредственно от фагоцителлы (с. 93) или подобных ей примитивных многоклеточных организмов.

По-видимому, филогенетические взаимоотношения между низшими группами Metazoa (кишечнораотовыми и бескишечными ресничными червями) можно представить следующим образом. И тип Coelenterata, и примитивные ресничные черви произошли от фагоцителлообразных предков. В первом случае предковые формы прикреплялись к субстрату, теряя при этом способность активно передвигаться. За счет расхожде-

ния клеток фагоцитобласта (с. 93) у них формируется гастральная полость, выстланная энтодермой, и прорывается ротовое отверстие. Таким образом, мы приходим к исходному полипоидному организму, характерному для кишечнополостных (с. 116), и только у их расселительной личинки сохраняются отчетливо выраженные признаки предковых форм (с. 577).

Во втором случае первичные многоклеточные организмы не прикреплялись к субстрату, а ложились на него боковой поверхностью тела, сохраняя при этом способность к передвижению. Появление постоянного ротового отверстия, превращение фагоцитобласта в пищеварительную паренхиму и развитие примитивных форм полового размножения приводят нас к целообразным предкам двусторонне-симметричных животных, которые, по-видимому, и дали начало настоящим бескишечным турбелляриям. Отсутствие у последних специальных органов выделения, оформленных (одетых оболочкой) гонад и половых протоков, выведение половых продуктов путем разрыва стенки тела или через рот — все эти и другие примитивные особенности Acoela могут найти свое объяснение в исходной простоте организации их фагоцителлообразного предка.

Переход первичных форм к придонному ползающему образу жизни привел к изменению лучистой симметрии тела на билатеральную. У прикрепленных и пассивно плавающих планктонных животных все стороны тела вокруг главной оси находятся в одинаковом отношении к захвату пищи, раздражению внешними стимулами и т. д. Когда же подвижные фагоцителлообразные организмы оказались на дне, эти отношения изменились. Сторона тела, соприкасающаяся с субстратом, стала брюшной, а конец, направленный при ползании вперед, оказался в особых условиях в смысле получения раздражений извне, что послужило причиной развития морфологических отличий спинной и брюшной сторон тела, а на переднем конце постепенно сконцентрировались нервные элементы и образовался мозг. Рот, который у исходных форм, так же как и у планул кишечнополостных, прорывался на заднем конце тела, с переходом предков турбеллярий к ползанию, вероятно, сместился на брюшную поверхность. Это должно было облегчить подбирание пищевых частиц с субстрата. Однако дифференцировка переднего конца тела, на котором оказались сосредоточены органы чувств, сделала более выгодным (в смысле поисков пищи, а с переходом к хищничеству — и захвата добычи) переднее положение ротового отверстия. Очевидно, в ходе эволюции турбеллярий происходил процесс постепенного смещения рта, сохранившего свое положение на брюшной стороне, к переднему концу тела. Отражение этого процесса можно видеть в разнообразии положения ротового отверстия у разных групп современных турбеллярий. Совокупностью всех перечисленных изменений в конце концов определилось возникновение у предков ресничных червей билатеральной симметрии.

В пределах самого класса турбеллярий эволюция пошла по пути развития нервной системы и органов выделения, совершенствования половой системы и других систем органов. Большую роль в этих процессах играло явление олигомеризации (уменьшалось исходно большое число нервных стволов, выделительных каналов, глаз, гонад и т. д.).

КЛАСС II. СОСАЛЬЩИКИ (TREMATODA)

Класс сосальщиков состоит целиком из паразитов, поселяющихся во внутренних органах беспозвоночных и позвоночных животных. К сосальщикам относится около 4000 видов.

Организация сосальщиков крайне напоминает таковую турбеллярий, так что при описании некоторых систем органов мы ограничимся лишь краткими дополнениями (рис. 137).

Размеры сосальщиков большей частью измеряются миллиметрами, но иногда черви бывают крупнее. Так, печеночная двуустка достигает 5 см. Наиболее велики некоторые сосальщики из рыб, например представители сем. *Didymozoidae*, длина тела которых достигает 1,5 м.

Строение. Форма тела чаще всего листовидная. Характерно наличие присосок, от которых происходит и название самого класса. Это блюдцеобразные ямки, обведенные мускульным валиком, содержащим сложную систему мышечных волокон. Действием этих мышц полость присоски может уменьшаться и увеличиваться.

Обычно имеется одна присоска на переднем конце тела (в глубине ее помещается рот) и одна присоска на брюшной стороне — соответственно ротовая и брюшная присоски. Это органы прикрепления,

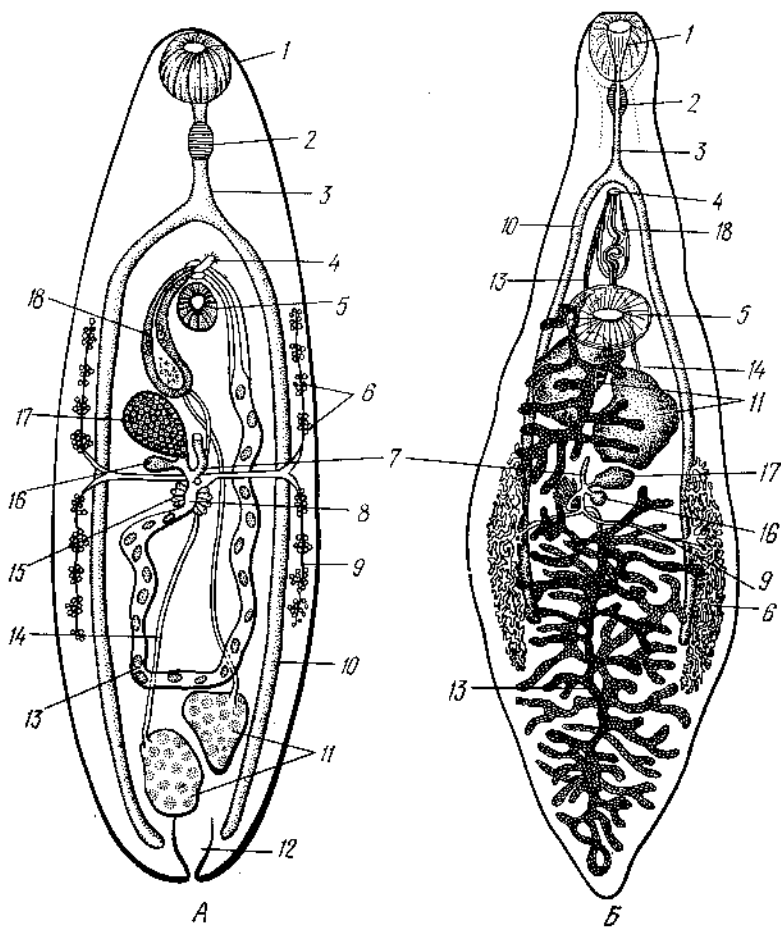


Рис. 137. Организация дигенетических сосальщиков. А — схема строения сосальщика (по Смитту); Б — организация ланцетовидной двуустки (*Discrocoelium dendriticum*) (по Кестнеру):

1 — ротовая присоска, 2 — глотка, 3 — пищевод, 4 — половое отверстие, 5 — брюшная присоска, 6 — желточники, 7 — лауреров канал, 8 — оотип, 9 — желточный проток, 10 — ветви кишечника, 11 — семенники, 12 — экскреторный пузырь, 13 — матка, 14 — семяпроводы, 15 — скорлуповые железы, 16 — семяприемник, 17 — яичник, 18 — совокупительный орган

с помощью которых сосальщики удерживаются в теле животного хозяина.

Покровы трематод — тегумент — представлены погруженным эпителием (с. 150), но в отличие от такового турбеллярий лишены ресничек. Эта особенность, по-видимому, связана с паразитическим образом жизни трематод. Наружная часть покровов представляет безъядерную цитоплазматическую пластинку, содержащую многочисленные митохондрии и вакуоли. При помощи цитоплазматических тяжей этот слой соединяется с погруженными в паренхиму участками цитоплазмы, в которых помещаются ядра (рис. 138). В цитоплазматической пластинке нередко имеются кутикулярные шипики — дополнительные органы прикрепления паразитов. Этот слой подостлан базальной мембраной, за которой следуют кольцевые и продольные мышцы. Мускулатура и паренхима устроены так же, как у ресничных червей. Сосальщики сравнительно мало подвижны.

Пищеварительная система. Рот, находящийся на переднем конце тела, ведет в мускулистую эктодермальную глотку, а та продолжается в узкий пищевод. Энтодермальная средняя кишка чаще всего слагается из двух ветвей, отходящих от пищевода и тянущихся по бокам тела кзади, где обе ветви заканчиваются слепо. У трематод, отличающихся крупными размерами, например у печеночной двуустки (*Fasciola hepatica*), кишечник многократно ветвится (рис. 139, Б). Это облегчает процесс распределения продуктов пищеварения в парасиматозном теле животного (с. 152).

Нервная система (рис. 140) состоит из парного мозгового ганглия, от которого вперед отходят нервы к переднему концу тела и ротовой присоске, а назад — три пары продольных нервных стволов. Самые все-го развиты брюшные стволы, достигающие значительной толщины. Все продольные стволы соединены кольцевыми перемычками, образуя нервную систему типа ортогона.

Органы чувств развиты крайне слабо, что определяется паразитизмом этих червей. У личинок сосальщиков, некоторое время свободно плавающих в воде, нередко имеются небольшие глазки (одна или две пары), устроенные по типу таковых турбеллярий. Кожные рецепторы (сенсиллы), построенные так же, как у турбеллярий, развиты преимущественно у свободных личинок.

Выделительная система (рис. 141) протонефридиального типа и состоит обычно из пары главных собирательных каналов, от которых расходятся в разные стороны многочисленные веточки, заканчивающиеся

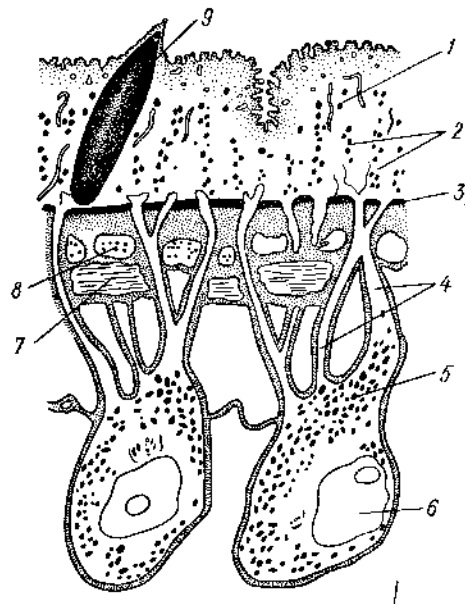


Рис. 138. Схема строения покровов трематод по данным электронной микроскопии (по Тредгольду):

1 — наружная безъядерная цитоплазматическая пластинка. 2 — митохондрии. 3 — базальная мембрана. 4 — цитоплазматические тяжи, соединяющие наружную и погруженную части эпителия. 5 — погруженные участки цитоплазмы с ядрами (6). 7 — продольные мышцы. 8 — кольцевые мышцы. 9 — кутикулярный шипик (продольный срез)

звездчатыми клетками с мерцательным пламенем. Главные каналы открываются на заднем конце тела в общий резервуар — мочевой пузырь, а последний — выделительным отверстием наружу.

Половая система в деталях варьирует, так что удобнее подробно разобрать один частный случай, например половой аппарат ланцетовидной двуустки (*Dicrocoelium dendriticum*; см. рис. 137, Б). Мужской отдел образован двумя (у громадного большинства сосальщиков) округлыми семенниками, лежащими позади брюшной присоски. От них идут вперед два семяпровода, сливающихся впереди брюшной присоски и образующих извитой семяизвергательный канал; последний пропизывает мускулистый совокупительный орган, способный выпячиваться из тела наружу. Он направлен своим концом в особое мешковидное впячивание стенки тела — половую клоаку.

Яичник всегда один и в данном случае лежит несколько позади семенников. Короткий яйцевод ведет от него к небольшому мешочку — оотипу,

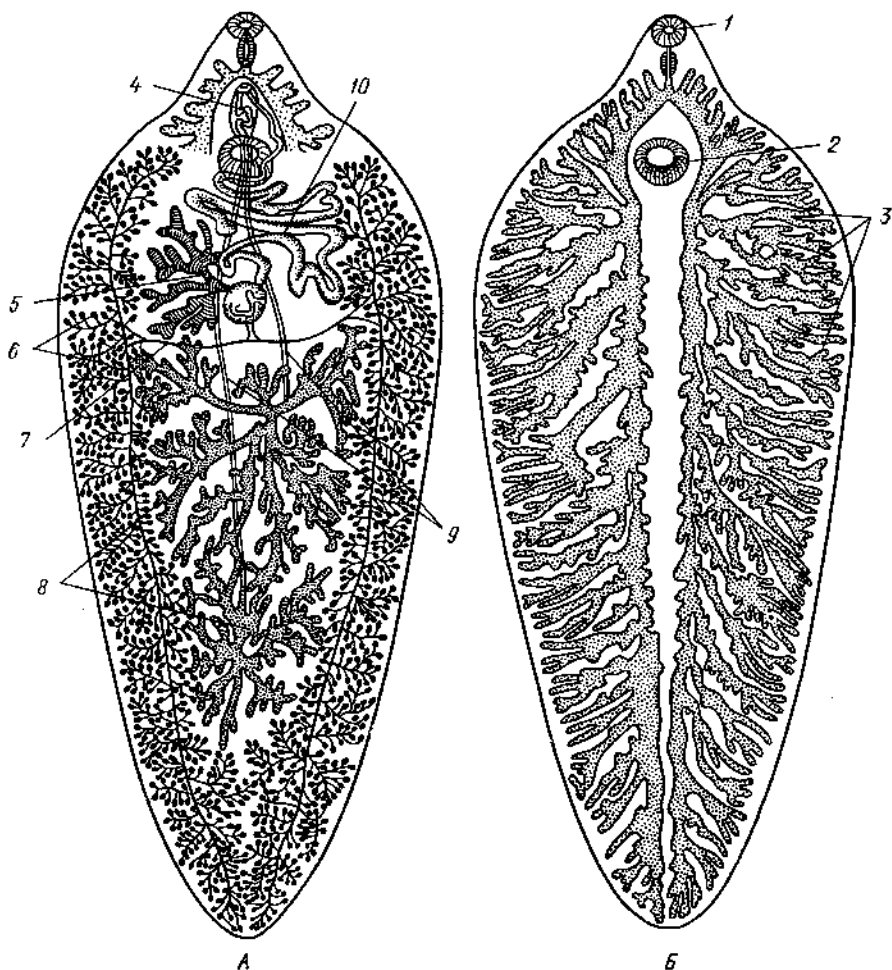


Рис. 139. Печеночная двуустка *Fasciola hepatica* (из Чендлера). А — строение половой системы; Б — пищеварительная система:

1 — ротовая присоска, 2 — брюшная присоска, 3 — разветвленный кишечник, 4 — совокупительный орган, 5 — яичник, 6 — желточники, 7 — желточные протоки, 8 — семенники, 9 — семяпровод, 10 — матка

в который впадает большинство протоков женской половой системы. По бокам тела лежат гроздевидные желточники с заключенным в них питательным материалом; два протока желточников сходятся поперек тела к оотипу и впадают в него; от оотипа же отходит длинный извитой канал — матка, идущая сначала назад, потом поворачивающаяся обрат-

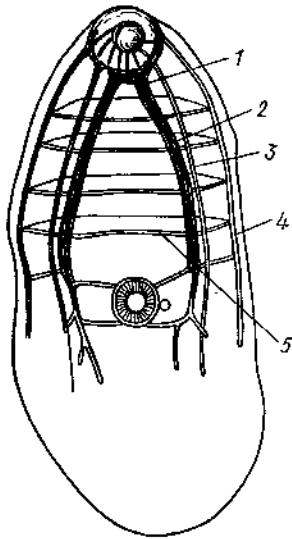


Рис. 140. Нервная система трематоды *Microphalus* (из Белопольской, изменено):

1 — мозговой ганглий, 2 — брюшные нервные стволы, 3 — спинные нервные стволы, 4 — боковые нервные стволы, 5 — поперечные перемычки

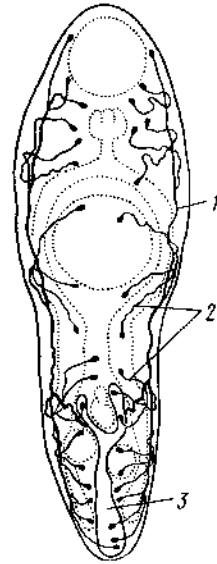


Рис. 141. Стросние выделительной системы трематод (по Оденнунгу):

1 — главные боковые каналы выделительной системы, 2 — протонефридиальные каналы, заканчивающиеся метациркарными клетками, 3 — мочевой пузырь

но вперед и открывающаяся рядом с совокупительным органом в половую клоаку. Матка набита оплодотворенными и развивающимися яйцами. Оотип сообщается также с небольшим пузырьком — семяприемником и с коротким лауреровым каналом, который другим своим концом открывается наружу на спинной стороне тела сосальщика. Наконец, оотип окружен мелкими, так называемыми скорлуповыми железами.

У отдельных представителей трематод половая система иногда может отличаться от изображенной схемы рядом признаков: яичник ветвится (см. рис. 139, А), семенник непарный, половая клоака может помещаться на заднем конце тела и т. д.

Сформированные яйца поступают из яичника в оотип, где и происходит оплодотворение их. Осеменение осуществляется введением совокупительного органа в матку, через которую сперматозоиды проникают в семяприемник, а оттуда в оотип. Лауреров канал, которому прежде отводили роль влагалища, служит скорее для удаления из тела избытка могущего скопиться в оотипе семени. Из желточников проникают по их протокам в оотип желточные клетки, цитоплазма которых заполнена питательным материалом (гликогеном). Каждое оплодотворенное яйцо окружается группой таких клеток. Затем весь комплекс одевается плот-

ной скорлупой — образуется сложное яйцо подобно тому, как это имеет место у турбеллярий. Яйцевая скорлупа формируется за счет особых гранул, содержащихся в желточных клетках. Что касается скорлуповых железок, то они, по-видимому, выделяют водянистую жидкость, которой заполняется матка. Вполне сформированное сложное яйцо посту-

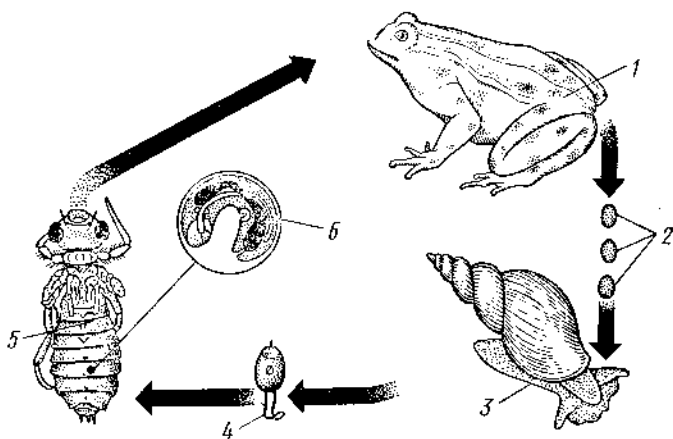


Рис. 142. Схема типичного жизненного цикла дигенетического сосальщика (по Смитю, изменено):

1 — окончательный хозяин (лягушка), в котором паразитируют половозрелые сосальщики гермафродитного поколения (мариты), 2 — яйца сосальщика, выходящие из кишечника хозяина в воду, 3 — первый промежуточный хозяин (улитка), в котором паразитируют партеногенетические поколения, 4 — свободноплавающая личинка (церкария), внедряющаяся в тело второго промежуточного хозяина, 5 — второй промежуточный хозяин (водная личинка стрекозы), в полости тела которой инцистировалась метациркария (6). Окончательный хозяин заражается паразитом, поедая личинку стрекозы с метациркарией

пает в матку, по которой и продвигается медленно к выходу, иногда осуществляя на этом пути часть своего развития.

Размножение и жизненный цикл. Жизненный цикл трематод сложен, так как связан со сменой хозяев и чередованием поколений (рис. 142, 143). В обобщенном, наиболее типичном случае он протекает следующим образом. Гермафродитный половозрелый сосальщик (называемый маритой) паразитирует в кишечнике или в других внутренних органах позвоночного животного. Откладываемые им яйца выводятся из организма хозяина наружу, чаще всего с экскрементами. Для дальнейшего развития яйца должны попасть в воду. В воде из яйца выходит личинка — мирацидий (рис. 143, А), сплошь покрытая мерцательным эпителием. Мирацидий снабжен двумя глазками, мозговым ганглием и парой протоцефридиев. В задней части его тела лежат особые зародышевые клетки, или партеногенетические яйца (т. е. яйца, способные развиваться без оплодотворения). В передней трети тела мирацидия находится большая железа, цитоплазма которой заполнена зернистым секретом. Протоки этой железы открываются на вершине небольшого мускулистого хоботка, расположенного на переднем конце тела личинки. Мирацидий не питается и живет за счет запасов гликогена, накопленного во время эмбрионального развития. Некоторое время мирацидий плавает в воде. Для дальнейшего развития он должен попасть в тело промежуточного хозяина, роль которого выполняют разные, главным образом брюхоногие моллюски (улитки). С помощью хоботка мирацидий вбуравливается в тело

улитки и проникает в ее внутренние органы. Важную роль в осуществлении этого процесса играет секрет личиночной железы, разрушающий ткани хозяина. Мирацидий сбрасывает реснички и превращается в спороцисту — бесформенный неподвижный мешок (рис. 143, Б). Это половозрелая стадия, способная к размножению.

Таким образом, мирацидий представляет собой не что иное, как личинку спороцисты. Заключенные в теле последней партеногенетические яйца начинают дробиться, давая начало зародышам следующего, дочернего, поколения — редиям (рис. 143, В). Редия отличается от спороцисты подвижностью, присутствием короткого мешковидного кишечника и

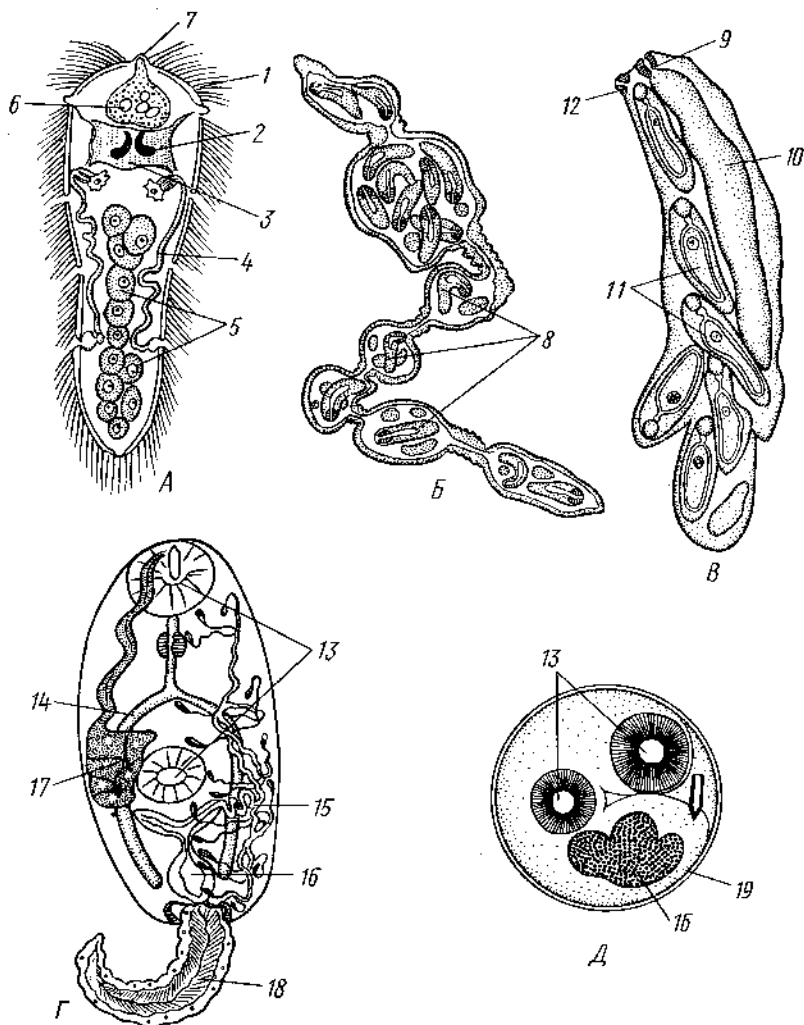


Рис. 143. Строение личинок и партеногенетических поколений трематод (по разным авторам). А — мирацидий; Б — спороциста; В — редия; Г — церкария; Д — метацеркария:

1 — реснички, 2 — глаза, 3 — мозговой ганглий, 4 — протонефридии, 5 — зародышевые клетки, 6 — железа мирацидия, 7 — хоботок, 8 — зародыши редий, 9 — глотка, 10 — мешковидный кишечник, 11 — зародыши церкарий, 12 — отверстие для выхода зрелых церкарий, 13 — ротовая и брюшная присоски, 14 — кишечник, 15 — выделительные каналы, 16 — мочевой (эксcretорный) пузырь, 17 — железы проникновения, 18 — хвост церкарии, 19 — оболочка цисты метацеркарии

особого отверстия на теле, служащего для выхода нового поколения зародышей, образующихся из партеногенетических яиц внутри редии. Спорциста лопается и гибнет, а редии выходят из нее, но остаются в той же улитке. Далее, тем же способом, как внутри спорцисты образовались редии, внутри последней из отдельных зародышевых клеток развивается новое поколение — церкарии (рис. 143, Г). Церкария — личинка гермафродитной особи (мариты) уже похожа на нее во многих отношениях: имеет присоски, вилообразный кишечник, мозг и выделительную систему. Главное отличие ее — это присутствие на заднем конце тела длинного мускулистого и подвижного хвоста. У некоторых видов трематод церкарии обладают еще и другими временными органами: парой глазков, группой одноклеточных желез, называемых железами проникновения, и острой иглой, или стилетом, расположенным на переднем конце тела. Церкарии выходят через отверстие на теле редии, а затем и из улитки в окружающую воду, где оживленно плавают при помощи движений хвоста. Подобно мирацидиям, они не питаются и живут лишь за счет накопленных запасов. Дальнейшая судьба этих личинок может быть различной. Церкарии огромного большинства видов трематод должны попасть в тело второго промежуточного хозяина. Это могут быть личинки водных насекомых, разные виды моллюсков, рыбы, головастики и т. п. С помощью стилета церкарии повреждают покровы хозяина и изливают в ранку секрет желез проникновения. Секрет разрушает ткани хозяина и облегчает тем самым возможность внедрения

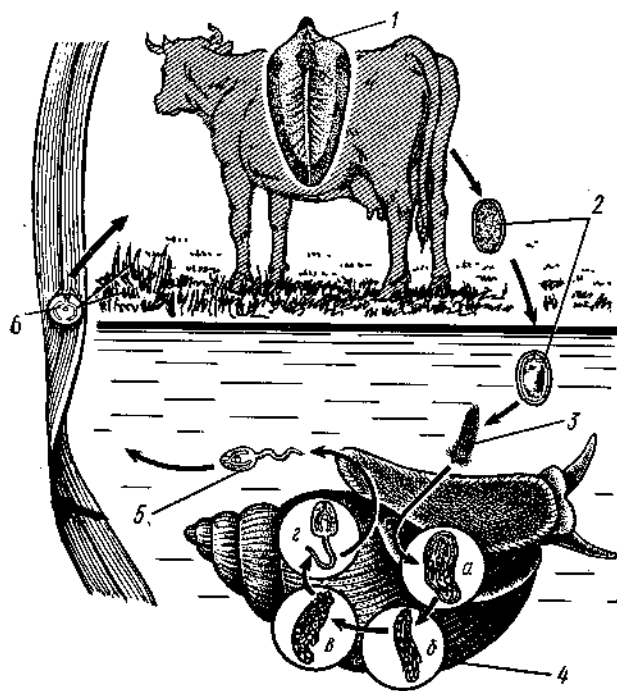


Рис. 144. Жизненный цикл печеночной двуустки (*Fasciola hepatica*) (из Чендлера, изменено):

1 — марита из желчных ходов печени рогатого скота, 2 — яйцо, 3 — мирацидий (во внешней среде), 4 — развитие партеногенетических поколений и церкарий в организме промежуточного хозяина — малого прудовика (а — спорцисты, б, в — редии, г — церкарии), 5 — свободноплавающая церкария, 6 — инцистировавшаяся на траве адолескария

церкарии внутри его тела. Церкарии отбрасывают хвост и стилет и, поселившись во внутренних органах хозяина, одеваются тонкой прозрачной оболочкой — инцистируются. Эта стадия развития является покоящейся стадией и называется метацеркарией (рис. 143, Д). Ее дальнейшее развитие и превращение в гермафродитную половозрелую особь возможно лишь в том случае, если второй промежуточный хозяин будет съеден каким-нибудь более крупным позвоночным животным, в кишечнике которого метацеркария высвобождается из оболочки и заканчивает свое развитие.

Следовательно, разные стадии жизненного цикла двуусток проходят в различных хозяевах (см. рис. 142). Позвоночное животное, в котором паразитирует и размножается половым путем гермафродитное поколение сосальщиков, называется окончательным хозяином. Животные же, в которых паразитируют прочие поколения и стадии развития трематод, называются промежуточными хозяевами. Их чаще всего бывает два. При этом первым промежуточным хозяином для трематод всегда служит какой-либо вид моллюсков. Роль второго промежуточного хозяина выполняют разные животные, но всегда такие, которыми питается окончательный хозяин, последний заражается трематодами, получая их с пищей.

От изложенной схемы типичного хода жизненного цикла трематод возможны различные отклонения (рис. 144). Так, у печеночной двуустки (*Fasciola hepatica*) — распространенного и опасного паразита рогатого скота — промежуточный хозяин только один. Это улитка малый прудовик (*Lymnaea truncatula*), в теле которой проходят свое развитие спорцисты и редии. Развивающиеся в редиях церкарии покидают прудовика, выходят в воду и плавают некоторое время. Затем они оседают у берега водоема на траву или водоросли, отбрасывают хвост и выделяют вокруг себя цисту, внутри которой некоторое время сохраняют жизнеспособность. Эта стадия называется адолескарией. Во время водопоя скот щиплет прибрежную траву, а вместе с ней заглатывает и адолескарий. В кишечнике скота оболочка цисты растворяется и молодая двуустка через полость тела проникает в желчные ходы печени, где постепенно достигает половой зрелости.

Особый тип жизненного цикла у сосальщика *Leucochloridium paradoxum* (рис. 145). Взрослая двуустка этого вида живет в кишечнике певчих насекомоядных птиц. Яйца попадают с испражнениями на траву и поедаются наземной улиткой янтаркой (*Succinea*). В теле улитки мирацидии *Leucochloridium* превращаются в длинные разветвленные спорцисты, внутри которых формируются сразу молодые двуустки (развитие укорочено). Отростки спорцисты проникают в щупальца улитки, которые от этого сильно вздуваются. Эти отростки спорцисты приобретают яркую окраску, они окружены темными кольцами пигмента, и на конце их появляется группа черных пятен. Кроме того, просвечивающие сквозь растянутую кожу щупальца ветви спорцисты энергично сокращаются благодаря присутствию мощной мускулатуры. Все это делает их крайне похожими на личинок некоторых насекомых. Обманутые этим сходством птицы склевывают щупальца с частями спорцисты и заражаются находящимися в спорцисте молодыми двуустками.

Для нормального прохождения всего цикла развития сосальщики нуждаются в исключительно благоприятном стечении ряда обстоятельств. Так, для осуществления жизненного цикла печеночной двуустки необходимо, чтобы яйцо попало в воду, в воде необходимо присутствие улиток, иначе мирацидий гибнет; наконец, водоем непременно должен посещаться скотом, так как в противном случае адолескарии не

достигают полного развития. В связи с обилием препятствующих развитию факторов в жизненном цикле паразитов наблюдается выработка приспособлений против этих вредных условий. Одно из приспособлений заключается в огромном количестве яиц, которое продуцируется паразитами. Если у многих *Turbellaria* число яиц измеряется сотнями, то

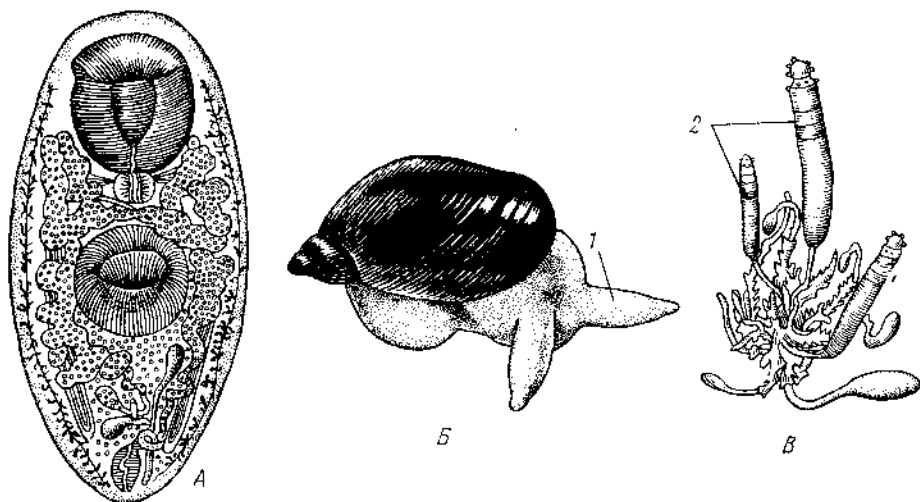


Рис. 145. *Leucochloridium paradoxum* (по Гскерту, изменено). А — марита; Б — зараженная улитка янтарка (*Succinea*); В — спороциста, изолированная из печени улитки;

1 — вздувшиеся щупальца моллюска с заключенными в них выростами спороцисты, 2 — пигментированные мешковидные выросты спороцисты

сосальщики образуют тысячи и десятки тысяч яйцевых клеток. Это явление называется законом большого числа яиц у паразитов.

Особенность развития сосальщиков составляет чередование поколений. Долгое время размножение при помощи деления «зародышевых клеток» считали особым видом бесполого размножения. Впоследствии, однако, этот процесс стали справедливо толковать как один из случаев девственного размножения, или партеногенеза. Поэтому спороцисты и редии следует рассматривать как два поколения самок, внутри которых партеногенетическим способом развиваются яйца, т. е. зародышевые клетки. Для развития трематод характерна гетерогония. Этим термином обозначается закономерная смена отличающихся друг от друга, но обязательно половых поколений (раздельнополого и гермафродитного, раздельнополого и партеногенетического, гермафродитного и партеногенетического). У трематод мы имеем дело как раз с последним типом гетерогонии. Им свойственно правильное чередование нескольких партеногенетических и одного типичного полового гермафродитного поколения.

Значение гетерогонии в жизненном цикле трематод то же, что и большого числа продуцируемых яиц. Она ведет к повторному умножению числа зародышей, могущих попасть в окончательного хозяина.

Физиология трематод. В ходе жизненного цикла трематод неоднократно происходит смена среды их обитания и чередование паразитических и свободноживущих стадий. Так, мирацидии — личинки спороцисты и церкарии — личинки мариты плавают в воде. В то же время сами спороцисты, редии и мариты ведут паразитическое существование. Эти различия накладывают отпечаток на некоторые стороны их физиологии.

Разные поколения трематод характеризуются различными способами питания. Мариты, паразитирующие в позвоночных животных, питаются преимущественно содержимым кишечника и кровью хозяина. В процессе переваривания пищи у них, как у турбеллярий, значительное место занимает внутриклеточное пищеварение. Редии, являющиеся паразитами печени моллюсков, активно пожирают ткань этого органа, нанося хозяину заметные повреждения. Совершенно особым способом питания отличаются спороцисты (тоже обитающие в печени моллюсков). У этих паразитов нет кишечника, и, как теперь установлено, они выделяют пищеварительные ферменты наружу через покровы, переваривая прилегающие ткани печени хозяина. Продукты этого «всороганизованного» пищеварения воспринимаются затем всей поверхностью тела спороцисты. Этот процесс облегчается тем, что паружный слой покровов спороцисты несет множество мельчайших выростов цитоплазмы — микроворсинок, чрезвычайно увеличивающих всасывающую поверхность тела паразита. Свободные личинки (мирацидии и церкарии), как уже указывалось, вообще не питаются и живут только за счет запасных питательных веществ, накопленных во время эмбрионального развития. Размером запасов определяется продолжительность жизни личинок.

На разных этапах жизненного цикла трематод сильно различается и характер обмена веществ. Свободные личинки дышат всей поверхностью тела, воспринимая путем диффузии растворенный в воде кислород. Паразитические же поколения и стадии развития трематод нередко оказываются в условиях очень плохого снабжения кислородом, так как во многих внутренних органах хозяина (например, в кишечнике) кислорода очень мало. В таких случаях паразиты переходят (частично или полностью) на анаэробный обмен. Источником энергии для трематод служит гликоген, который откладывается в качестве запасного вещества в их паренхиме. Здесь же происходят и сложные биохимические превращения, связанные с процессом анаэробного расщепления гликогена. Паразитические стадии развития трематод нуждаются в очень большом количестве гликогена, так как этот тип обмена крайне невыгоден в энергетическом отношении. Тем не менее паразиты могут существовать за счет анаэробных процессов, поскольку организм хозяина служит для них практически неисчерпаемым источником гликогена.

Патогенное значение трематод. Многие из Digenea имеют патогенное значение как паразиты человека и домашних животных.

Наибольшее хозяйственное значение имеет печеночная двуустка, или печеночный сосальщик (*Fasciola hepatica*), — довольно крупный листовидный червь 3—5 см длины (см. рис. 139). Живет в желчных ходах печени овец, крупного рогатого скота и изредка у человека. Большинство органов этой двуустки (кишечник, яичник, сменники) имеют сильно разветвленную форму. Диагноз устанавливается по выходящим с испражнениями яйцам двуустки, которые имеют 0,13—0,14 мм длины, 0,075—0,09 мм ширины, овальной формы и одеты желтовато-коричневой оболочкой с крыпечкой на одном из полюсов.

У овец *F. hepatica* служит причиной эпизоотий. Вследствие патогенного влияния паразита — закупоривания двуустками желчных ходов и затрудненного выделения желчи животные умирают при явлениях сильного воспаления печени. Эпизоотии совпадают с особенно дождливыми годами, что и понятно, принимая во внимание развитие *F. hepatica* (с. 170).

У человека печеночная двуустка встречается сравнительно редко, причем заражение происходит при питье сырой воды из небольших, чаще временных, водоемов, в которых обитают моллюски — промежуточные

хозяева этого сосальщика. При этом возможно случайное проглатывание адолескарий. В результате заражения стенки желчных протоков больного склеротизируются, а печеночная паренхима атрофируется; печень опухает и становится болезненной, у пациента появляется желтуха.

Для лечения употребляются специальные противоглистные средства (антгельминтики). Борьба с печеночной двуусткой ведется путем уничтожения ее промежуточного хозяина — малого прудовика и осушения заболоченных лугов, на которых часто возникают благоприятные для жизни этих моллюсков временные водоемы.

У тех же хозяев в печени встречается и ланцетовидная двуустка (*Dicrocoelium dendriticum* = *D. lanceatum*) размером 0,5—1,2 см. Этот вид (см. рис. 137, Б) далеко не так вредоносен, как предыдущий. Первыми промежуточными хозяевами *Dicrocoelium* служат некоторые наземные улитки (*Zebrina*, *Fruticicola* и др.), вторыми — муравьи, которые заражаются, поедая выделяемые моллюсками пакеты церкарий, заключенные в слизистый чехол.

Двуустка кошачья, или сибирская (*Opisthorchis felineus*; рис. 146, А), паразитирует в печени собаки, кошки, а также человека. Длина паразита достигает 8—13 мм, ширина 1,2—2 мм. Наиболее характерными чертами кошачьей двуустки являются положение семенников в заднем конце тела и их розетковидная форма. Первым промежуточным хозяином двуустке служит моллюск *Bithynia leachi*, а вторым — рыбы: плотва, язь и некоторые другие. Заражение человека происходит при поедании сырой или вяленой рыбы с инцистированными метациркардиями *O. felineus*. Патогенное значение *O. felineus* для человека несомненно, а при большом количестве паразитов болезнь заканчивается даже смертью. Имеются данные о нахождении у одного человека 75 000 двуусток. Кошачья двуустка распространена в Сибири и восточных и южных районах европейской части СССР.

Кровяная двуустка (*Schistosoma haematobium*) интересна прежде всего своей раздельнополостью (рис. 146, Б). Самец (12—14 мм длины) несколько короче, но шире самки; брюшная сторона его образует глубокий желоб, в котором лежит более длинная (20 мм), но тонкая самка; паразиты встречаются всегда парами. Очень характерны овальные крупные (0,12 мм) яйца без крышечки, но с шипом сбоку или на заднем конце. *Sch. haematobium* живет в крупных венозных стволах брюшной полости человека,

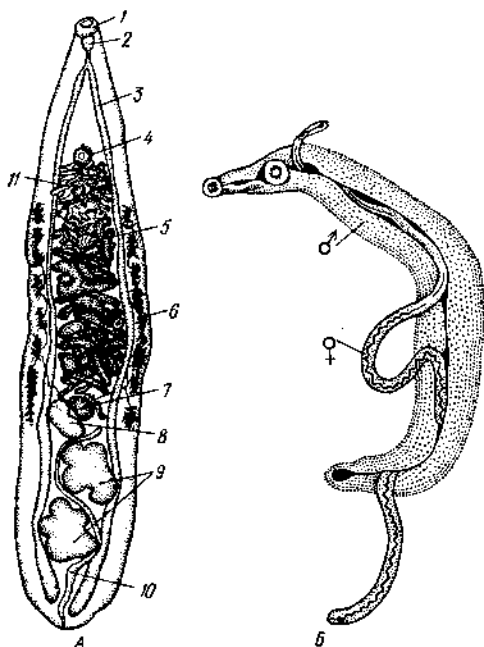


Рис. 146. Трематоды — паразиты человека. А — кошачья двуустка (*Opisthorchis felineus*) (по Брауну); Б — кровяная двуустка (*Schistosoma haematobium*) (по Лоосу). Более широкий самец (♂) держит самку (♀) в своем брюшном желобе:

1 — ротовая присоска, 2 — глотка, 3 — кишечник, 4 — брюшная присоска, 5 — матка, 6 — желточники, 7 — яичник, 8 — семяприемник, 9 — семенники, 10 — мочевого пузыря, 11 — семяизвергательный канал

а также в венах почек и мочевого пузыря. Самка откладывает яйца в сосудах стенок мочевого пузыря и задней кишки. Яйца, содержащие сформированного мирацидия, прободают стенку мочевого пузыря и попадают в его полость, а затем выводятся с мочой наружу. В воде из яиц вылупляются мирацидии, которые внедряются в тело некоторых пресноводных легочных моллюсков. Развивающиеся в них церкарии выходят в воду и проникают в кровь человека активным внедрением через кожу при купании, при работе на рисовых плантациях и т. п. В результате развивается очень тяжелое и опасное заболевание — шистозоматоз. Нахождение яиц в моче больного служит признаком болезни. Повреждение яйцами мочевого пузыря, почек и мочеточников приводит к воспалению почек, язвам, кровавой моче. Кроме того, вокруг скоплений яиц могут отлагаться фосфорнокислые соли, вследствие чего возникают камни мочевого пузыря. Возможны и патологические разрастания тканей, приводящие к появлению злокачественных опухолей.

Борьба с шистозоматозом складывается из комплекса мероприятий: лечения больных, уничтожения моллюсков и охраны водоемов от загрязнения. Шистозоматоз — болезнь южных стран и распространена в Африке (пойма Нила), Индии, Юго-Восточной Азии, Южной Америке и в некоторых других местах.

Имеются данные, что шистозоматоз — очень древняя болезнь человека: обызвествленные яйца *Schistosoma* найдены в египетских мумиях, похороненных за 1300 лет до нашей эры.

Число двуусток, патогенных для различных домашних и промысловых животных, велико. Так, многие виды сем. Echinostomatidae, имеющие венчик крупных шипов вокруг ротовой присоски, живут в кишечнике домашней птицы и нередко вызывают массовую гибель ее. Метацеркарии некоторых видов сем. Diplostomatidae встречаются в хрусталике глаза пресноводных рыб (леща, форели и др.) и при массовом заражении вызывают у рыб сильное помутнение хрусталика и даже полную слепоту и т. д.

Классификация. Класс сосальщиков делится на два подкласса.

ПОДКЛАСС I. ДИГЕНЕТИЧЕСКИЕ СОСАЛЬЩИКИ, ИЛИ ДВУУСТКИ (DIGENEA)

Представители подкласса характеризуются почти всегда двумя присосками и сложным развитием со сменой хозяев и чередованием поколений. Сюда относится огромное большинство видов трематод. На особенностях их организации и биологии и построена вся приведенная выше характеристика класса.

ПОДКЛАСС II. АСПИДОГАСТРЫ (ASPIDOGASTRAEA)

Аспидогастров насчитывается всего 40 видов. Главное морфологическое отличие этого подкласса от дигенетических сосальщиков заключается в особенностях строения органов прикрепления. У аспидогастров вместо брюшной присоски имеется громадный брюшной присасывательный диск, который разбит на несколько рядов присоскообразных ямок. Наиболее обычный вид — *Aspidogaster conchicola* (рис. 147) — встречается в окологерцовой сумке двусторчатого моллюска беззубки

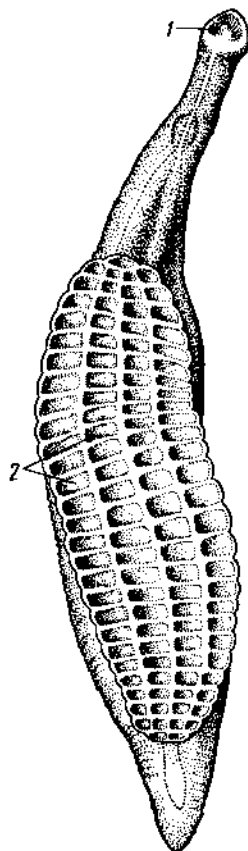


Рис. 147. Общий вид живого *Aspidogaster conchicola* (по Стрелкову):

1 — ротовая присоска, 2 — брюшной присасывательный диск

(*Anodonta*). Другие представители этой группы паразитируют главным образом у моллюсков, а также у рыб и черепах. Самой существенной отличительной чертой подкласса следует считать совершенно иной, чем у дигенетических сосальщиков, ход жизненного цикла, который идет с метаморфозом, но никогда не сопровождается чередованием поколений. На этом основании многие исследователи выделяют *Aspidogastrea* в самостоятельный класс плоских червей.

КЛАСС III. МОНОГЕНЕИ (MONOGENOIDEA)

Моногеней (или многоустки) — эктопаразиты, живущие обычно на коже и жабрах рыб, очень редко в мочевом пузыре и других органах амфибий и рептилий. Число видов моногеней достигает 2500.

Строение и физиология. Тело по большей части вытянуто в длину, уплощено и несет на заднем конце особый прикрепительный диск со сложным набором крючьев, присосок или двустворчатых клапанов, защемляющих участки тканей хозяина. Такое сильное развитие органов прикрепления позволяет моногеней удерживаться на поверхности тела рыб, подвижных и быстро плавающих животных или на их жабрах, постоянно омываемых током воды. Специальные прикрепительные образования имеются и на переднем конце тела червя. Они служат для закрепления головного конца во время питания паразита и представлены небольшими присосками или лопастевидными выростами, на которых открываются протоки одноклеточных желез (см. рис. 149), выделяющих клейкий секрет.

Внутреннее строение моногеней сходно с таковым сосальщиков. Покрыты представлены тегументом, устроенным принципиально так же, как у трематод. Ротовое отверстие, расположенное на переднем конце тела, ведет в мешковидный, или двуветвистый, кишечник, который у крупных форм снабжен боковыми выростами (рис. 148).

Нервная система устроена по типу ортогона; от мозгового ганглия отходят три пары продольных нервных стволов, соединенных многочисленными поперечными перемычками. Органы чувств развиты слабо, хотя у некоторых видов на переднем конце тела имеются инвертированные глаза в числе одной или двух пар (рис. 149) и многочисленные сенсориллы.

Выделительная система представлена протонсфридиями; главные экскреторные каналы оканчиваются двумя выделительными порами в передней части тела.

Половая система гермафродитна. Имеется один или (у крупных форм) множество семенников и обычно один яичник (рис. 148; 149, А). Желточники сильно развиты. Сперматозоиды поступают после копуляции в оотип по специальному протоку (влагалищу), который открывается наружу отдельным отверстием. Относительно короткая матка одновременно содержит несколько довольно крупных яиц. В передней трети тела червя располагается общее половое отверстие, в которое открываются концевой отдел матки и мужской совокупительный орган, нередко вооруженный хитиновидными иголочками и крючьями.

Размножение и жизненный цикл. Жизненный цикл моногеней проходит без смены хозяев и без чередования поколений. Моногеней обладают сравнительно простым развитием, которое сопровождается лишь метаморфозом.

Возьмем для примера развитие важного вредителя карповых рыб, *Dactylogyrus vastator* (рис. 149, А). Это мелкий червячок 1—3 мм длиной, живущие на жабрах рыб и там же откладывающие свои снабженные небольшой ножкой яйца. В яйце формируется зародыш, который затем покидает яйцо в виде свободноплавающей личинки (рис. 150). На переднем конце личинки имеется две пары глаз; тело ее покрыто

несколькими широкими поясами ресничек, при помощи которых личинка плавает. На заднем конце располагаются мелкие эмбриональные крючочки, впоследствии уступающие место органам прикрепления взрослого червя. Участок заднего конца тела личинки, несущий крючочки, называется церкомером. Личинка или оседает на том же экземпляре рыбы, или же заражает другие особи.

Более сложный ход жизненного цикла свойствен другому представителю моногеней — лягушачьей многоустке (*Polystoma integerrimum*)

(см. рис. 148, 152), которая в половозрелом состоянии живет в мочевом пузыре лягушки. Весной, когда лягушки уходят для спаривания в воду, наступает половое размножение *Polystoma*. Черви высовываются через отверстие клоаки, в которую у лягушки впадает мочевой пузырь, и откладывают в воду

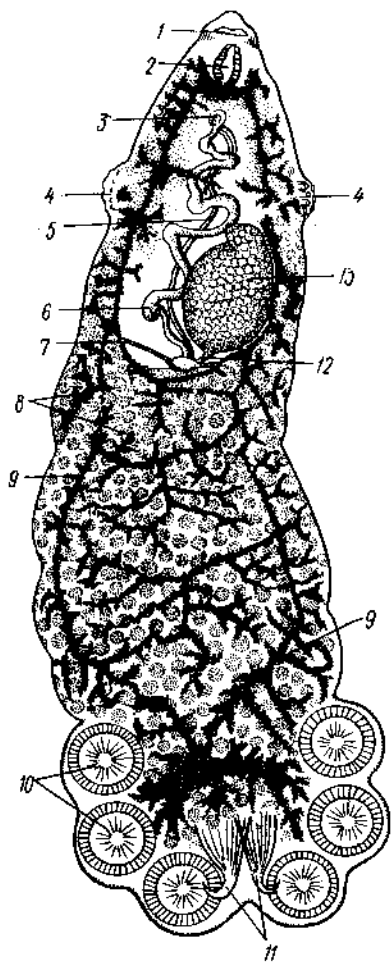


Рис. 148. Лягушачья многоустка *Polystoma integerrimum* (по Стрелкову):

1 — рот, 2 — глотка, 3 — половое отверстие, 4 — влагалище, 5 — семяпровод, 6 — матка, 7 — желточный проток, 8 — желточники, 9 — кишечник, 10 — присоски прикрепительного диска, 11 — крючки прикрепительного диска, 12 — яйцевод, 13 — яичник

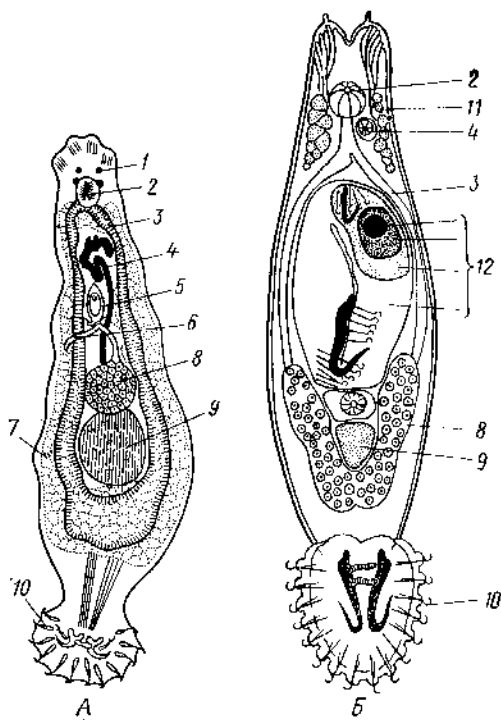


Рис. 149. Паразиты жабр карповых рыб. — А — *Dactylogyrus vastator* (по Быховскому и Гусеву); Б — *Gyrodactylus elegans* (по Фурману):

1 — глаза, 2 — глотка, 3 — кишечник, 4 — копулятивный орган, 5 — матка с яйцом, 6 — влагалище, 7 — желточник, 8 — яичник, 9 — семенник, 10 — прикрепительный диск с крупными срединными и мелкими краевыми крючьями, 11 — железы, 12 — зародыши 4 поколений

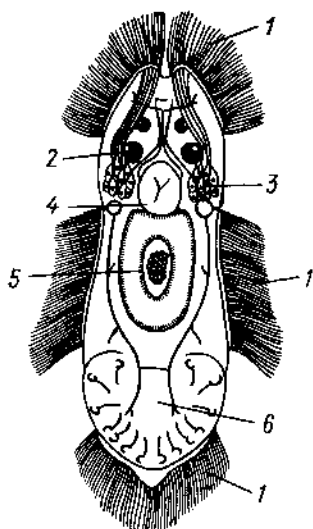


Рис. 150. Схема организации личинки (по Быховскому):
1 — пояса ресничек, 2 — глаза, 3 — железы, 4 — глотка, 5 — кишечник, 6 — церкомер

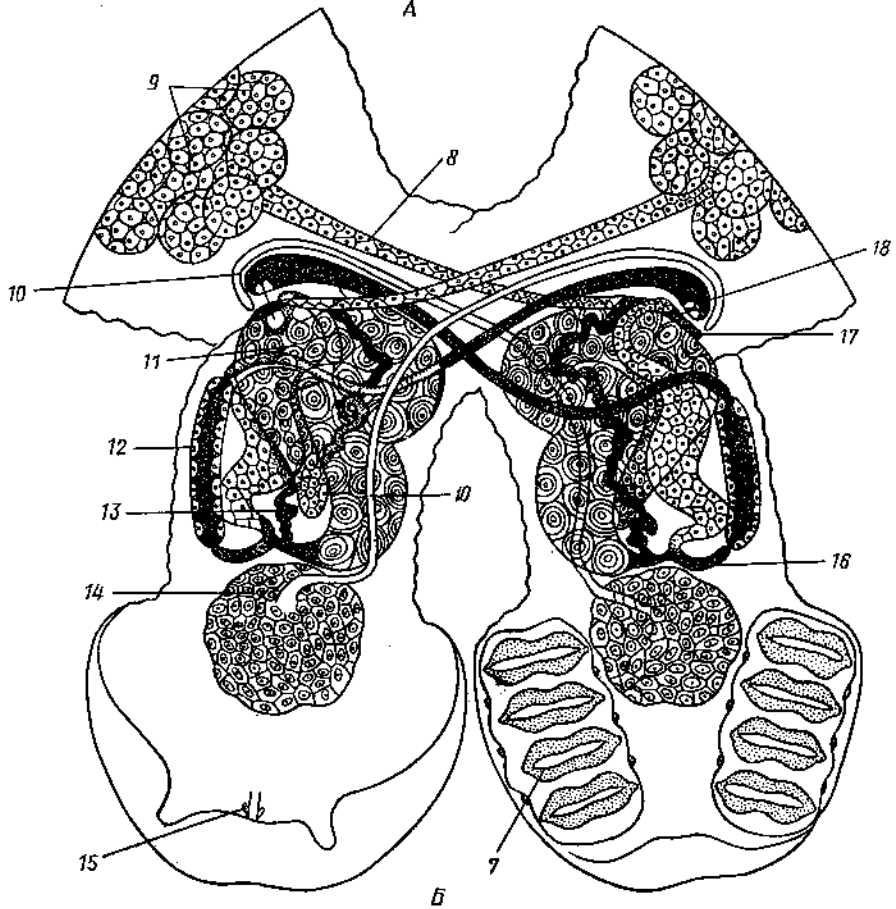
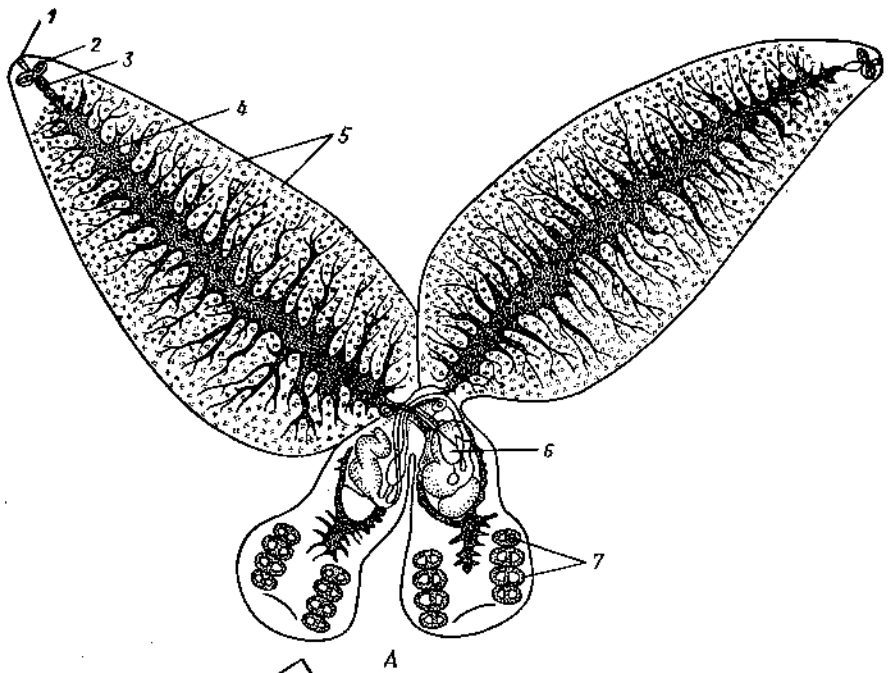
оплодотворенные яйца. Из яйца выходит маленькая мерцательная личинка, еще не имеющая на заднем конце характерных для взрослой формы шести присосок, но снабженная шестнадцатью мелкими крючьями. Личинка свободно плавает в воде, пока не прикрепится к жабрам головастика; если хозяин не будет найден, то личинка погибает. После прикрепления ресничный покров личинки сбрасывается, на заднем конце тела развиваются два крупных крючка и начинается формирование присосок. Личинки превращаются во взрослых червей и начинают откладывать яйца. Из этих яиц выходит второе поколение личинок, уже не успевающих завершить развитие на жабрах до метаморфоза хозяина, во время которого жабры атрофируются и зарастают. Личинки полистомы при этом не погибают, а по поверхности тела лягушки мигрируют в клоаку. Отсюда они забираются в мочевой пузырь, где только через три года (одновременно с лягушкой) достигают половой зрелости. В развитии *Polystoma* замечательна тесная связь явлений жизни паразита с отдельными периодами жизни хозяина, а также то обстоятельство, что в течение своего жизненного цикла *Polystoma* от эктопаразитического образа жизни (на жабрах) переходит к эндопаразитизму.

Наконец, следует остановиться на особенностях размножения еще одного представителя моногеней — *Gyrodactylus* (см. рис. 149, Б). Представители рода интересны тем, что являются живородящими. В матке животного партеногенетическим путем развивается единственный зародыш, в котором еще до его рождения формируется зародыш следующего «внучатого поколения»; в последнем, в свою очередь, закладывается еще более молодой зародыш четвертого поколения.

Как уже указывалось, моногеней гермафродиты. В связи с этим им свойственно не только перекрестное, но и самооплодотворение. Вместе с тем есть виды, у которых при наличии гермафродитного полового аппарата выработались специальные приспособления, исключающие возможность самооплодотворения. Такими адаптациями обладает спайник парадоксальный (*Diplozoön paradoxum*; рис. 151), живущий на жабрах пресноводных карповых рыб. Паразит в молодости живет одиночно, но затем черви сходятся попарно и соединяются таким образом, что особая брюшная присосочка одной особи обхватывает спинной бугорок другой, и обратно. В этих местах оба животных срастаются и в таком состоянии остаются на всю жизнь. Молодой *Diplozoön* только в том случае и развивается дальше, если встретится с другой особью. Соединяются они таким образом, что мужские половые протоки одного экземпляра открываются в женский проток другого, чем обеспечивается перекрестное оплодотворение (рис. 151).

Рис. 151. Спайник парадоксальный *Diplozoön paradoxum*. А — внешний вид (по Стрелкову); Б — строение половой системы (по Целлеру):

1 — рот, 2 — ротовые присоски, 3 — глотка, 4 — кишечник, 5 — желточники, 6 — комплекс половых желез, 7 — прикрепительные клапаны, 8 — желточный проток, 9 — желточники, 10 — семяпровод, 11 — яичник, 12 — матка, 13 — влагалище, 14 — семенник, 15 — крючки прикрепительного аппарата, 16 — яйцевод, 17 — место соединения семяпровода левой особи с влагалищем правой, 18 — наружное маточное отверстие



Патогенное значение моногеней. Моногенеи, паразитирующие на рыбах, нередко становятся причиной их заболеваний и даже гибели, особенно в условиях прудовых рыбных хозяйств. Наиболее важное практическое значение имеют многие представители сем. *Dactylogyridae*, живущие на жабрах пресноводных рыб. Так, *Dactylogyrus*, например, нападает на молодь карпов в таком числе, что на одной рыбешке встречается до 500 этих мелких (1—3 мм) паразитов. Они питаются слизью, эпителием или (реже) кровью хозяина, вызывая иногда массовую гибель рыб. К числу опасных паразитов относятся и представители семейства *Gyrodactylidae*.

Гибель рыб в результате заражения моногенеями иногда происходит в природных условиях. Так, вид *Nitzchia sturionis*, паразитирующий на

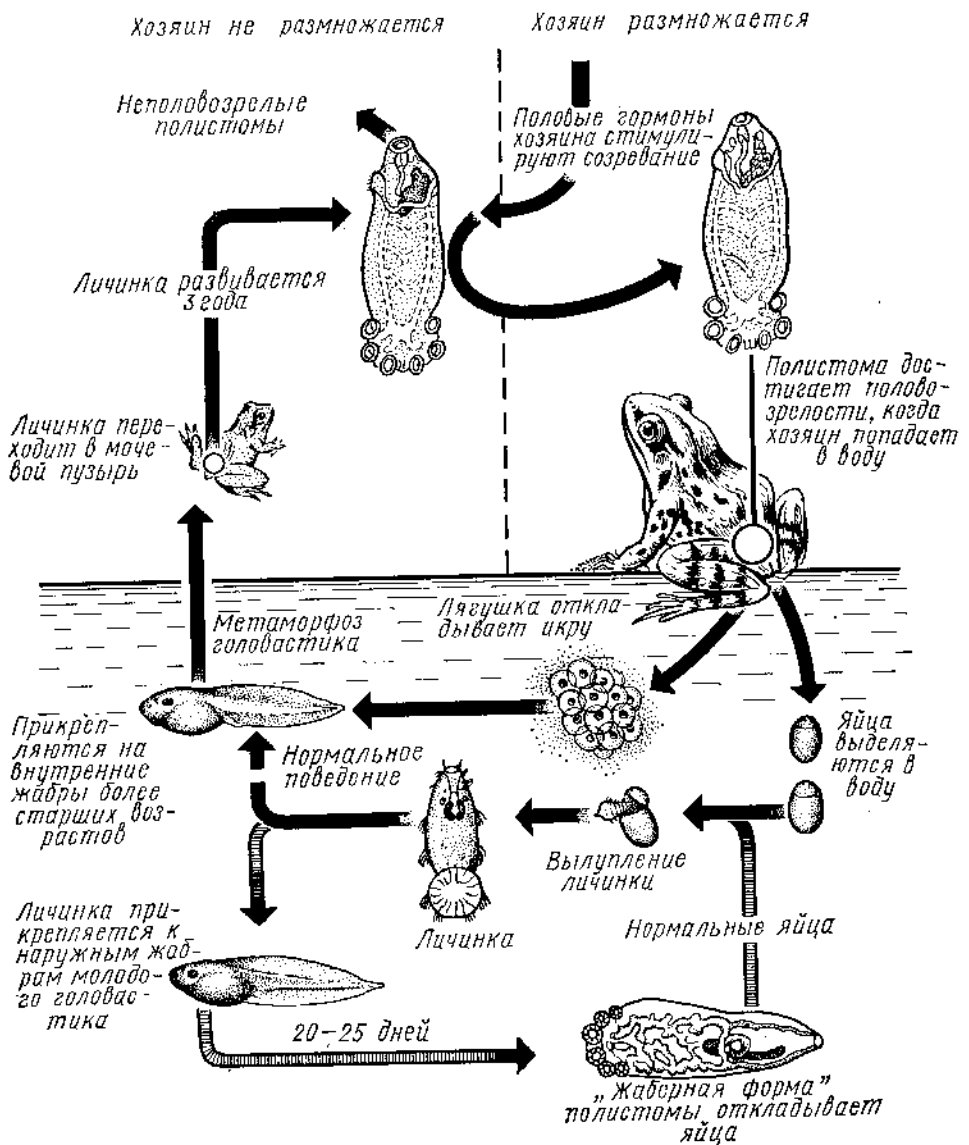


Рис. 152. Ход жизненного цикла лягушачьей многоустки *Polystoma integerrimum*

жабрах осетровых рыб Волги и случайно завезенный при акклиматизации севрюги в Арал, перешел там на местных осетровых (шип) и вызвал среди них массовую гибель.

Классификация моногеней основывается на особенностях строения их прикрепительного аппарата. В настоящее время Monogeneida разбиваются по этому признаку на два подкласса, насчитывающие в общей сложности 9 отрядов.

ПОДКЛАСС I. НИЗШИЕ МОНОГЕНЕИ (POLYONCHOINEA)

К подклассу относятся моногеней, прикрепительный диск которых вооружен сильно развитыми крючьями, несет присоски или же может целиком превращаться в одну мощную присоску. Личинки (см. рис. 150) с глазами, несут на прикрепительном диске 14—16 мелких краевых крючочков. В основном — паразиты морских и пресноводных рыб. Это название выше семейства Dactylogyridae, Gyrodactylidae и др. Представители семейства Polystomatidae паразитируют на амфибиях и рептилиях. Многие виды, например лягушачья многоустка (см. рис. 148), перешли к паразитированию во внутренних органах хозяина, т. е. стали эндопаразитами (с. 178). Как правило, это крупные формы, характеризующиеся наличием разветвленного кишечника и множественных семенников (с. 177). Прикрепительный диск их обычно несет 6 мускулистых присосок.

ПОДКЛАСС II. ВЫСШИЕ МОНОГЕНЕИ (OLYONCHOINEA)

Характерной чертой моногеней этого подкласса, паразитирующих только на рыбах, является наличие специализированных органов прикрепления — клапанов, действующих по принципу капкана (см. рис. 151). С появлением клапанов крючья утрачивают значение главных органов прикрепления и у взрослых червей могут иногда отсутствовать. У личинок обычно имеется 10 краевых крючочков. К этому подклассу относится рассмотренный выше *Diplozoon paradoxum* (см. рис. 151).

КЛАСС IV. ЛЕНТОЧНЫЕ ЧЕРВИ (CESTODA)

Ленточные черви — плоские черви, на которых паразитический образ жизни сказался значительно сильнее, чем на сосальщиках и моногеней. В половозрелом состоянии цестоды встречаются в кишечнике позвоночных животных; молодые стадии цестод живут в полости тела и внутри различных органов как беспозвоночных, так и позвоночных. Число видов превышает 3000.

Строение и физиология взрослых ленточных червей. Тело обыкновенно бывает сильно вытянутым в длину, лентовидным и в большинстве случаев поделено на значительное число члеников, или проглоттид (рис. 153). Редко тело бывает цельным, нерасчлененным. Передний конец образует небольшую головку, или сколекс, за которым следует нерасчлененная шейка, а за ней идут проглоттиды.

Головка несет органы прикрепления, построены по типу присосок или по типу крючков (рис. 154). Присоски имеются всегда, тогда как крючья являются менее постоянным их дополнением. Присоски устроены, в общем, так же, как у сосальщиков, и чаще всего имеются в числе четырех по краю переднего конца головки. Реже вместо типичных присосок головка снабжена двумя вытянутыми в продольном направлении щелевидными присасывательными ямками. Крючья помещаются или прямо на поверхности головки, или на особом переднем выпячивании ее — хоботке, образуя один или несколько венчиков. Хоботок втяжной. В редких случаях (*Tetrarhynchus*) имеется 4 хоботка, длинных, усаженных многочисленными крючками и способных глубоко вворачиваться в особые влагалища.

Проглоттиды имеют обычно четырехугольную форму, причем число их варьирует от 3 шт. до нескольких тысяч. Передние членики — самые

маленькие, по направлению же кзади размеры их постепенно возрастают. Во все время жизни червя происходит рост и увеличение числа члеников. Рост идет в области шейки: она удлиняется, и от заднего конца ее отшнуровываются все новые членики. Таким образом, самые молодые членики занимают переднюю часть тела; чем далее кзади расположен членик, тем он старше. Все тело называют цепочкой или стробилой (последнее за сходство с процессом стробилиации сцифистом сцифоидных медуз).

Величина взрослых ленточных червей колеблется между 1 мм и 10 м. Окраска тела однообразная — белая или желтоватая, характерная для многих внутренностных паразитов.

Цестоды обладают типичным кожно-мускульным мешком. Их покровы очень сходны с таковыми у трематод и моногеней и построены по тому же типу, что и погруженный эпителий турбеллярий. Тегумент цестод слагается из безъядерного цитоплазматического слоя, при помощи тонких тяжей соединенного с погруженными участками цитоплазмы, несущими ядра. Отличительная особенность покровов цестод состоит в

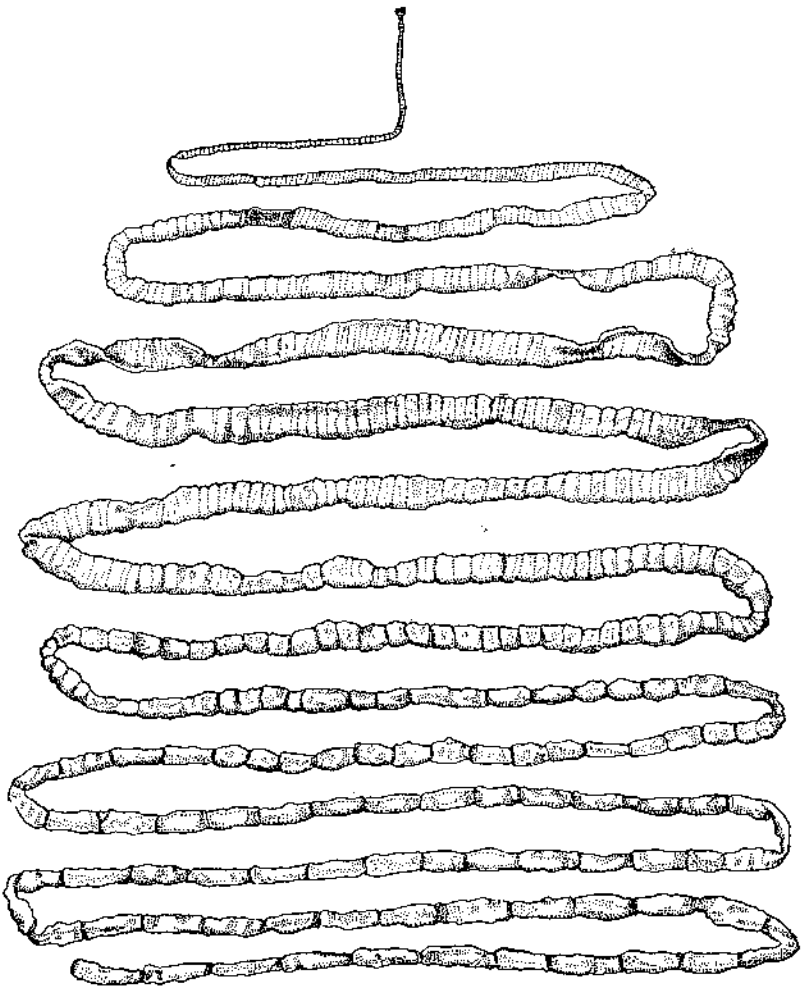


Рис. 153. Общий вид стробилы бычьего солитера (по Холодковскому)

том, что на поверхности наружного цитоплазматического слоя имеется бесчисленное множество волосковидных выростов (микротрихий), по-видимому, играющих роль в процессе питания (рис. 155). Рассмотреть их можно только с помощью электронного микроскопа. Их ультраструкту-

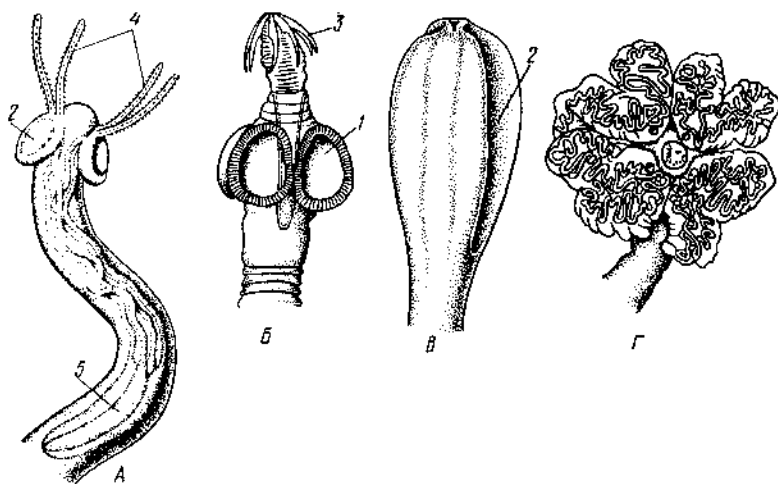


Рис. 154. Типы строения сколексов цестод (из разных авторов). А — *Tetrarhynchus* (Тетраофринча); Б — *Hymenolepis* (Сиклофиллидея); В — *Diphyllobothrium* (Псевдофиллидея); Г — *Phyllobothrium* (Тетрафиллидея):

1 — присоски, 2 — присасывательные ямки, 3 — крючья, 4 — хоботки, вооруженные крючьями, 5 — влагалища, в которые втягиваются хоботки

ра принципиально отличается от таковой микроворсинок, характерных для спороцист трематод.

Непосредственно под базальной мембраной располагается наружный слой кольцевых и внутренних — продольных мускульных волокон. Часто к этим двум слоям присоединяется еще третий более глубокий слой кольцевых мышечных волокон (рис. 156). Кроме того, имеется система спинно-брюшных мышечных пучков, пронизывающих паренхиму. В последней у большинства цестод разбросаны микроскопические округлые конкреции углекислой извести — так называемые известковые тельца. Их происхождение и функция до конца не выяснены, но имеется предположение, что известковые тельца возникают как экскреты и выполняют роль своеобразной буферной системы, предохраняющей ленточных червей от вредного влияния кислой среды (например, при миграции личиночных стадий через желудок хозяина).

В паренхиме ленточных червей откладывается значительное количество гликогена, в результате анаэробного расщепления которого цестоды (подобно трематодам) получают энергию, необходимую для жизнедеятельности.

Наиболее характерный признак ленточных червей заключается в полном отсутствии у них пищеварительной системы — факт, объясняющийся, вероятно, их образом жизни. Для цестод, обитающих в просвете кишечника другого животного (хозяина), нет необходимости самостоятельно захватывать и переваривать пищу. Последняя переводится в растворенное и доступное для усвоения состояние пищеварительными ферментами самого хозяина. Эту уже в значительной мере переваренную пищу паразиты воспринимают всей поверхностью тела. По-видимому,

особенности строения цитоплазматической пластинки тегумента, несущей микротрихии, способствуют осуществлению этого процесса. Важно отметить, что характер диеты хозяина, в особенности содержание в ней углеводов, влияет на состояние, интенсивность роста и развитие ленточных червей.

Нервная система, как и вообще у паразитов, у цестод развита слабо. Органы чувств представлены разбросанными по поверхности тела чувствительными клетками, наибольшее количество их концентрируется на сколексе. Центральная нервная система состоит из парного мозгового узла, лежащего в головке и посылающего от себя назад несколько пар нервных стволов, соединенных поперечными перемычками (ортогон). Два ствола, расположенных по бокам тела, развиты сильнее остальных (рис. 157). От стволов отходят тонкие веточки, образующие под кожей довольно густое нервное сплетение.

Выделительная система — протонефридиального типа (рис. 157, 158). По бокам вдоль всего тела, непосредственно внутри от нервных стволов идут два главных выделительных канала. Они начинаются на заднем конце тела, затем на-

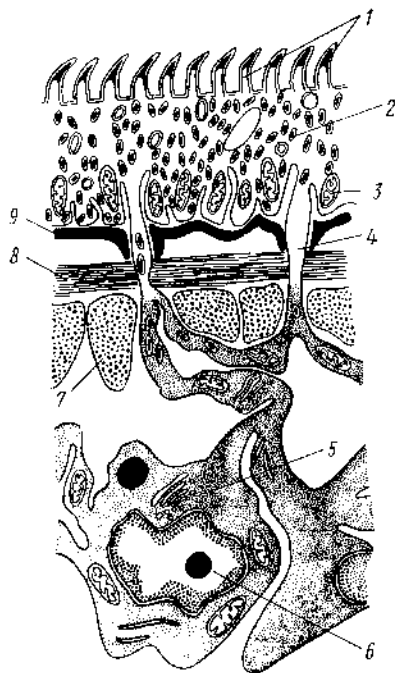


Рис. 155. Схема строения покровов цестод по данным электронной микроскопии (по Бегину):

1 — волосовидные выросты, 2 — наружный слой цитоплазмы с митохондриями (3) и различными включениями, 4 — цитоплазматические тяжи, соединяющие наружный слой цитоплазмы с погруженной частью тегумента, 5 — погруженные клеточные тела тегумента с ядрами (6), 7 — продольные мышцы, 8 — кольцевые мышцы, 9 — базальная мембрана (поперечный срез)

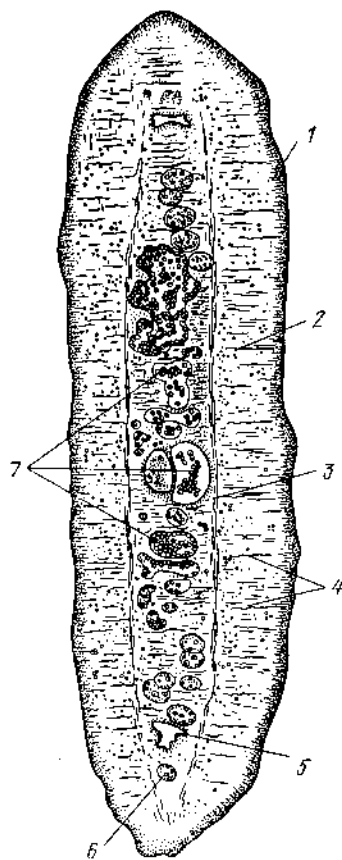


Рис. 156. Поперечный разрез через членик бычьего солитера *Taeniaraynchus saginata* (по Стрелкову):

1 — кожно-мускульный мешок, 2 — паренхима, 3 — слой внутренних кольцевых мышц, 4 — dorsoventральные мышцы, 5 — боковой сосуд выделительной системы, 6 — боковой продольный нервный ствол, 7 — перерезанные части половой системы

правляются кпереди, достигают головки, заворачиваются назад и вновь доходят до заднего конца, заканчиваясь общим выделительным отверстием. Вследствие этого часто получается впечатление, что у цестод имеются 4 продольных канала, тогда как их всего 2, но петлеобразно изогнутых у переднего конца тела. При соединении на заднем конце тела оба канала нередко образуют небольшой общий сократимый мочевой пузырь. У членистых цестод боковые каналы как в головке, так и у заднего края члеников соединяются при помощи поперечных перемычек; выделительная система получает вид лестницы. Когда последний членик цепи отвалится (вследствие периодического отрывания задних кусков стробилы), нового мочевого пузыря уже не образуется, и каждый боковой канал открывается теперь наружу особым отверстием. Многочисленные веточки каналов пронизывают паренхиму и на концах своих замыкаются звездчатыми клетками с мерцательным пламенем.

Половая система (рис. 159, 160) ленточных червей гермафродитна и, в общем, напоминает таковую сосальщиков. Лишь у некоторых из нерасчлененных цестод (*Caryophyllaeus*) половой аппарат одиоочен. У других, например у ремнецов, имеется продольный ряд половых аппаратов, тогда как у членистых цестод в каждой проглоттиде развивается своя половая система.

Отдельные части полового аппарата у разных ленточных червей довольно сильно варьируют, так что мы для конкретности возьмем

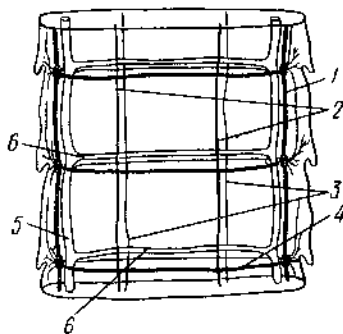


Рис. 157. Часть стробилы солитера с нервными стволами и выделительными каналами (по Фурману):

1 — главный боковой нервный ствол, 2 — спинные нервные стволы, 3 — брюшные нервные стволы, 4 — нервное кольцо, 5 — продольный боковой канал выделительной системы, 6 — поперечная перемычка между продольными выделительными каналами

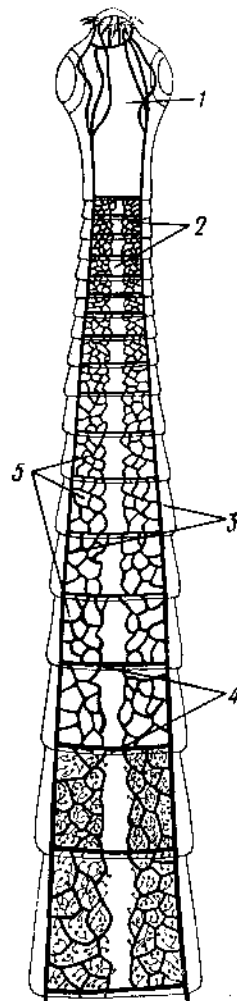


Рис. 158. Выделительная система солитера (по Шимкевичу):

1 — сколекс, 2 — проглоттида, 3 — продольные боковые каналы выделительной системы, 4 — поперечные перемычки между продольными выделительными каналами, 5 — разветвления выделительных каналов (в двух последних члениках показаны мельчайшие ответвления, заканчивающиеся звездчатыми клетками)

один частный случай, например бычьего, или невооруженного, солитера (*Taeniarhynchus saginatus*) (рис. 159).

В молодых передних члениках стробилы половые органы еще не развиты и начинаются приблизительно лишь с 200 членика. В следующих члениках с вполне развитой половой системой мужской отдел последней состоит из многочисленных семенников, разбросанных в паренхиме. Тонкие семявыносящие протоки семенников соединяются вместе и образуют общий семяпровод. Последний направляется к одной из узких боковых граней тела и там пронизывает собой совокупительный орган, имеющий вид мускулистой трубки, которая своим концом вдается в глубокую ямку на боковой грани тела — половую клоаку.

Женский отдел системы состоит из ветвистого яичника, проток которого, яйцевод, впадает в оотип, как у трематод. В оотип же поступает и содержимое непарного желточника — сетевидной железы, прилегающей к задней стенке членика. Кроме того, от оотипа отходят два канала. Один, влагалище, тянется рядом с семяпроводом и открывается подле него в половую клоаку. Другой, более широкий, направляется от оотипа вперед по срединной линии членика и заканчивается слепо, это — матка. Яйцеклетки поступают в оотип, куда проникают и спермии через влагалище. В оотипе яйца оплодотворяются, окружаются скорлупой и переводятся в матку, где проходят первую часть своего развития. У цепней вследствие отсутствия выводного отверстия яйца остаются в матке долго и выходят наружу лишь при разрыве стенок членика. Яйца настолько переполняют матку, что последняя сильно разрастается, дает от своего главного ствола много боковых ветвей в обе стороны и занимает значительную часть членика (см. рис. 162). К этому времени все остальные части половой системы заканчивают свою функцию и подвер-

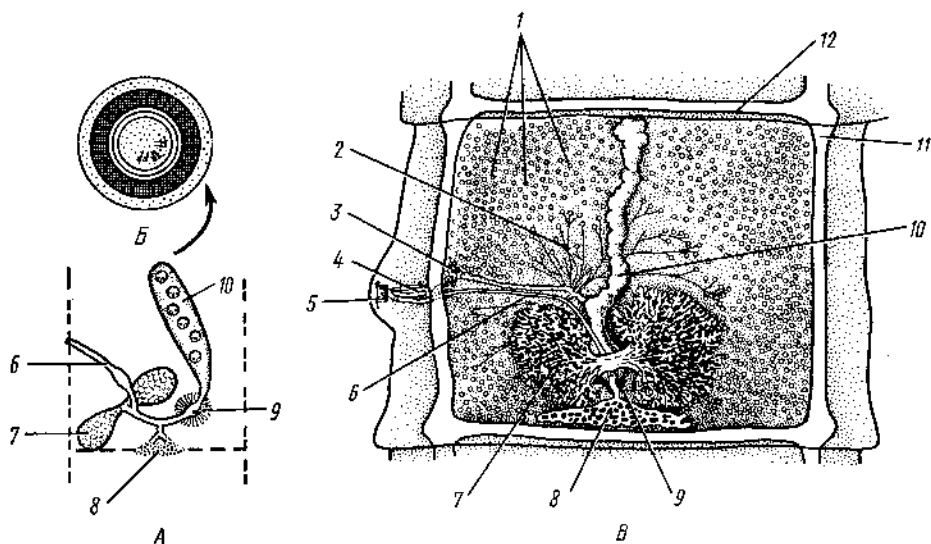


Рис. 159. Строение половой системы бычьего солитера *Taeniarhynchus saginatus* (отр. Cyclophyllidae). А — схема строения женской половой системы; Б — яйцо с заключенной внутри онкосферой (по Смитцу); В — гермафродитный членик бычьего солитера (по Полянскому):

1 — семенники, 2 — семявыносящие протоки, 3 — семяпровод, 4 — совокупительный орган, 5 — половая клоака, 6 — влагалище, 7 — яичник, 8 — желточник, 9 — оотип, 10 — матка, 11 — продольный выделительный канал, 12 — поперечная перемычка, соединяющая продольные выделительные каналы. Матка слепо замкнута. Яйца лишены крышечки, развиваются в матке. Свободного корацидия нет

гаются большей или меньшей атрофии. Членики, в которых осталась лишь сильно разветвленная и набитая яйцами матка, называют «зрелыми». Зрелые членики занимают задний конец цепочки и периодически отрываются целыми группами. Наиболее крупные из цестод образуют в течение своей долгой жизни поистине колоссальное количество яиц. Так, например, паразитирующий в кишечнике человека невооруженный цепень (*Taeniarhynchus saginatus*) в среднем живет 18—20 лет и за год продуцирует до 600 млн. яиц, следовательно, за всю свою жизнь цепень производит около 11 млрд. яиц.

У других цестод может быть ряд разнообразных отступлений. Так, матка, слепо замкнутая у цепня, нередко (например, у *Diphyllobothrium* и др.) открывается наружу на одной из плоских сторон членика (рис. 160). У таких видов яйца по мере заполнения ими матки выходят из нее в кишечник животного-хозяина. Мужское отверстие и отверстие влагалища могут при этом смещаться на одну из плоских сторон членика. Любопытным изменением является наблюдаемое у некоторых форм частичное или полное удвоение полового аппарата в каждом членике (например, у тыквенного цепня — *Dipylidium carinatum*).

Размножение и развитие. Оплодотворение у ленточных червей происходит как перекрестно, так и посредством самооплодотворения, причем совокупительный орган одного чле-

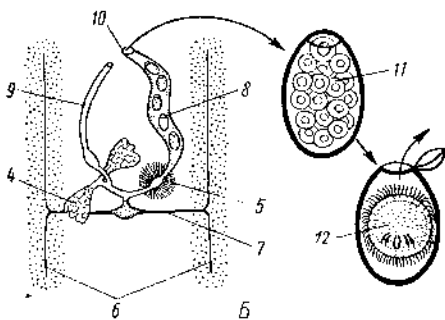
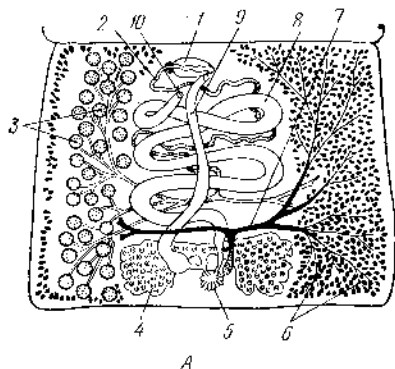


Рис. 160. Строение полового аппарата широкого лентеца *Diphyllobothrium latum* (отр. Pseudophyllidae). А — гермафродитный членик (из Шульца и Гвоздева); Б — схема строения женской половой системы (по Смит):

1 — совокупительный орган, 2 — семяпровод, 3 — семенники, 4 — яичник, 5 — оотип, 6 — желточники, 7 — желточный проток, 8 — матка, 9 — влагалище, 10 — отверстие матки. Сложные яйца (11), снабженные крышечкой, выходят в воду, где в них развивается свободная личинка — корацидий (12)

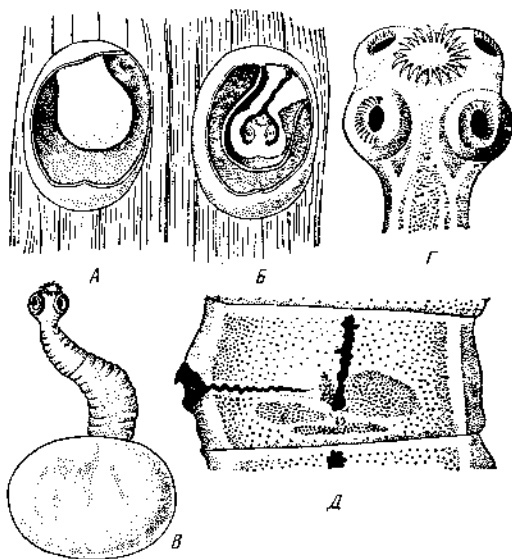


Рис. 161. Стадии развития свиного солитера *Taenia solium* (по Пфуртшеллеру). А, Б — финны в свином мясе; В — вывернутая финна; Г — сколекс взрослого червя; Д — гермафродитный членик

ника вводится во влагалище другого или даже, изгибаясь, во влагалище того же самого членика.

Жизненный цикл цестод мы разберем сначала на частном случае свиного солитера — *Taenia solium*, паразитирующего в половозрелом состоянии в кишечнике человека (рис. 162). Яйца выходят наружу с испражнениями или посредством разрыва стенок члеников, или вместе с члениками, группы которых периодически отрываются от стробилы. Для дальнейшего развития яйца, как у сосальщиков, должны попасть во вполне определенного промежуточного хозяина, которым для *T. solium* служит свинья. Заражение свиней происходит вследствие их нечистоплотности, так как они охотно роются в отбросах, нечистотах и т. п. У яиц, попавших в кишечник свиньи, скорлупа разрушается, и из яйца выходит личинка — онкосфера, или шестикрючный зародыш — маленький многоклеточный шарик, снабженный шестью хитиноидными крючками. Крюочки эти не соответствуют тем крючкам, которые у многих цестод образуются на сколексе, и отбрасываются при дальнейшем развитии. При помощи крючков онкосфера вбуравливается в стенки желудка или кишки, попадает в лимфатические или кровеносные сосуды и

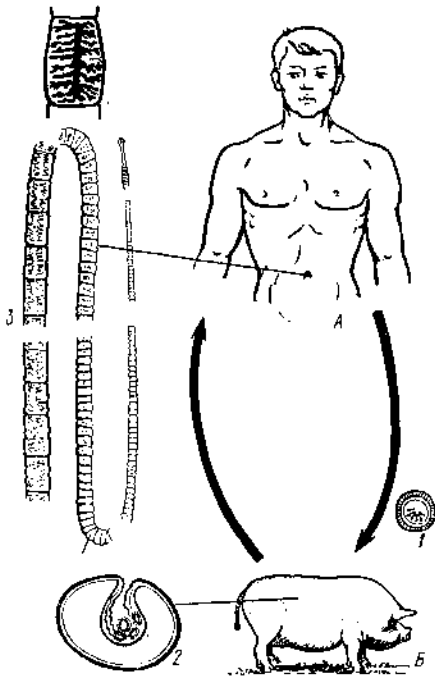


Рис. 162. Жизненный цикл свиного солитера. А — окончательный хозяин (человек), в котором паразитирует половозрелая стадия; Б — промежуточный хозяин (свинья), пожирающая яйца (по Ноблю, изменено):

1 — яйцо цепня с онкосферой внутри. 2 — финна, развивающаяся в мышцах свиньи. 3 — половозрелая стадия. 4 — отдельный зрелый членик, выходящий из кишечника человека. Заражение человека возможно при употреблении в пищу непрожаренной свинины

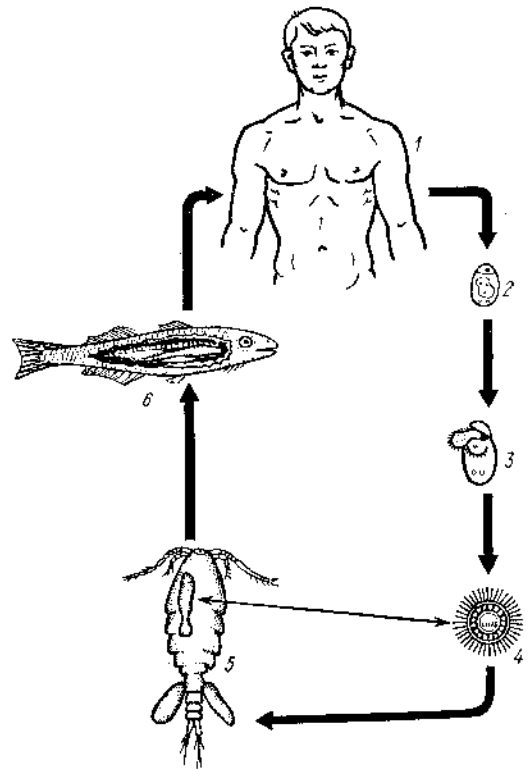


Рис. 163. Схема жизненного цикла широкого лентеца:

1 — окончательный хозяин (человек), в котором паразитирует половозрелая стадия. 2 — выходящие из кишечника человека во внешнюю среду яйца лентеца. 3 — вылупление корацидия. 4 — свободный корацидий. 5 — первый промежуточный хозяин (циклоп) с процеркондом в полости тела. 6 — второй промежуточный хозяин (рыба) с плероцеркондом в мускулатуре. Человек заражается, употребляя в пищу проваренную рыбу с плероцеркондами

током крови заносится в различные внутренние органы: чаще всего — в печень, мышцы, реже — в легкие, мозг и др. Здесь онкосфера застревает, останавливается и испытывает превращение в стадию финны (рис. 161, А, Б). Превращение начинается с быстрого роста онкосферы, которая достигает размера крупной горошины. Тело личинки становится полым, представляя собой пузырь, наполненный жидкостью. Это и есть финна, или пузырчатая глиста. Стенки пузыря образуют в одной точке впячивание, на дне которого на внутренней поверхности появляются в виде 4 ямок зачатки присосок, а между ними, на самом дис, всички небольших крючков. Это впячивание — зачаток головки ленточной глисты, но только вывороченной внутрь пузыря финны. В теле свиньи дальнейшее развитие финны не имеет места, но финна может несколько лет просуществовать в своем промежуточном хозяине, не погибая. Для достижения половозрелого состояния финна должна попасть в кишечник окончательного хозяина, т. е. человека. Попав вместе с недостаточно прожаренным или просоленным и т. п. мясом в кишечник человека, финны *T. solium* освобождаются из мяса под влиянием пищеварительных соков, а затем головка финны (главным образом под действием желчи) выворачивается наружу, причем крючья и присоски принимают свое нормальное положение. Сморщенный пузырь финны некоторое время висит на конце шейки сколекса в виде хвостового пузыря, а затем отпадает и разрушается. Головка с шейкой начинают усиленно расти и посредством поперечных насечек отшнуровывать на заднем конце последней все новые членики, образуя длинную цепь проглоттид.

Итак, цикл развития *T. solium* (рис. 162) связан со смесью хозяев и со сложным превращением — онкосферы в финну, а финны в ленточную половозрелую стадию.

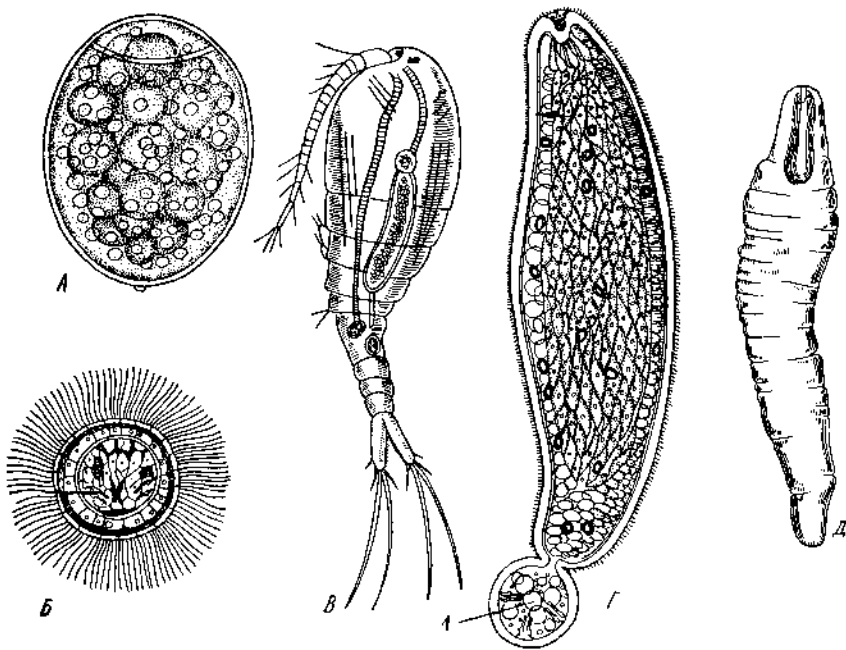


Рис. 164. Стадии развития широкого лентеца (по Скрябину, Шульцу, Розену). А — сложное яйцо; Б — корацидий; В — процеркоид в полости тела зараженного циклопа; Г — процеркоид; Д — плероцеркоид.

Г — церкоммер процеркоида

У прочих цестод общий ход развития таков же, но отдельные детали, и притом довольно важные, могут варьировать. Так, например, у широкого лентеца (*Diphyllobothrium latum*) развитие идет не с одним, а с двумя промежуточными хозяевами (рис. 163). Яйца должны попасть в воду, где из них выходит одетый ресничками шестикрючный зародыш — корацидий (рис. 164, Б); последний плавает в воде и проглатывается рачком — циклопом, в кишечнике которого личинка сбрасывает реснички. Затем она пробуравливает стенку кишки и попадает в полость тела циклона, где превращается в особую очень мелкую (0,5 мм) червеобразную стадию — процеркоид (рис. 164, В, Г); задний конец его, несущий крючья онкосферы, перешнурован в виде маленького шарика. Этот участок тела считают гомологичным церкомеру, наличие которого очень характерно для личинок моногеней (с. 178). Для развития процеркоида требуется около 3 недель. Зараженных циклопов поедают щуки, налимы, окуни, ерши и некоторые лососевые рыбы, у которых процеркоиды пробуравливают стенки желудка и забираются в полость тела, яичник, мышцы и другие органы. Там процеркоиды отбрасывают церкомер, растут и превращаются в плероцеркоидов. Это червячки 1—1,5 см длины с плотным телом, передний конец которого (будущая головка) снабжен двумя присасывательными щелями и вворачен внутрь плероцеркоида. Эта стадия соответствует стадии финны (рис. 164, Д). Развитие широкого лентеца завершается в кишечнике человека, собаки или кошки, которые служат для этого паразита окончательным хозяином. В кишечнике хозяина головка (сколекс) плероцеркоида выворачивается и личинка целиком превращается в молодого ленточного червя, постепенно отшнуровывающего на своем заднем конце членики.

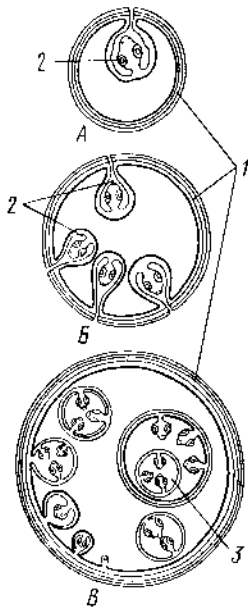


Рис. 165. Схема строения различных типов финны (по Скрябину и Шульцу). А — цистицерк; Б — ценур; В — эхинококк:

1 — стенка пузыря финны, 2 — ввернутые головки, 3 — почкование головок в дочерних пузырях

Помимо плероцеркоида и описанной выше финны свиного солитера существуют и другие формы финны (рис. 165). Тип строения финны, свойственный свиному солитеру, называется цистицерком. Как уже указывалось, это небольшой полый пузырь с ввораченной в него одной головкой. Особый род финн, ценур, имеется в тех случаях, когда пузырь финны сильно разрастается и на стенках его вместо одного впячивания образуется множество их, т. е. в одном пузыре закладывается много головок, каждая из которых дает начало половозрелой ленточной особи. Наконец, особенно сильного развития достигает финны — эхинококки. Пузырь эхинококка вырастает до огромных размеров и образует внутри себя и на стенках много вторичных пузырей меньшей величины — выводковых капсул. На внутренних стенках капсул формируются, в свою очередь, многочисленные впячивания головок; таким образом, каждая выводковая капсула эхинококка отвечает как бы одному ценуру, а единственный шестикрючный зародыш дает начало нескольким тысячам головок. Несмотря на внешние различия, все перечисленные формы финн являются разновидностями одного общего основного типа.

По характеру жизненного цикла, представляющего развитие, сопровождающееся метаморфозом, цестоды стоят ближе к моногенейм, чем к трематодам. Последним, как известно, свойственно чере-

дование поколений типа гетерогонии. Однако у тех видов цестод, развитие которых связано с формированием ценура или эхинококка, жизненный цикл вторично усложняется. В него привходит бесполое размножение пузырчатой стадии, дающей путем почкования множество дочерних головок (сколексов). Имеет место чередование двух поколений — полового и бесполого, т. е. метагенез.

Значение умножения головок состоит (так же как и при размножении редий и спорозист сосальщиков) в увеличении численности потомства и соответственно в усилении возможности заражения окончательного хозяина.

Своеобразный членистый характер тела большинства взрослых лентецов породил несколько отличающихся друг от друга толкований их организации и природы их стробилы. По теории колониальности, или полизоичности, цепочка ленточного червя представляет собой колонию индивидов, образовавшуюся путем бесполого размножения, а именно концевое почкование от одной первичной особи, т. е. сколекса. Каждый членик представляет собой особь такой колонии. При этом цепочка сравнивается со стробилой сцифомедуз (с. 132), а сколекс — с первичным полипом стробилы — сцифистой. В пользу теории колониальности цестод свидетельствуют следующие факты: 1) возможность только что приведенного сравнения с примерами из других групп животных; 2) наличие в каждом членике вполне самостоятельного полового аппарата; 3) значительная независимость от головки, достигаемая члениками некоторых ленточных червей; так, группы набитых яйцами члеников *Taeniarynchus saginatus*, оторвавшиеся от цепочки и выведенные наружу, могут ползать еще много часов. Еще большей самостоятельности достигают членики некоторых цестод из кишечника акул (например, *Echinobothrium*, *Trilocularia*; рис. 166). Они поодиночке отрываются от стробилы еще незрелыми, долгое время живут в кишечнике хозяина, сильно вырастают за этот период и развивают в себе половые продукты. У таких члеников формируется даже подобие прикрепительного аппарата, при помощи которого они удерживаются в организме хозяина.

Многие исследователи придерживаются теории монозоичности цестод, согласно которой стробила представляет собой одну особь, а членики — лишь участки этой особи. Действительно, в каждой проглоттиде самостоятелен только половой аппарат, тогда как все другие системы органов говорят об индивидуальности всей цепи в целом, а не отдельных члеников. Так, в нервной системе всего один мозговой ганглий, в выделительной — лишь один мочевой пузырь и т. д. Наконец, имеется несколько родов цестод, у которых сколекс неясно обособлен от остального тела, содержащего всего один половой аппарат. Такие ленточные черви напоминают трематод. Сторонники теории монозоичности считают подобные формы наиболее примитивными. Причины, вызвавшие умножение числа половых аппаратов и расчленение тела цестод, приводятся различные. В первую очередь, умножение числа половых аппаратов способствует производству большого числа яиц (см. закон большого числа яиц, с. 172). Тенденция к этому, быть может, сказывается и в удвоении половых аппаратов в каждом членике, о чем говорилось раньше.

Вероятно, что еще до расчленения тела цестод на проглоттиды в нем образовался продольный ряд половых аппаратов, как у некоторых современных ремнецов (*Ligula*). Уже позднее соответственно каждому половому аппарату обособился и участок тела в виде членика, все же отвечающий, как видно из его происхождения, не целой особи, а ее части.

Патогенные представители цестод. Многие виды цестод, паразитирующие у человека и животных, вызывают тяжелые, иногда смертельные заболевания — цестодозы. Наибольшее число патогенных видов относится к отрядам *Pseudophyllidea* и *Cyclophyllidea* (см. ниже). К пер-

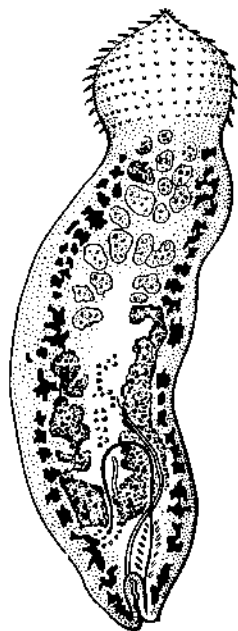


Рис. 166. Отделившийся от цепочки членик *Trilocularia*, самостоятельно живущий в кишечнике акулы и образовавший прикрепительный орган с крючьями

вому отряду принадлежит один из серьезных паразитов рыб, обыкновенный ремнец (*Ligula intestinalis*; рис. 167). В рыбах ремнец встречается в стадии крупных плероцеркоидов до 50—80 см длины, которые в виде клубка белых лент лежат в полости тела у леща, плотвы и других карповых рыб. Присутствие ремнецов ухудшает питание и сильно за-

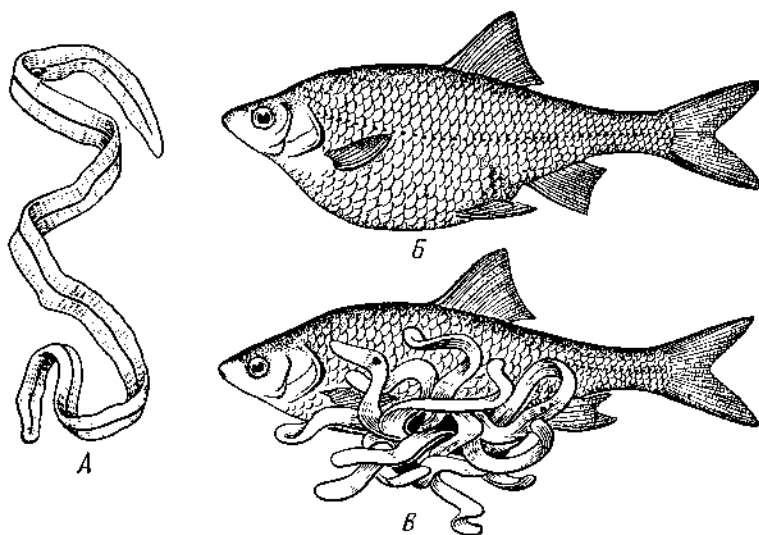


Рис. 167. Ремнец *Ligula intestinalis*. А — плероцеркоид, извлеченный из полости тела рыбы; Б — раздувающаяся рыба, зараженная ремнецами; В — ремнецы, высунувшиеся наружу из разреза стенки тела рыбы (по Гофферу)

держивает рост рыбы, а при массовом заражении ремнецом рыба даже гибнет. Взрослая стадия *Ligula*, лишь немногим более крупная, чем его плероцеркоиды, живет в кишечнике водных птиц (чаек, цапель и др.), которые заражаются при поедании пораженной плероцеркоидами рыбы. Специального рассмотрения заслуживает лентец широкий (*Diphyllobothrium latum*; см. рис. 160, А), частый паразит человека; живет в тонких кишках. Цепочки из 3—4 тыс. члеников могут достигать длины более 9 м; этот лентец встречается также в кишечнике собак и кошек. За головкой и тонкой шейкой следуют проглоттиды, ширина которых больше длины. Сердину и заднюю часть цепочки занимают зрелые членики, в центре последних просвечивает темно-бурое пятно — матка, заполненная развивающимися яйцами. Половая система лентеца отличается тем, что все половые отверстия открываются паружу на плоской стороне члеников. Матка в виде тесно скрученного петлевидного канала занимает середину членика и при малом увеличении дает фигуру розетки. Вследствие наличия маточного отверстия яйца в большом количестве попадают в просвет кишки и выводятся с испражнениями.

Развитие широкого лентеца идет при участии двух промежуточных хозяев, роль которых выполняют веслоногие рачки (циклопы и диаптомусы) и различные виды рыб (с. 190). Употребление в пищу свежемороженой икры, недостаточно проваренной, прожаренной или вяленой рыбы приводит к заражению плероцеркоидами, которые в тонких кишках прикрепляются к слизистой и через 3—4 недели дают половозрелую стадию.

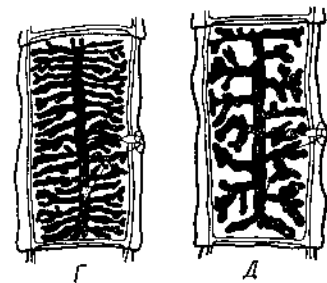
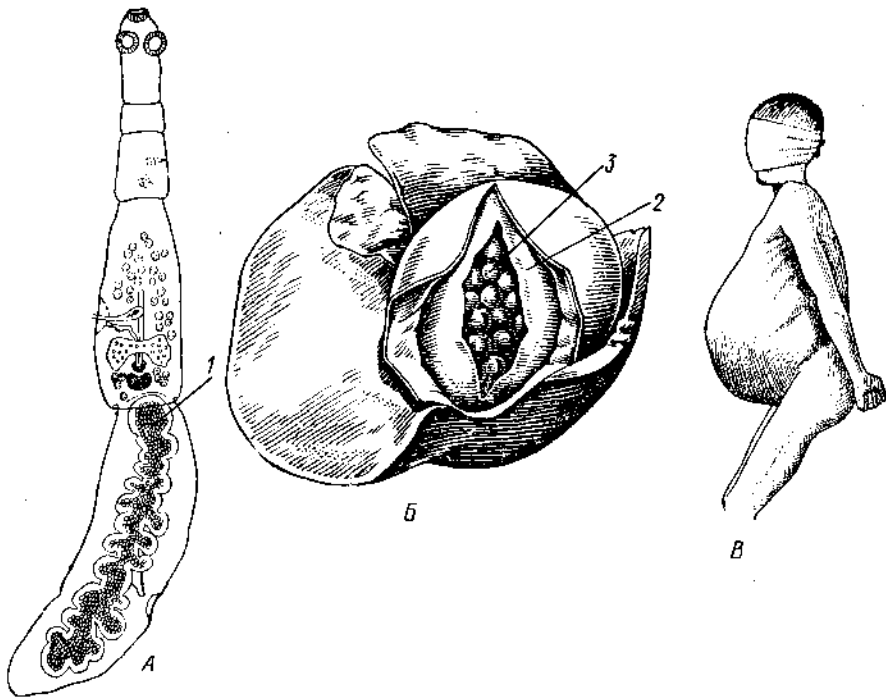
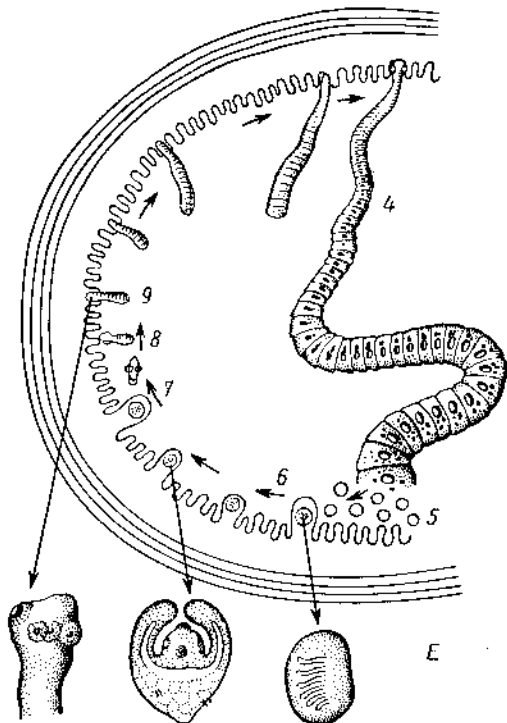


Рис. 168. Представители ленточных червей, паразитирующих у человека. А — эхинококк *Echinococcus granulosus* — половозрелая стадия из кишечника собаки; Б — пузырчатая стадия эхинококка в печени человека; В — человек, пораженный эхинококком (по Брауну); Г — зрелый членик бычьего солитера; Д — зрелый членик свиного солитера; Е — цикл развития карликового цепня *Hymenolepis nana* из кишечника человека:

1 — заполненная яйцами матка, 2 — вздутая стенка пузыря эхинококка, 3 — мелкие дочерние пузыри, 4 — взрослая стробила, 5 — яйца, вышедшие из стробилы и дающие шестикрючных зародышей, 6 — шестикрючные зародыши в ворсинках кишечника, 7 — превращение онкосферы в финну, 8 — финна выворачивается и поступает в просвет кишечника, 9 — сколекс прикрепляется к стенке кишки и вырастает в стробилу. Снизу изображены при большом увеличении онкосфера, финна и сколекс



Лентец широко распространен в Европе и Азии, а теперь и в Северной Америке. Чаще встречается там, где население питается пресноводной рыбой. Так, он распространен в Швеции, по всей Прибалтике, на Оби, в Сибири.

Симптомы заражения приблизительно одинаковы для всех кишечных ленточных червей, прежде всего это различные нарушения пищеварения. При долгом пребывании паразита в кишечнике начинается постепенное наступление общей слабости, усталости и малокровия. Вредное влияние широкого лентеца объясняется не только механическим воздействием на кишечник, но и тем, что паразиты поглощают часть пищи, предназначенной для хозяина. Злокачественное малокровие возникает как следствие тяжелого авитаминоза, вызываемого жизнедеятельностью широкого лентеца, избирательно поглощающего витамин В₁₂.

Относящийся к отряду Cyclophyllidea невооруженный цепень (*Taeniarhynchus saginatus*) называется так потому, что сколекс его в качестве органов прикрепления снабжен 4 присосками, но лишен крючьев. Стробила содержит свыше 1000 члеников и достигает 4—10 м длины. Половой аппарат закладывается, начиная с 200-й проглоттиды. Длина зрелых проглоттид 16—30 мм, ширина 5—7 мм. Главный канал матки несет с каждой стороны 17—35 боковых ветвей (рис. 168, Г). Этот солитер живет в тонких кишках человека и вследствие мощности присосок изгоняется труднее прочих ленточных глист.

Яйца солитера, попадая вместе с испражнениями человека на землю, могут случайно заглатываться крупным рогатым скотом. В кишечнике скота из яиц выходят шестикрючные зародыши, которые пробуравливают слизистую оболочку кишки, попадают в лимфатические сосуды и доставляются током лимфы в различные внутренние органы. Часть зародышей застревает в мышцах, где и превращается в финны типа цистицерков в горошину величины. Таким образом, заражение человека невооруженным цепнем происходит при употреблении в пищу плохо стерилизованного (т. е. недостаточно проваренного или прожаренного) говяжьего мяса.

Вооруженный цепень (*Taenia solium*) (см. рис. 161) очень похож на предыдущий вид, но имеет на головке двойной венчик крючков. Стробила *T. solium* менее мощная, чем у *T. saginatus*, и достигает большей частью 2—3 м длины (редко более). Зрелые задние членики цепи имеют матку с 7—12 боковыми ветвями с каждой стороны (рис. 168, Д). Выходящие в испражнениях по 5—6 шт. вместе зрелые членики не обладают активным движением, которое наблюдается у проглоттид *T. saginatus*. Солитер живет в тонкой кишке человека, но промежуточным хозяином его служит не рогатый скот, а свинья, в мясе которой встречаются финны этого вида.

Наиболее прост способ диагноза вышеприведенных человеческих видов цепней по форме матки и выходящих наружу зрелых члеников. Верно поставить диагноз в данном случае важно, так как *T. solium* значительно опаснее остальных видов. Вооруженный цепень может встречаться в человеке не только в виде ленточной глисты, но и в стадии финны, т. е. человек может служить для него и промежуточным хозяином. Следовательно, достаточно яйцам *T. solium* попасть каким-либо образом в желудок человека, чтобы там из них вышли онкосферы, дающие в конечном счете финну. Между тем финны часто оказываются в печени, иногда в мозге, в глазу и своим присутствием могут причинять тяжелые заболевания или даже смерть. Обыкновенно заражаются при неосторожности, например яйцами, приставшими к белью, рукам и т. п. Но у лиц

страдающих кишечной формой *T. solium*, может быть и другой способ массового самозаражения, а именно: при рвоте происходит антиперистальтическое сокращение кишок, вследствие чего куски стробилы могут попасть из тонкой кишки в желудок. Здесь из зрелых яиц, находящихся в члениках, выходят зародыши, пробуравливающие слизистую оболочку кишки и превращающиеся в финны. Поэтому к заболеванию кишечной стадией *T. solium* следует относиться серьезно, рекомендуя больному как можно скорее произвести изгнание паразита и притом непременно под наблюдением врача, ибо глистогонные средства в некоторых случаях вызывают отравление и рвоту.

Значительно реже предыдущих видов встречается цепень карликовый (*Hymenolepis nana*; рис. 168, E) — обитатель тонких кишок человека. Длина полной стробилы этого червя, насчитывающей от 100 до 200 члеников, едва достигает 1—4,5 см. Головка на вершине, или хоботке, снабжена одним венчиком из 20—24 крючков, а по краям 4 округлыми присосками.

Цепень карликовый — интересное исключение среди цестод, он развивается без смены хозяев. Яйца выходят с испражнениями и проглатываются при потреблении загрязненной пищи или воды. Выходящие в кишечнике человека из яиц зародыши внедряются в кишечные ворсинки и превращаются в финны. Последние выпадают впоследствии в просвет кишечника, где и развиваются в стробилы.

Наиболее опасен для человека цепень эхинококк (*Echinococcus granulosus*; рис. 168, A, B, B). Вид этот прямо противоположен предыдущим по относительной величине ленточной и пузырчатой стадий. Тогда как половозрелая форма состоит всего из 3—4 члеников и достигает 5 мм длины, финны червя образуют пузырь, достигающий размеров яблока, а иногда детской головы. Сам цепень живет в тонкой кишке собаки, лисы и волка, а стадию финны проходит в различных органах (особенно в печени и легких) крупного рогатого скота, овец, свиней, реже лошадей, кроликов, а также и человека. У скота заражение происходит при поедании вместе с травой яиц *Echinococcus*, попавших на траву из экскрементов пастушьих собак. Человек заражается при неосторожном обращении с собаками. Яйца *Echinococcus* так малы (35 мкм длины), что легко могут попасть в рот, если не мыть руки перед едой после того, как гладили зараженную собаку, и т. п. То же самое может случиться, если позволить собаке лизать себе руки или лицо и т. п. Собаки же заражаются финнами эхинококка, поедая внутренности зараженного рогатого скота и свиней.

Попавшие в кишечник яйца *Echinococcus* дают шестикрючных зародышей, проникающих через стенки кишки во внутренности.

Развитие зародышей эхинококка происходит очень медленно. Через месяц после заражения пузырек финны достигает 1 мм в диаметре и только через 5 месяцев — 1 см в поперечнике. Финна развивается, растет годами и формирует на своей внутренней стенке дочерние пузыри с многочисленными головками. Известны случаи, когда в печени коровы образовывались пузыри эхинококка массой в 60 кг.

Распространение эхинококка связано, с одной стороны, с обилием скота и собак в данной местности, с другой стороны, зависит от степени общения человека с собаками. Эхинококк особенно часто встречается у народностей Севера, например в Исландии и Сибири.

Вредное влияние эхинококка зависит в каждом случае целиком от его величины и местонахождения. Эхинококки небольших размеров иногда остаются совершенно незамеченными большими и обнаруживаются лишь случайно, например при вскрытиях. Наоборот, крупные эхинококки не только разрушают орган, в котором поселились, но и механически раздражают соседние части организма, например надавливая

на нервы, кровеносные сосуды и т. п. Удаление эхинококка производится лишь оперативным путем.

Из паразитов домашних животных следует упомянуть мозговика (*Multiceps multiceps*), вызывающего у овец болезнь «вертеж», или «вертячку». В половозрелой ленточной стадии мозговик встречается в кишечнике пастушьих собак, но финна его развивается в мозге овец и некоторых других домашних и диких копытных. При поражении одного из полушарий животное начинает двигаться по кругу. Пузырчатая стадия мозговика достигает размеров грецкого ореха и более. Через 4—6 недель после обнаружения симптомов заболевания наступает смерть. В конце XIX в. во Франции ежегодно погибало от мозговика до 1 млн. овец.

Безусловно, хозяйственное значение имеют также ленточные глисты из семейства Aporioserphalidae, паразитирующие в кишечнике лошадей, овец и крупного рогатого скота. Так, например, *Moniezia expansa* и некоторые другие представители этого семейства вызывают тяжелые кишечные заболевания и тысячные падежи среди овец.

Миниатюрные финны этих глист развиваются в мелких клещах семейства Oribatidae, живущих в траве. Клещи проглатываются овцами вместе с травой.

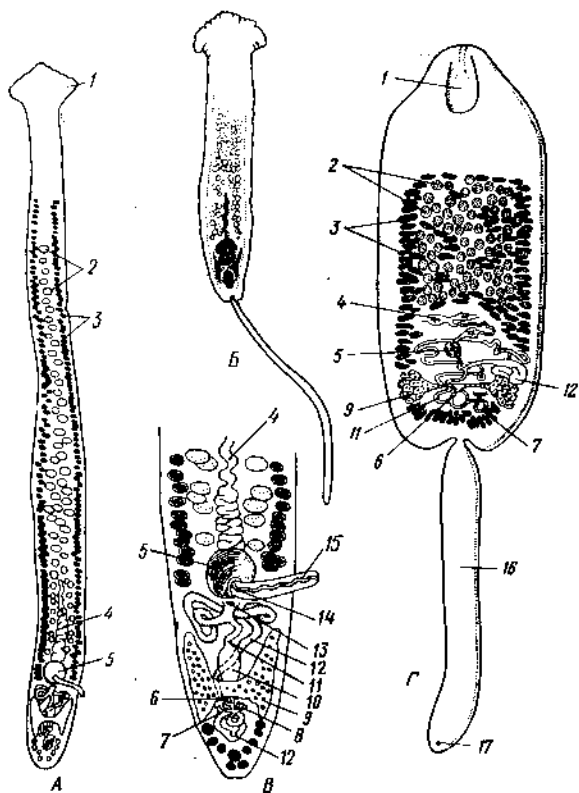


Рис. 169. Анатомия нерасчлененных Cestoda. А — общий вид *Caryophyllaeus laticeps* из кишечника карповых рыб; Б — его личинка (по Фурману); В — детали строения его заднего конца тела; Г — *Archigetes appendiculatus* из полости тела пресноводных олигохет (по Мрачку);

1 — сколекс, 2 — семенники, 3 — желточники, 4 — семяпровод, 5 — сумка копулятивного аппарата, 6 — яйцевод, 7 — желточный проток, 8 — скорлуповые железы, 9 — яичник, 10 — семяприемник, 11 — влагалище, 12 — матка, 13 — женское половое отверстие, 14 — мужское половое отверстие, 15 — копулятивный орган, выпяченный наружу, 16 — хвостовой придаток, 17 — личиночные крючья

Классификация. Всего к ленточным червям относится 9 отрядов. Остановимся лишь на главнейших.

Отряд 1. Caryophyllidea. Типичный представитель отряда — гвоздичник (*Caryophyllaeus*), живет в кишечнике карповых рыб. Тело паразита не расчленено и имеет единственный половой аппарат (рис. 169, А). Фестончатый передний конец функционирует как головка. Личинки (снабженные хвостовым придатком процерконды) живут в полости тела малощетинковых червей. Близкий родич гвоздичника *Archigetes* (рис. 169, Г) сохраняет в течение всей жизни хвостовой придаток и достигает половой зрелости в полости тела малощетинковых червей. Это единственный представитель цестод, половое размножение которого протескает в беспозвоночных. Возможно, что *Archigetes* — это неотеническая личинка, взрослая стадия которой утрачена.

Отряд 2. Pseudophyllidea объединяет ленточных червей, сколекс которых несет всего две присасывательные ямки и иногда одиночные крючья. Матка открывается наружу само-

стоятельным отверстием (см. рис. 160, Б). Наибольшее значение имеют два семейства: ремнецы — *Ligulidae* и лентецы — *Diphylobothriidae*. Ремнецы характеризуются наличием длинного лентовидного тела, содержащего многократно повторяющийся половой аппарат, но не всегда разбитого на членики; головка обособлена неясвенно.

У семейства лентецов тело расчленено, головка же в качестве органов прикрепления несет две боковые шелевидные ямки (см. рис. 154, В).

Отряд 3. *Cystophyllidea*. Включает цестод, имеющих сколекс с четырьмя присосками и венчиком кутикулярных крючьев. Матка не имеет отверстия (см. рис. 159, В) и наполненные яйцами членики целиком отделяются от стробилы. Сюда относится обширное семейство солитеров, или цепней (*Taeniidae*), включающее много важных паразитов человека и животных.

КЛАСС V. ЦЕСТОДООБРАЗНЫЕ (CESTODARIA)

К этому классу относится небольшое число видов, сгруппированных в два отряда.

Представители цестодообразных во многих отношениях сходны с

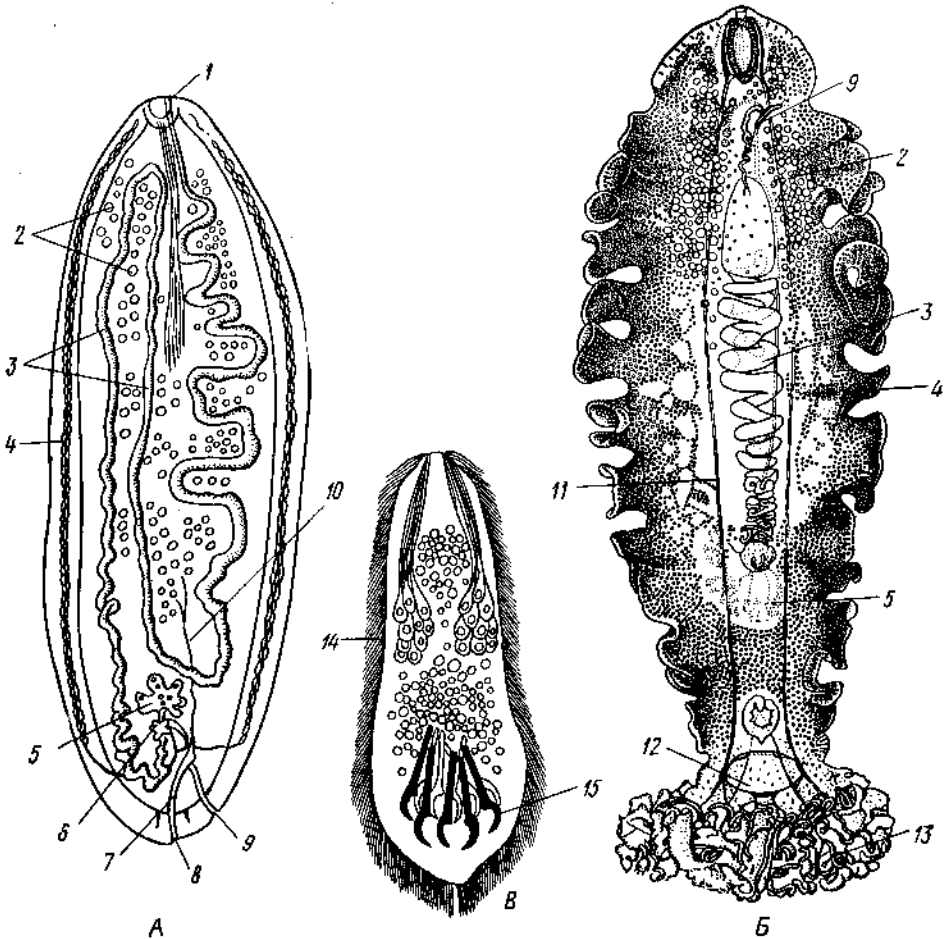


Рис. 170. Представители класса Cestodaria. А — анатомия амфилины *Amphilina foliacea* из полости тела стерляди (по Гейну); Б — строение *Gyrocotyle urna* из кишечника химеры (по Линчу); В — личинка *Gyrocotyle* (из Шульца и Гвоздева):

1 — отверстие матки, 2 — семенники, 3 — матка, 4 — желточники, 5 — яичник, 6 — оотип, 7 — влагаллице, 8 — отверстие влагаллицы, 9 — мужское половое отверстие, 10 — семяпроводы, 11 — нервный ствол, 12 — нервное кольцо, 13 — прикрепительная розетка, 14 — ресничный покров личинки, 15 — эмбриональные крючочки

цестодами и лишены, подобно последним, пищеварительной системы. Это обстоятельство послужило причиной того, что цестодообразных нередко относят к классу Cestoda как подкласс. Между тем цестодообразные обладают рядом признаков, отличающих их от ленточных червей. Прежде всего это касается строения личинки — ликофоры (рис. 170, В), которая несет не 6 как онкосфера цестод, а 10 эмбриональных крючочков. В отличие от цестод церкомер ликофоры часто не отбрасывается, а сохраняется и у половозрелых особей. Все Cestodaria — нерасчлененные формы, обладающие единственным половым аппаратом. Половая система, как и у прочих плоских червей, гермафродитна и представлена многочисленными фолликулярными семенниками и одним двухлопастным яичником. Желточники развиты, матка открывается наружу самостоятельным отверстием. Имеется влагалище. Все прочие системы органов устроены принципиально так же, как у ленточных червей.

Отряд 1. Gyrocotylidea. Паразитирует в кишечнике древних акулловых рыб — хи- мер. Тело гирокотилид уплощено, края имеют фестончатые разращения (рис. 170, Б). На заднем конце тела расположена прикрепительная диск в виде складчатой розетки, на переднем — небольшая присоска. Прикрепительная розетка иннервируется мощным нервным кольцом, которое соединяет боковые нервные стволы. Развитие идет с метаморфозом. Вылупляющаяся из яйца личинка имеет на заднем конце диск с крючочками (церкомер), из которого в дальнейшем возникает прикрепительная розетка взрослой формы.

Своеобразие отр. Gyrocotylidea заключается в том, что представители его сочетают признаки классов моногеней и ленточных червей, занимая как бы промежуточное положение между ними.

Отряд 2. Amphiliinae. Наибольший интерес представляет вид *Amphiliina fo- liacea* (рис. 170, А) с овальным, листовидным телом, достигающим 5 см длины. Паразит встречается в осетровых рыбах Волжско-Каспийского бассейна и рек Сибири. В половозрелом состоянии живет не в кишечнике, а в полости тела хозяина. Промежуточными хозяевами для амфилины служат некоторые виды бокоплавов (отр. Amphirota) и расчлененногных рачков (отр. Mysidacea). В полости их тела живет личинка типа процеркоида, которая после съедания рачков рыбой превращается в половозрелую стадию. В связи с необычным местообитанием взрослой *Amphiliina* (полость тела вместо кишечника) некоторые ученые трактуют взрослую амфилину как цеотеническую личинку типа плероцеркоида, приобретшую способность размножаться половым путем.

Филогения плоских червей и вопрос о происхождении паразитизма

Плоские черви связаны в своем происхождении с предками примитивных кишечнополостных. В основании филогенетического древа Plathelminthes, несомненно, стоит класс ресничных червей (Turbellaria), возможные пути происхождения которых от гипотетических планулообразных организмов рассмотрены выше (с. 161). Примитивным строением, как указывалось, характеризуются бескишечные турбеллярии (Ascoela), которые и дали, по-видимому, начало остальным ресничным червям. Однако наибольший интерес для понимания филогенетических взаимоотношений в пределах типа Plathelminthes в целом представляют прямокишечные турбеллярии. Схематизируя описанную выше (с. 159) организацию Rhabdocoela, мы получаем своего рода обобщенный прототип всех плоских червей в виде животного с простой прямой кишкой, мозгом, 2—6 нервными стволами, парой протонефридиев, парными гонадами и хитинизированным копулятивным аппаратом. От этого прототипа могут быть произведены другие, более специализированные в разных отношениях группы Plathelminthes. По-видимому, все современные паразитические плоские черви ведут свое начало от свободноживущих форм, общих с предками прямокишечных турбеллярий и морфологически близких к ним. Эволюция этих предковых форм шла в трех основ-

ных направлениях: одна ветвь дала начало современным Rhabdocoela, две другие — пошли по пути приспособления к паразитическому образу жизни.

Многим современным турбелляриям и, в частности, прямокишечным свойственна способность к сожительству (симбиозу) с другими животными. Известны виды Rhabdocoela, находящие себе убежище в выводковой камере или жаберной полости некоторых ракообразных. Есть и настоящие паразитические виды, поселяющиеся в моллюсках, морских звездах, рыбах и т. д. Это позволяет предполагать, что и предки прямокишечных турбеллярий при возникновении подходящих условий могли становиться паразитами.

Переход свободноживущих животных к паразитизму может осуществляться несколькими путями. Важное значение в этом плане имеют различные типы симбиоза, в том числе так называемое «квартиранство», при котором один из партнеров, отличающийся более мелкими размерами, находит себе убежище на теле другого более крупного животного. Такими «квартирантами», возможно, были турбелляриобразные предки современных моногеней. Оседая на поверхности жабр, кожи или плавников рыб, они первоначально питались оседавшими здесь же мелкими беспозвоночными или слизью, выделяемой покровами рыбы. Вероятно, что такие квартиранты вместо того, чтобы довольствоваться не всегда имеющейся посторонней пищей, начнут делать ранки на теле хозяина и найдут в нем неистощимый источник питательного материала. Постепенно перейдя к питанию кровью и тканями хозяина, они станут, таким образом, настоящими эктопаразитами.

Переход древних моногеней к паразитизму был связан, вероятно, с появлением хрящевых рыб (химер и акул), следовательно, это могло быть приурочено к силуру или девону. Главное направление эволюции кл. Monogenoidea выражается в совершенствовании прикрепительного аппарата, обеспечивающего постоянную связь паразита с телом хозяина.

В отдельных случаях эктопаразитизм может далее вести к внутреннему паразитизму. Так, многие моногеней всю жизнь проводят на жабрах рыб. Такой же образ жизни ведут на жабрах головастиков личинки лягушачьей многоустки и поколение червей этого вида, успевающее завершить развитие до окончания метаморфоза хозяина. При зарастании жабр головастика личинки следующей генерации многоусток мигрируют в мочевого пузырь молодой лягушки. Процесс, который совершается здесь в течение индивидуального развития одного из поколений, надо думать, имел место и в филогении рода *Polystoma*, предки которого жили либо на рыбах, либо на водных амфибиях, всю жизнь дышащих жабрами.

Важно отметить и то, что некоторые виды современных моногеней паразитируют в ротовой полости, глотке и пищеводе рыб. Очевидно, в ходе эволюции имело место постепенное перемещение червей, исходно паразитировавших на жабрах, в ротовую полость и далее по пищеварительному тракту. В филогенезе — это вероятный путь перехода от эктопаразитизма к паразитированию в кишечнике хозяина. Именно таким путем от древних моногенейобразных предков могли возникнуть классы цестод и цестодообразных. Последние представляют в этом смысле особый интерес, так как в организации паразитирующего в кишечнике химер *Cyrocotyle* удивительным образом сочетаются признаки стронгия моногенетических сосальщиков и ленточных червей. По-видимому, *Cyrocotyle* можно рассматривать как промежуточное звено между кл. Cestoda и кл. Monogenoidea. Филогенетическая близость этих трех классов находит подтверждение в наличии у них церкомера, отсутствующей

шего у трематод и турбеллярий. Крайне характерно для эволюции цестод и цестодообразных вызванное эндопаразитическим образом жизни упрощение их организации, проявляющееся в полном исчезновении пищеварительной системы и органов чувств и в значительном увеличении продуктивности их половой системы.

Жизненные циклы представителей Monogenoidea, Cestoda и Cestodaria проходит с метаморфозом, но без гетерогонии. В отдельных случаях (эхинококк) вторично возникает метагенез как средство для увеличения потомства. В ходе эволюции цестод и некоторых цестодообразных (амфилина) возникли промежуточные хозяева, играющие роль передаточного звена, необходимого для заражения окончательных хозяев — позвоночных. В расселении эктопаразитов участие промежуточных хозяев не дает никаких преимуществ. Вероятно, именно с этим связало отсутствие промежуточных хозяев в жизненном цикле моногеней.

Становление в филогенезе современного класса трематод шло, по-видимому, несколько иначе, хотя в основе приспособления к паразитизму и здесь лежали симбиотические отношения. Жизненный цикл современных сосальщиков не может осуществляться без обязательного участия моллюсков. Вероятно, что именно моллюски и были филогенетически первыми хозяевами трематод. Нетрудно представить возникновение симбиоза между моллюсками и свободноживущими предками дигенетических сосальщиков. Личинки последних, похожие на прямокишечных турбеллярий, вероятно, обитали вблизи дна, под камнями, или использовали в качестве укрытия раковины моллюсков. При этом они могли легко попадать в жаберную полость моллюсков (с. 454) и поселиться там, становясь, таким образом, квартирантами. Разумеется, такой переход от свободного существования к квартирантству должен был совершаться очень медленно, и личинки на протяжении длительного времени сохраняли еще связь с внешней средой. В дальнейшем такие квартиранты, первоначально питавшиеся, вероятно, независимо от моллюсков, могли перейти к питанию его кровью, становясь, таким образом, на путь адаптаций к паразитизму. Постепенно это должно было привести к переселению паразитов внутрь тела моллюска. Защищенный организмом хозяина от неблагоприятных воздействий внешней среды, они получили вместе с тем постоянный источник пищи в виде соков и тканей хозяина. Это обусловило новое направление эволюции предков трематод, выразившееся в постепенном и все более глубоком упрощении их организации и ускорении созревания. Личинки, которые раньше покидали своего хозяина и достигали половой зрелости во внешней среде, перестали выходить наружу и начали размножаться в теле хозяина. Так как, по-видимому, у предков трематод долгое время еще сохранялось и свободноживущее поколение, то жизненный цикл приобрел характер гетерогонии, т. е. чередования двух различающихся половых поколений. Разница же заключалась в том, что особи паразитического поколения под влиянием паразитизма упростились и из гермафродитов превратились в партеногенетических самок, тогда как свободное поколение оставалось гермафродитным.

С появлением костистых рыб в верхнем триасе жизненный цикл предков трематод начал осуществляться с участием не одного, а двух хозяев. Столь «поздний» переход гермафродитного поколения к паразитизму находит свое отражение в том, что оно сохранило еще все черты организации, свойственные свободноживущим плоским червям (сложные половая и выделительная системы, пищеварительная система и т. д.).

Жизненный цикл с участием двух хозяев — моллюска и позвоночного, характерный, например, для печеночной двуустки, обычно рассмат-

ривают как исходный примитивный тип жизненного цикла. По-видимому, лишь много позднее установился характерный для большинства современных дигенетических сосальщиков жизненный цикл, который проходит с участием трех хозяев. При этом появление второго промежуточного хозяина, служащего пищей окончательному, рассматривают как приспособление, обеспечивающее заражение последнего.

Дополнение к типу Plathelminthes. Mesozoa

Сюда относятся несколько небольших групп эндопаразитических животных, многоклеточных, но устроенных, несомненно, значительно проще, чем все прочие Metazoa. Они не обнаруживают дифференцировки на типичные зародышесые листки, так как под наружным эпителием, одошающим их тело, имеется или всего одна осевая клетка, или же просто скопление половых клеток. Вплоть до начала XX в. Mesozoa придавали большое филогенетическое значение как формам, переходным между Protozoa и Metazoa. В настоящее время более или менее установился взгляд, что это животные, упростившиеся под влиянием эндопаразитического образа жизни. Согласно одним авторам, это упрощенные Coelenterata, на что указывает некоторое сходство их с личинкой планулы, по другим — Mesozoa — какис-то упрощенные плоские черви. Второе мнение кажется нам более основательным.

Во всяком случае группу Mesozoa следует считать провизорной, сохраняющейся до тех пор, пока не удастся связать их генетически с какими-нибудь высшими Metazoa. К Mesozoa принадлежат два класса (Orthonectida и Dicyemida), содержащие всего около 60 видов.

КЛАСС I. ОРТОНЕКТИДЫ (ORTHONECTIDA)

Небольшая группа мелких (меньше 1 мм) организмов, паразитирующих в полости тела или в половых железах различных морских животных (Turbellaria, Nemertini, Polychaeta, Mollusca и Orphiuroidea). Orthonectida — раздельнополы. Самцы и самки имеют продолговатое тело, состоящее из мерцательного наружного эпителия и внутреннего скопления мужских или женских половых клеток (рис. 171). Половые особи покидают хозяина и выходят в воду, где и происходит оплодотворение.

Яйца развиваются внутри оплодотворенных самок в мелких мерцательных личинок; последние покидают материнский организм и активно проникают в подходящего хозяина. Наружный слой клеток личинки при этом погибает, а внутреннее скопление клеток сливается в небольшой плазмодий, питание которого происходит с помощью многочисленных выростов, внедряющихся в ткани хозяина.

Число ядер плазмодия увеличивается. Большая часть ядер имеет вегетативный характер, но некоторые увеличиваются в размерах и вокруг них обособляется участок более плотной цитоплазмы. Получившиеся клетки начинают дробиться и в одних плазмодиях развиваются в самцов, в других — в самок. Клетки, дающие начало самцам и самкам, по нашему мнению, являются партеногенетическими яйцами.

В таком случае жизненный цикл Orthonectida представляет собой гетерогонию, т. е. чередование типичного полового (самца и самки) и партеногенетического (плазмодий) поколений. Некоторые авторы, однако, считают генеративные клетки Orthonectida за особые беспольные клетки, или агаметы, способные беспольным путем давать начало половому поколению.

Представители: *Rhopalura* (в офиурах), *Stocharthrum* (в полихетах).

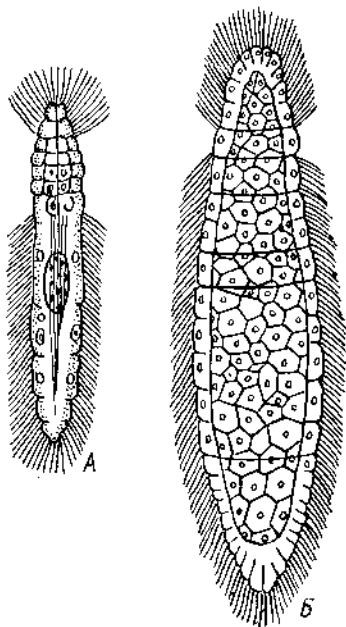


Рис. 171. *Rhopalura ophiocotae* (класс Orthonecthida). А — самец; Б — самка (из Клауса)

КЛАСС II. ДИЦИЕМИДЫ (DICYEMIDA)

Дичиемиды (рис. 172) встречаются исключительно в почках головоногих моллюсков. Червеобразное тело паразита состоит из громадной осевой клетки, окруженной слоем мерцательных клеток, часть которых образует так называемый головной кашшон. Длина тела иногда может достигать 1 см.

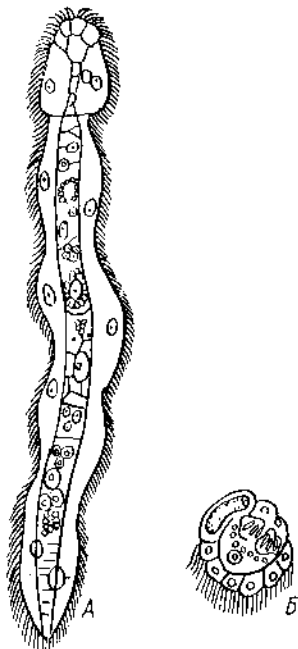


Рис. 172. Представители класса Dicyemida. А — *Dicyema macrocephalum*, молодая партеногенетическая самка с зародышами, образующимися в осевой клетке; Б — *Dicyemena cledoides*, расселительная личинка

В осевой клетке формируются особые генеративные клетки, развивающиеся без оплодотворения, т. е. соответствующие партеногенетическим яйцам. Таким образом, описываемое поколение дичиемид представляет собой не что иное, как партеногенетических самок. Из яиц, все еще находящихся внутри материнской осевой клетки, развиваются особи гермафродитного поколения. Их оплодотворенные яйца дают начало расселительным личинкам. Последние очень мелкие, имеют грушевидную форму и содержат в эпителиальных клетках своего переднего конца два сильно преломляющих свет тельца. Личинки активно покидают организм хозяина и выходят в воду. Дальнейшая судьба их неизвестна. Не исключено, что они непосредственно заражают новые особи головоногих моллюсков. Сложный цикл развития дичиемид представляет собой чередование партеногенетического и типичного полового (гермафродитного) поколений, напоминающая тем самым жизненный цикл сосальщиков. На этом основании некоторые зоологи сближают дичиемид с трематодами, считая, что и те и другие ведут свое начало от общих предковых форм.

Подобно другим паразитическим организмам, дичиемиды получают необходимую для жизнедеятельности энергию за счет анаэробного расщепления запасов гликогена, накапливаемых в эпителиальных клетках. Электронно-микроскопические исследования показывают, что эти клетки образуют многочисленные складочки, сильно увеличивающие общую поверхность эпителия. Вероятно, это следует рассматривать как приспособление к восприятию растворенных пищевых веществ из организма хозяина.

Представители: *Dicyema*, *Dicyemena*.

ТИП НЕМЕРТИНЫ (NEMERTINI)

Водные, почти исключительно морские свободноживущие, реже паразитические животные. Тело червеобразно вытянуто и одето мерцательным эпителием, под которым располагаются слои кольцевых и продольных мышц. На переднем конце тела имеется длинный хоботок, способный вворачиваться в специальное хоботковое влагалище. Он может быть вооружен и служит для захватывания добычи.

1. Полость тела у немертин отсутствует, и промежутки между органами заполнены паренхимой. Пищеварительная система устроена сложнее, чем у плоских червей, и складывается из передней, средней и задней кишки; последняя открывается на конце тела анальным отверстием. У немертин впервые появляется хорошо развитая кровеносная система. Специальных органов дыхания нет. Для выделения служат протонефридии. Нервная система устроена по типу ортогона.

2. Немертинны раздельнополы. Половая система очень примитивна и представлена множеством фолликулярных гонад, имеющих вид мешочков. Немертинны лишены сложной системы выводных протоков и копулятивного аппарата, столь характерных для плоских червей.

В тип немертин входит всего один класс с тем же наименованием. В настоящее время известно около 750 видов.

КЛАСС НЕМЕРТИНЫ (NEMERTINI)

Строение и физиология. Тело обычно вытянуто в длину, способно к сокращению и иногда сплющено в спинно-брюшном направлении; чаще оно более цилиндрическое (рис. 173, А). Размеры немертин варьируют от 1—2 см до 2 м, а в исключительном случае даже до 30 м (*Lineus longissimus*). Большинство Nemertini окрашено в темные тона, но имеются виды, характеризующиеся зеленой, ярко-красной, розовой или пестрой окраской.

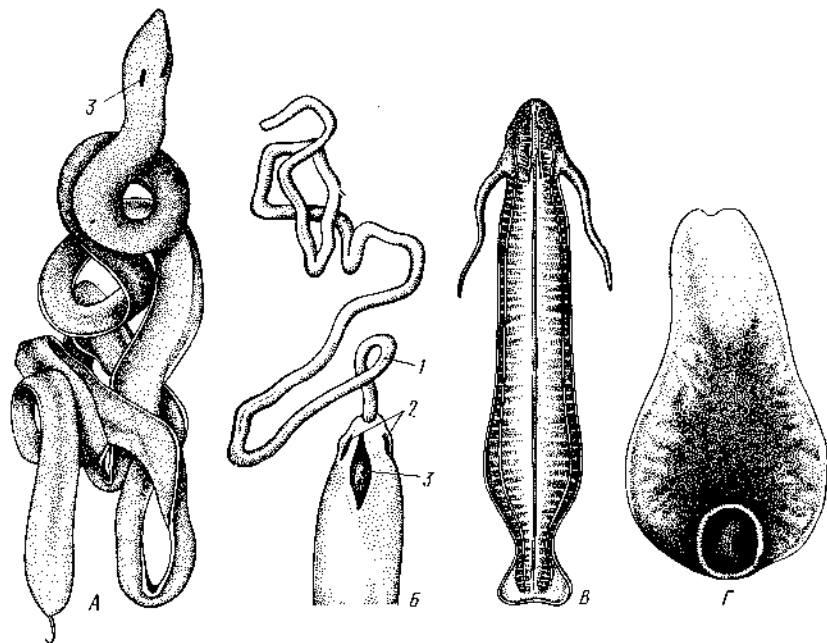


Рис. 173. Различные немертин (по разным авторам). А — *Cerebratulus*; Б — передний конец тела *Cerebratulus* с вывернутым хоботком; В — *Nectonemertes*; Г — *Malacobdella*:

1 — хоботок, 2 — боковые щели, 3 — ротовое отверстие

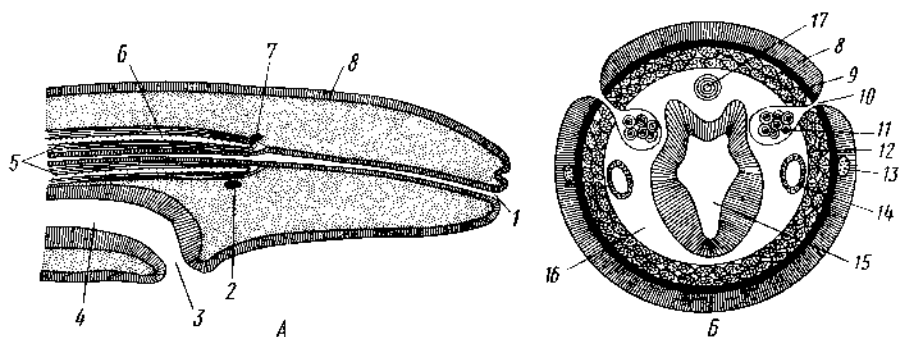


Рис. 174. Внутреннее строение немертин. А — схематичный продольный разрез переднего конца (по Бюргеру, из Байера); Б — схема поперечного разреза (по Новицкому, из Байера):

1 — отверстие, через которое происходит выворачивание хоботка, 2 — брюшной нервной ганглий, 3 — ротовое отверстие, 4 — лицевод, 5 — свернутый хоботок, 6 — полость хоботкового влагаллища, 7 — перерезанная спинная часть мозгового ганглия, 8 — эпидермис, 9 — кольцевые мышцы, 10 — половое отверстие, 11 — яичник, 12 — продольные мышцы, 13 — боковой нервной ствол, 14 — боковой кровеносный сосуд, 15 — кишка, 16 — паренхима, 17 — синий кровеносный сосуд

На брюшной стороне переднего конца тела расположен в виде продольной щели рот, а впереди него, на самом переднем полюсе животного, имеется отверстие, через которое время от времени выбрасывается наружу длинный хоботок (рис. 173, Б). Задний конец тела несет небольшое заднепроходное отверстие.

Кожный эпителий немертин мерцателен, как у Turbellaria, в нем находится громадное количество железистых слизистых клеток. Эпителий покоится на бесструктурной базальной мембране, под которой располагается мускулатура. Расположение слоев волокон мускулатуры — важный систематический признак. У одних немертин имеется только наружный кольцевой и внутренний продольный слои мышц (рис. 174, Б). У других между кольцевым слоем и поверхностным эпителием расположен еще один, наружный, слой продольных мышечных волокон; кроме того, имеются пучки спинно-брюшных мышц. Промежутки между внутренними органами внутри от кожно-мускульного мешка заполнены соединительной тканью — паренхимой.

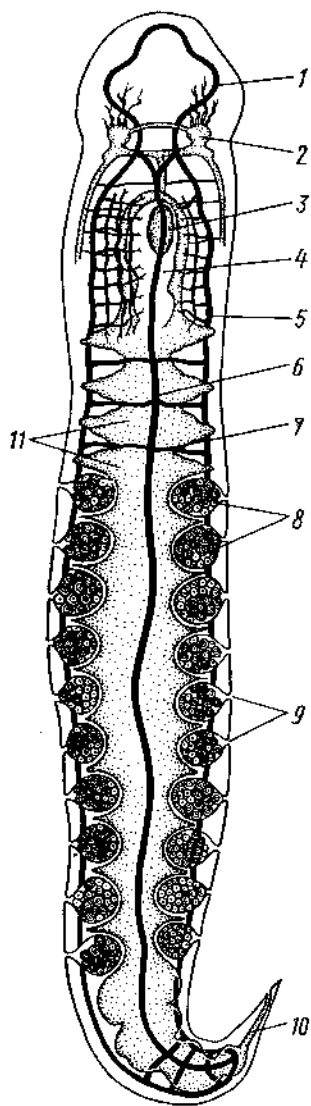


Рис. 175. Организация немертены (из Байера):

1 — головной кровеносный сосуд, 2 — мозговой ганглий, 3 — рот, 4 — пищевод, 5 — боковой кровеносный сосуд, 6 — спинной кровеносный сосуд, 7 — поперечные сосуды, 8 — гонады, 9 — половое отверстие, 10 — анальное отверстие, 11 — кишечник

Кишечник имеет вид прямой трубки, тянувшейся от рта до порошицы. За ртом следует короткая передняя кишка, или пищевод, эктодермального происхождения. Она продолжается в длинную энтодермальную среднюю кишку, которая образует обычно правильно повторяющиеся парные боковые выпячивания, или кармашки. Значительным усложнением строения по сравнению с Plathelminthes является присутствие эктодермальной задней кишки и заднепроходного отверстия (рис. 175). Переваривание пищи происходит как в просвете кишки, так и внутриклеточно.

Немертины — хищники, питающиеся мелкими животными (червями, ракообразными, моллюсками). Хоботок служит для защиты и нападения на добычу. Однако он не находится в прямой связи с пищеварительной системой. Во втянутом состоянии хоботок представляет собой длинную трубку, ввероченную внутрь тела наподобие ввернутого пальца перчатки и лежащую на спинной стороне тела над кишечником в особой полости — влагалище хоботка. Влагалище имеет мускулистые стенки. Трубка хоботка на переднем конце переходит в стенки влагалища (см. рис. 174, А). При сокращении мускулатуры влагалища хоботковая трубка выворачивается наружу, как палец перчатки. Длина выброшенного хоботка иногда превышает длину тела, так что, будучи втянут, он располагается во влагалище петлеобразно. Для втягивания хоботка служит залегающий во влагалище и прикрепленный к хоботку мускул-ретрактор. У части немертин

хоботок снабжен короткой острой иглой — стилетом — орудием нападения и защиты. У некоторых немертин хоботок несет несколько стилетов. Невооруженные немертины поражают свою жертву ядовитым секретом, который выделяется железами эпителия хоботка.

Нервная система немертин хорошо развита. Центральная часть ее состоит из двух пар мозговых, или церебральных, ганглиев, причем одна пара лежит над влагалищем хоботка у переднего конца тела, другая — под ним. Ганглии соединены под хоботком и над ним комиссурами из нервных волокон. От этого головного мозга идет назад пара мощных боковых нервных стволов, располагающихся либо между слоями кожно-мускульного мешка, в том числе прямо в толще кожного эпителия, либо в паренхиме. Поверхностное расположение нервных стволов следует считать примитивным признаком. В ходе эволюции немертин, как у турбеллярий (с. 153), ясно выражена тенденция к погружению нервной системы в толщу паренхимы. Продольные стволы соединены между собой многочисленными поперечными комиссурами.

Органы чувств. У немертин наиболее обычны боковые щели и церебральные органы. Первые представляют собой щелевидные ямки, расположенные по бокам головы и выстланные мерцательным эпителием. Вторые — более глубокие вдачивания, образующие узкие, выстланные мерцательным эпителием капальцы (мозговые или церебральные каналы), пронизывают толщу кожно-мускульного мешка и паренхимы. Они тесно примыкают к мозговому ганглию или даже вдаются в него. Церебральные органы и боковые щели являются органами химического чувства. С их помощью животные реагируют на изменения химического состава воды и на появившиеся ионы. Предполагают, что церебральные органы выполняют, кроме того, и эндокринные функции. У донных немертин хорошо развиты органы осязания. Они представлены разбросанными по всему телу клетками, которые несут осязательные волоски. Обыкновенно имеются также глаза, лежащие над мозгом в числе 2, 4 и более. Они устроены по тому же типу, как у турбеллярий, т. е. инвертированы.

Кровеносная система. Большим шагом вперед по сравнению с плоскими червями следует считать появление системы кровеносных сосудов. Имеются три главных продольных сосуда: один спинной и два боковых; спинной лежит над кишечником, между ним и влагалищем хоботка. Все три сосуда сливаются вместе у переднего конца тела, а кроме того, на всем протяжении тела соединяются между собой поперечными перемычками.

Кровеносная система имеет важное значение для транспорта пищевых веществ (продуктов пищеварения) ко всем органам и частям тела червей. В крови имеются клеточные элементы (кровяные тельца), содержащие различные дыхательные пигменты, в том числе гемоглобин, и придающие крови красноватый, желтый или зеленый цвет. Таким образом, можно считать, что кровь выполняет дыхательную функцию, хотя специализированных органов дыхания у немертин нет.

Выделительная система. Накапливающиеся в крови конечные продукты обмена веществ поступают в выделительную систему, устроенную по типу протонефридиев. Это пара трубок, лежащих по бокам тела, чаще лишь в передней его половине, и открывающихся наружу выводными отверстиями. Каждый ствол дает от себя много побочных канальцев, оканчивающихся клетками с мерцательным плазмем. Своими концами канальцы глубоко вдаются в стенку боковых кровеносных сосудов, облегчая этим диффузию конечных продуктов обмена веществ из крови в выделительную систему.

Половая система в противоположность плоским червям устроена очень просто. Немертины раздельнополы. Многочисленные парные яичники или семеники расположены по бокам тела между боковыми карманами кишечника. Для выведения наружу половых клеток служат короткие протоки (яйцеводы или семяпроводы), нередко формирующиеся лишь ко времени созревания половых продуктов.

Развитие. Оплодотворение паружное. Оплодотворенные яйца испытывают полное дробление, которое обнаруживает большое сходство со спиральным дроблением у кольчатых червей (с. 263). В результате дробления получается бластула, а затем впячиванием одного полюса бластулы возникает гастрולה.

Из гастролы развивается свободноплавающая планктонная личинка, которая у разных немертин имеет неодинаковую форму: наиболее характерна для немертин личинка, называемая пилидием (рис. 176). При формировании пилидия по бокам бластопола развивается пара выростов в виде широких лопастей, свисающих вниз параллельно друг другу. Личинка при этом принимает форму каски с боковыми наушниками. Вершина куполовидного тела несет пучок длинных чувствительных ресниц (султан), сидящих на особом утолщении эктодермы — темной пластинке. Вся личинка покрыта мерцательным эпителием, по по ниж-

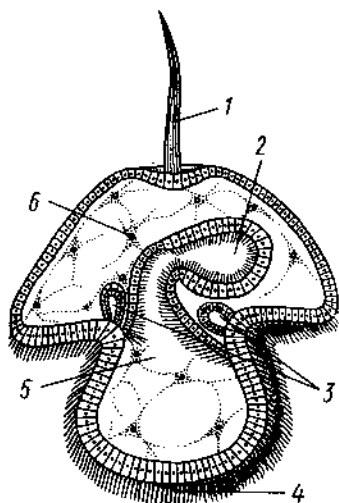


Рис. 176. Личинка немертины — пилидий (по Мечникову):

1 — султан ресничек, 2 — кишечник, 3 — выпячивания эктодермы, 4 — предротовой мерцательный венчик, 5 — рот, 6 — мезенхима

нему краю тела и лопастей проходит полоска особенно длинных ресничек — предротовой мерцательный шнур. Посередине нижней поверхности личинки между ее лопастями помещается ротовое отверстие, ведущее в переднюю кишку, которая переходит в энтодермальную среднюю кишку мешковидной формы. Особенность развития немертин в том, что эпителий пилидия не становится окончательным эпителием взрослого животного, но имеет временный характер и сбрасывается во время превращения личинки во взрослого червя.

Сначала из эпителия личинки в промежуток между эктодермой и энтодермой, т. е. в первичную полость тела, уходят отдельные клетки, представляющие зачаток среднего зародышевого пласта; из них впоследствии возникают соединительная ткань и некоторые внутренние органы. Такой разрозненный, или диффузный, зачаток мезодермы называется мезенхимой. Окончательные покровы червя образуются так: сначала появляются 7 выпячиваний эктодермы: одно маленькое непарное на передней поверхности личинки и три пары более крупных на нижней ее поверхности (впереди, по бокам и позади рта). Затем эти выпячивания врастают внутрь пилидия, окружают со всех сторон его кишечник вместе с зачатком мезенхимы и срастаются друг с другом, образуя под покровами пилидия двухслойный мешок эктодермального происхождения, охватывающий срединную часть личинки. Сформировавшийся червь прорывает стенку пилидия, выходит наружу, опускается на дно и переходит к ползающему образу жизни.

Экология и распространение. К немертинам относятся водные морские, за исключением одного пресноводного рода, черви. Большинство

их обитает в умеренных и арктических водах и лишь немногие виды встречаются в тропиках. Немертины преимущественно придонные животные, поселяющиеся в прибрежной зоне на песчаных и каменистых грунтах. Относительно небольшое число видов приспособилось к плавающему образу жизни. В отличие от донных пелагических немертин обладают коротким уплощенным телом, стекловидно прозрачны. Они плавают с помощью преобразованного в плавник заднего конца тела; нередко имеются и боковые плавники (см. рис. 173, В). Среди пелагических немертин встречаются глубоководные виды (*Pelagonemertes*), обитающие на больших глубинах свыше 1800 м. Некоторые немертины ведут паразитический образ жизни, поселяясь на крабах и моллюсках. Среди них следует назвать обычную в наших северных морях *Malacobdella*, паразитирующую в мастиной полости двустворчатых моллюсков. На заднем конце тела этой немертины развивается мощная присоска, служащая для прикрепления к тканям хозяина (см. рис. 173, Г).

Классификация. Класс немертин подразделяется на два подкласса, которые некоторыми авторами рассматриваются как классы.

ПОДКЛАСС I. НЕВООРУЖЕННЫЕ НЕМЕРТИНЫ (ANORLA)

Характерная черта относящихся к этому подклассу немертин — отсутствие вооружения хоботка. Ротовое отверстие смещено на брюшную сторону и располагается позади мозгового ганглия (см. рис. 174, А). Нервная система залегает в толще кожно-мускульного мешка, а иногда прямо в кожном эпителии. В качестве представителя Anorla можно назвать роющего в песке норки *Cerebratulus*, который встречается вдоль всего атлантического побережья Европы, от северной ее границы до Средиземного моря. К этому подклассу относится гигантская немертина *Lineus longissimus*, достигающая 10 и даже 30 м в длину при ширине тела не более 1 см. Петлеобразно скручивая свое длинное тело, немертина держится под камнями, подстерегая добычу.

ПОДКЛАСС II. ВООРУЖЕННЫЕ НЕМЕРТИНЫ (ENORLA)

Хоботок вооружен одним или несколькими стилетами. Ротовое отверстие располагается на переднем конце тела (терминально). Нервная система погружена под кожно-мускульный мешок и залегает в паренхиме. Представители характеризуются преимущественно мелкими размерами. Из донных форм сюда относятся *Amphiporus* — черви 10—12 см длиной, обычно обитающие под камнями в прибрежной зоне, и единственный пресноводный род *Stichoslemma*, многочисленными представителями которого (очень мелкие формы 1—2 см длиной) встречаются в реках и озерах Европы и Северной Америки. Наконец, к Enorla принадлежат пелагические (*Nectonemertes*, *Pelagonemertes*) и паразитические (*Malacobdella*) виды немертин.

Филогения немертин. Ряд существенных черт организации немертин указывает на их родство с плоскими червями, в частности турбелляриями. Подобно ресничным червям, немертины обладают паренхиматозным строением и лишены полости тела. Расположение главных частей нервной системы и строение глаз в общем сходны у немертин и турбеллярий. И те и другие имеют протонефридальную выделительную систему. У ряда турбеллярий имеется спиральное дробление, характерное и для немертин. Наконец, следует отметить известное сходство пилудия с мюллеровской личинкой поликлад. Таким образом, естественно предположить, что немертины — потомки ресничных червей.

Эволюция типа Nemertini в общем была прогрессивной и привела к развитию задней кишки с порошицей и кровеносной системы, а также к усилению кожно-мускульного мешка. Однако выработка в процессе эволюции хоботка — органа оригинального устройства — несомненно есть проявление узкой специализации.

ТИП КРУГЛЫЕ, ИЛИ ПЕРВИЧНОПОЛОСТНЫЕ, ЧЕРВИ (NEMATHELMINTHES)

Тип характеризуется следующими признаками:

1. Тело нечленистое (несегментированное).
2. Имеется первичная полость тела, представляющая собой щели

между внутренними органами, непосредственно граничащие с окружающими тканями.

3. В отличие от плоских червей (с. 148) большинство круглых червей раздельнополы, и половой аппарат их устроен более просто.

4. Кровеносная и дыхательная системы отсутствуют.

5. Выделительная система или отсутствует вовсе, или представлена видоизмененными кожными железами, или протонефридиального типа.

6. Нервная система построена по типу ортогона и тесно связана с покровами, органы чувств развиты слабо.

7. В пищеварительной системе имеются задняя кишка и анальное отверстие.

Основной группой Nematelminthes является класс круглых червей (Nematoda); кроме того, к ним причисляются классы: брюхоресничные (Gastrotricha), киноринхи (Kinorhyncha), волосатики (Gordiaceae), коловратки (Rotatoria) и как дополнение — приапулиды (Priapulida).

КЛАСС I. БРЮХОРЕСНИЧНЫЕ ЧЕРВИ (GASTROTRICHA)

Мелкие, едва достигающие 1—1,5 мм животные, вытянутой в длину, червеобразной формы (рис. 177). Брюшная сторона тела покрыта ресничками, служащими для передвижения животного по субстрату; по этому признаку Gastrotricha напоминают турбеллярий. Встречаются как в морях, так и в пресных водах. В настоящее время известно около 160 видов Gastrotricha.

Строение и физиология. Организация брюхоресничных червей относительно проста и свидетельствует о принадлежности к низшим червям.

У пресноводных форм передний конец тела большей частью слегка обособлен в виде головного участка. Задний конец вытягивается в два хвостика, или вилку, с открывающимися на них клейкими железами. Покровы характеризуются наличием мерцательного эпителия на брюшной стороне тела, а также на головном участке. Остальная часть тела одета толкой и нежной кутикулой. На конце тела имеются своеобразные «клеевые железы» грушевидной формы, открывающиеся на вершине особых трубчатых придатков. По расположению и строению они напоминают кожные железы прямокишечных турбеллярий (отр. Rhabdozoela).

Покровы подстилаются непосредственно гладкой мускулатурой, которая в отличие от таковой у большинства червей не образует сплошного кожно-мускульного мешка, а состоит преимущественно из пучков продольных мышц. Мускулатура отделена узкой, щелевидной первичной полостью тела от занимающего осевое положение пищеварительного канала, который в виде прямой трубки начинается ртом на переднем конце тела и заканчивается порошицей на заднем. Кишечник состоит из глотки с характерным трехгранным просветом, из длинной энтодермальной средней кишки и очень короткой задней и похож на таковой нематод (с. 212) как своей трубчатой формой, так и трехгранным просветом глотки. Пищеварение внутриклеточное.

Нервная система в виде парного надглоточного ганглия и двух боковых продольных нервных стволов. Для осязания служат рассеянные в покровах чувствительные волоски. По бокам головы лежат ресничные ямки, играющие роль хеморецепторов.

Выделительная система представлена парой извитых протонефридиев, каждый обладает всего одной концевой клеткой с мерцательным пламенем. У некоторых форм протонефридии отсутствуют.

Половая система *Gastrotricha* носит до известной степени неустановившийся характер: наряду с гермафродитами встречаются и раздельнополые формы. Половые железы большей частью парны, реже непарны. Мужское и женское половые отверстия непарны и лежат большей частью непосредственно впереди анального. Оплодотворение внутреннее.

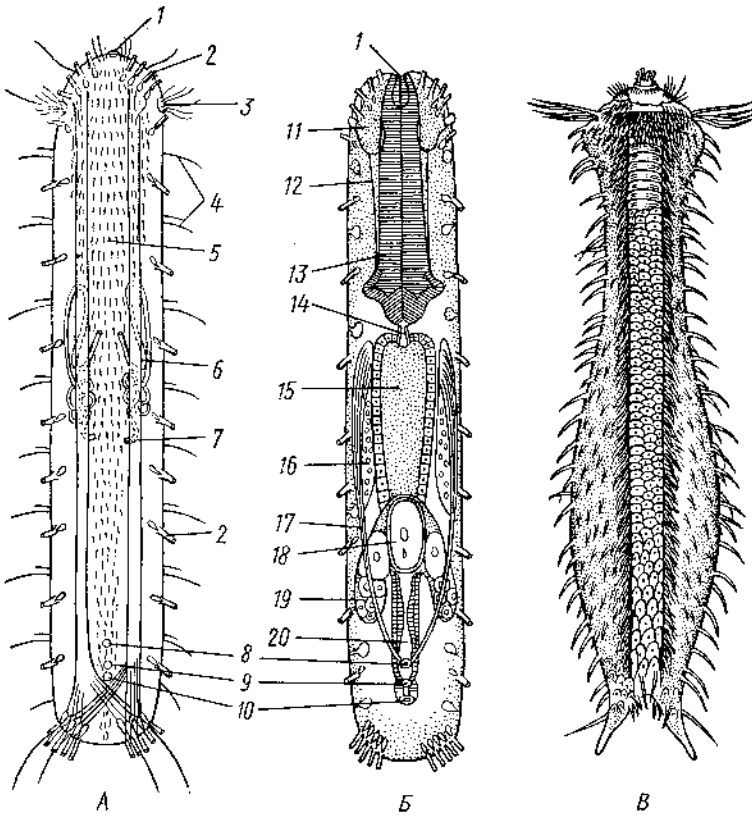


Рис. 177. Схема организации *Gastrotricha*. А — внешний вид с брюшной стороны и выделительная система; Б — остальные внутренние органы; В — пресноводная форма *Chaetonotus maximus* (по Ремане): 1 — рот, 2 — трубки с клейвыми железами, 3 — боковая чувствительная ямка, 4 — чувствительные волоски, 5 — брюшное ресничное поле, 6 — протонефриды, 7 — выделительная пора, 8 — мужское половое отверстие, 9 — женское половое отверстие, 10 — анальное отверстие, 11 — окологлоточный ганглий, 12 — продольный нервный ствол, 13 — глотка, 14 — пищевод, 15 — средняя кишка, 16 — семеник, 17 — семяпровод, 18 — яйцо в матке, 19 — яичник, 20 — яйцевод.

Филогенция гастротрих. Небольшая группа *Gastrotricha* представляет интерес благодаря той связи, которую она позволяет установить между турбелляриями и некоторыми группами *Nemathelminthes*. О близости *Gastrotricha* и *Turbellaria* говорят наличие на некоторых частях тела мерцательного покрова, устройство кожных желез, протонефридиальный аппарат и строение половой системы.

С другой стороны, тенденция к кутиккулизации покровов (утрата части ресничек), первичная полость тела, раздельнополость некоторых форм и строение кишечника указывают на сближение брюхо-ресничных с нематодами (см. ниже).

КЛАСС II. СОБСТВЕННО КРУГЛЫЕ ЧЕРВИ, ИЛИ НЕМАТОДЫ (NEMATODA)

Нематоды образуют громадный по количеству видов (десятки тысяч) класс червей. Масса круглых червей живет на дне морей, входя в состав донной фауны от антарктических вод до Северного Ледовитого океана. Многие нематоды стали обитателями пресных вод, многие приспособились к жизни в почве, причем последние составляют большинство ее населения по числу особей. Без участия нематод не обходится ни один гнилостный процесс. В качестве паразитов круглые черви поселяются практически во всех органах животных и растений. Как паразиты птиц и насекомых, они, можно сказать, освоили и воздушную среду.

По широте приспособления к условиям обитания мы не имеем среди Metazoa животных, равных нематодам. В этом отношении их можно сравнить только с бактериями и одноклеточными организмами. Такая универсальная приспособленность в значительной мере объясняется развитием у нематод плотной наружной кутикулы, повышающей их жизненную стойкость. Кроме того, форма тела и характер движений нематод оказались пригодными для жизни в различных средах — от донных осадков и почвы до тканей растений и животных.

Несмотря на многообразие сред обитания, которыми овладели нематоды, эти черви обладают единой довольно постоянной организацией.

Строение и физиология. Форма тела нематод цилиндрическая или, правильнее, веретеновидная, так как по направлению к обоим концам тело обыкновенно сужается (рис. 178). Поперечное сечение тела круглое. На переднем полюсе тела лежит рот, близ заднего конца животного, на его брюшной стороне — порошица. Вдоль тела у большинства нематод проходят 4 продольные линии: 2 по бокам и 2 по середине спинной и брюшной сторон. На брюшной стороне тела находится, кроме того, выделительное отверстие (недалеко позади рта), а у самки еще и половое отверстие. Как правило, никаких придатков, кроме небольших бугорков и щетинок, тело не имеет. Снаружи нематоды одеты сложной устроенной многослойной кутикулой. Кутикула представляет своеобразный наружный скелет нематод, который совместно с полостным тургором создает опору для соматической мускулатуры (гидроскелет). Важна и защитная роль кутикулы, предохраняющей нематод от механических повреждений и ядовитых веществ.

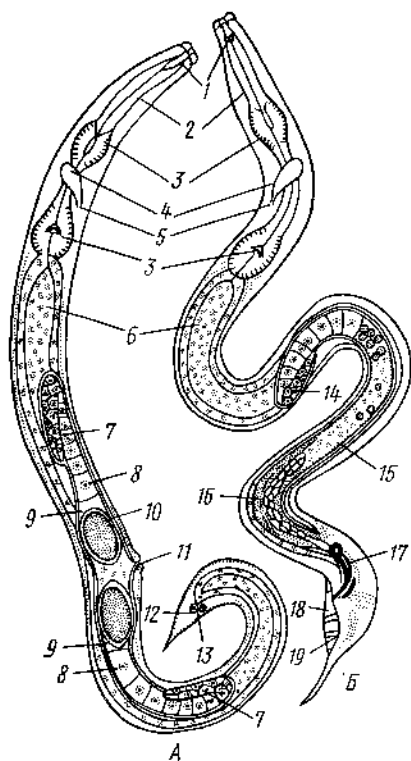


Рис. 178. Схема организации нематод. А — самка; Б — самец (по Парамонову и Брюшковой):

1 — ротовая полость, 2 — пищевод, 3 — бульбус пищевода, 4 — окологлоточное нервное кольцо, 5 — выделительная поря, 6 — средняя кишка, 7 — яичник, 8 — яйцевод, 9 — матка, 10 — яйцо в матке, 11 — женское половое отверстие, 12 — задняя кишка, 13 — анальное отверстие, 14 — семенник, 15 — семяпровод, 16 — семяизвергательный канал, 17 — сликулы, 18 — бурсальные крылья, 19 — ребра бursы (органы осеязания)

Под кутикулой залегает гиподерма, она имеет либо клеточное строение, либо представляет продукт слияния клеток первичного типичного эпителия личинки — синцитий. Соответственно четырем продольным линиям гиподерма образует четыре обращенных внутрь валика. Под гиподермой лежит мускулатура, которая у *Nematoda* состоит лишь из одного слоя, а именно — продольных волокон. Мускульный слой несплошной, но разбит валиками гиподермы на 4 продольные ленты. При сокращении спинные и брюшные ленты действуют как мышцы антагонисты, и тело нематод способно изгибаться только в дорзовентральной плоскости. При этом червь, как правило, передвигается на боку. Таким образом, функционально брюшной стороной будет одна из боковых сторон нематоды — правая или левая. Строение мышечных волокон крайне своеобразно.

Каждая мышечная клетка имеет форму длинного веретена (например, у лошадиной аскариды достигает 0,5 см длины), от центра которого на стороне, обращенной к полости тела, выдается большой пузыревидный придаток (рис. 179). Периферия волокна содержит тончайшие сократительные фибриллы, тогда как середина и пузыревидный придаток состоят из цитоплазмы; в придатке помещается и ядро мышечной клетки.

Между кожно-мускульным мешком залегает довольно обширная полость тела (рис. 180). История развития, а также характер стенок полости говорят, что это первичная полость тела, непосредственно граничащая с окружающими ее органами.

Помимо опорной функции, отмеченной выше, первичная полость играет важную роль в обменных процессах. Через полость тела происходит транспорт веществ, усвоенных из пищи, от кишечника к мускулатуре и половой системе. Через нее же частично осуществляется вынос продуктов обмена к органам выделения. Таким образом, первичная полость тела берет на себя функцию внутренней среды организма, подобной кровеносной системе.

Полость тела содержит водянистую жидкость, которая у некоторых нематод, например у лошадиной аскариды, едкая от присутствия в ней валериановой кислоты.

Отметим, что по некоторым данным полость тела паразитических нематод занята прозрачными, наполненными жидкостью клетками, которые напоминают наречию плоских червей.

В целом для нематод характерна общая особенность гистологии — полное отсутствие ресничных образований (даже сперматозонды лишены хвостика).

Пищеварительная система. Ротовое отверстие находится на переднем конце тела и окружено

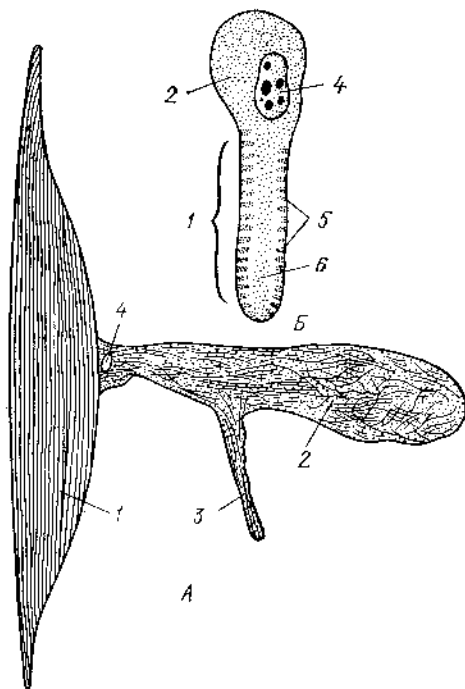


Рис. 179. Мышечные клетки аскариды. А — изолированное мышечное волокно (по Дейнекс); Б — поперечный разрез через волокно (по Читвуду):

1 — сократимая часть мышечной клетки, 2 — саркоплазматический мешок мышечного волокна, 3 — плазматический отросток мышечной клетки, 4 — ядро мышечной клетки, 5 — мышечные фибриллы, 6 — саркоплазма

особыми выступами — губами, которых чаще всего бывает три: спинной и два боковых брюшных. Кишечник образует прямую трубку, тянущуюся через все тело (рис. 181). Передний его участок — глотка — подразделен на ротовую полость (стома) и собственно глотку, обычно называемую пищеводом. Ротовая полость может иметь

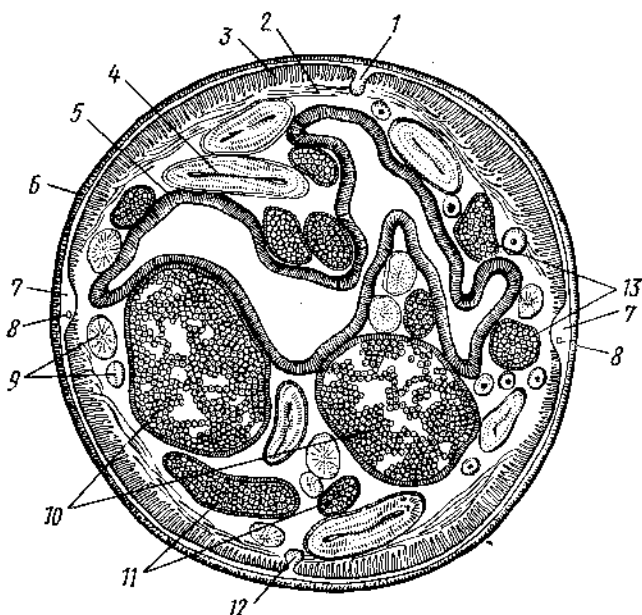


Рис. 180. Поперечный разрез самки аскариды (по Стрелкову):

1 — спинной валик гиподермы, 2 — плазматические отростки мышечных клеток, 3 — мышечные клетки, 4 — яичник в продольном разрезе, 5 — стенка кишечника, 6 — кутикула, 7 — боковой валик гиподермы, 8 — продольный канал выделительной системы, 9 — яичник, перерезанный поперек, 10 — матка, 11 — яйцевод в продольном разрезе, 12 — брюшной валик гиподермы, 13 — яйцеводы, перерезанные поперек

различное строение (рис. 182). У некоторых хищных и зоопаразитических нематод в ней имеются кутикулярные выросты — зубы. Стома фитопаразитических нематод превращена в колюще-сосущий орган — стилет, способный выдвигаться из ротового отверстия с помощью специальных мышц — протракторов.

Пищевод имеет плотные мускульные стенки часто с расширениями (бульбусами). Просвет его выстлан продолжением наружной кутикулы и имеет трехгранную форму. В стенках пищевода лежат пищеводные железы (рис. 182). Таким образом, глотка — это отдел кишечника нематод, в котором сосредоточены его моторная и железистая функции.

Глотка переходит в эпидермальную среднюю кишку, которая тонкостенна и состоит из одного слоя цилиндрических эпителиальных клеток, одетых на наружной поверхности тонкой базальной перипошкой. Далее следует короткая задняя кишка, возникающая, подобно пищеводу, в виде впячивания эктодермы зародыша.

У некоторых Nematoda кишечник в разной мере может претерпевать редукцию. Так, например, у нитчаток (*Filaria*) задний конец кишки замкнут слепо и порошица отсутствует, у трихинеллы и других пищевод

имеет вид простого ряда крупных клеток, пронизанных тонким внутриклеточным каналом, и т. д.

Для свободноживущих нематод пищей нередко служат различные мелкие организмы, паразитические нематоды питаются соками животного-хозяина; некоторые нематоды питаются при этом кровью хозяина; ряд нематод выселяется в растения и питается их тканями. У нематод — паразитов растений наблюдается вскишечное пищеварение. При помощи стилета в ткани растения вырывается секрет пищеводных желез, содержащий сильно действующие ферменты, так что начальные этапы пищеварения протекают вне организма червя. В кишечник нематоды через тонкий просвет стилета поступает уже полупереваренная разжиженная пищевая масса.

Нервная система. Центральная часть нервной системы (рис. 183) образована окологлоточным нервным кольцом, окружающим переднюю часть пищевода. С кольцом связаны нервные ганглиозные клетки. От кольца отходят нервные стволы вперед и назад. Вперед идут чаще 6 коротких нервных веточек. Назад направляются тоже 6 стволов, но два из них, проходящих по срединной спинной и брюшной линиям (в соответственных валиках гиподермы), несравненно более мощные, чем остальные.

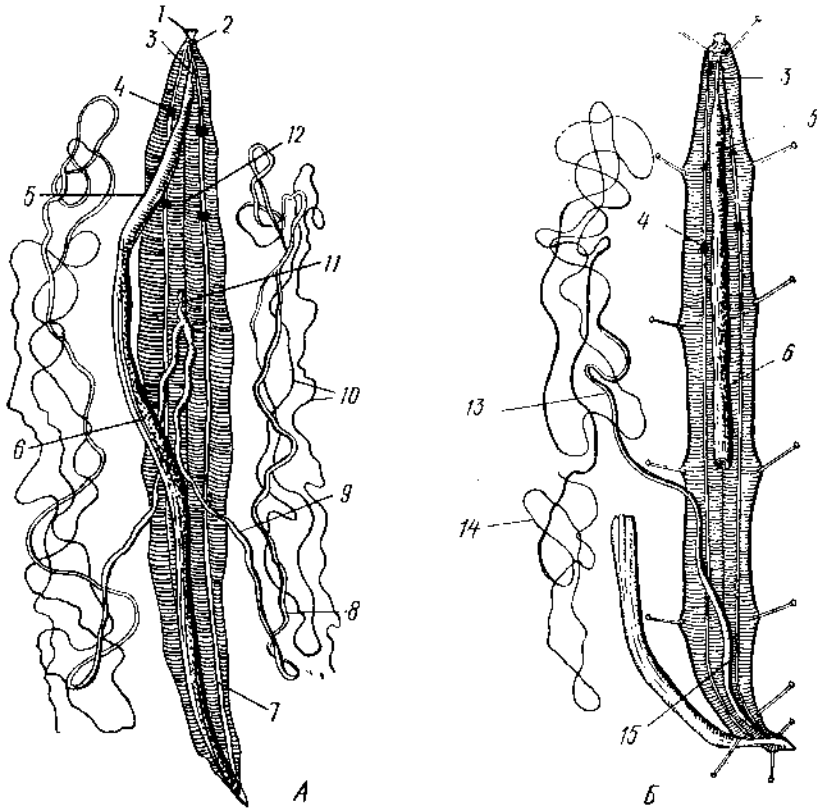


Рис. 181. Вскрытая аскарида. А — самка; Б — самец (по Стрелкову):
 1 — губы, 2 — нервное кольцо, 3 — глотка, 4 — фагоцитарные клетки, 5 — «пищевод» (передний отдел средней кишки), 6 — средняя кишка, 7 — боковая линия, 8 — яйцевод, 9 — матка, 10 — яичник, 11 — влагалище, 12 — брюшной валик гиподермы, 13 — семяпривод, 14 — семенник, 15 — семяизвергательный канал

Оба главных нервных ствола соединяются между собой многочисленными комиссурами, которые имеют вид тонких полуколеч, опоясывающих тело попеременно то с правой, то с левой стороны.

Спинной ствол иннервирует мышцы обеих боковых спинных лент, брюшной — обеих боковых брюшных.

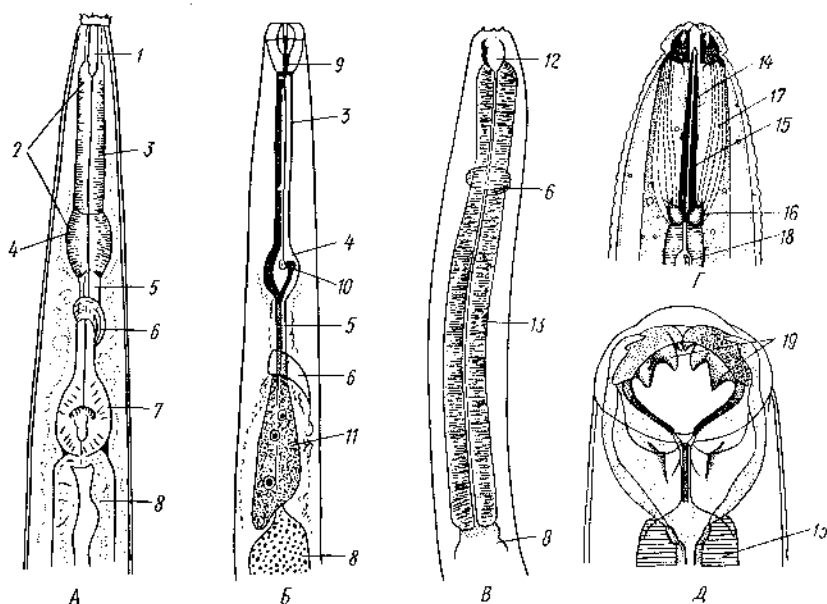


Рис. 182. Строение пищевода и ротовой полости нематод. А — *Mesorhabdilis spiculigera*; Б — *Ditylenchus sp.*; В — *Mononchus sp.*; Г — строение стилета *Hoplolaimus tylenchiformis*; Д — ротовая полость *Ancylostoma caninum* (А—Г по Парамонову, Д — по Борхерту):

1 — ротовая полость, 2 — корпус пищевода, 3 — прокорпус, 4 — средний (мегакорпальный) бульбус, 5 — перешеек (истмус), 6 — нервное кольцо, 7 — задний (кардиальный) бульбус с дробильным аппаратом, 8 — средняя кишка, 9 — стилет, 10 — протоки пищеводных желез, 11 — пищеводные железы, 12 — ротовая полость с зубом, 13 — пищевод, 14 — острый стилета, 15 — корпус стилета, 16 — головки стилета, 17 — протракторы стилета, 18 — начало пищевода, 19 — зубы

В связи с роющим (у свободноживущих форм) или паразитическим образом жизни органы чувств у нематод развиты слабо. Обычно имеются органы осязания в виде папилл (осязательных бугорков) или щетинок, расположенных главным образом вокруг рта, а у самцов также на заднем конце тела. По бокам головного конца лежат органы химического чувства — амфиды (рис. 184). Они имеют форму кармана, спирального впячивания, щели и т. д. и иннервируются пучком специальных волокон. Амфиды особенно хорошо развиты у самцов нематод.

У части морских нематод в области пищевода можно найти примитивные глаза — пигментные пятна, в которых иногда различим пигментный бокал и расположенная над ним кутикулярная линза.

Выделительная система нематод своеобразна. Она состоит из одноклеточных кожных (гиподермальных) желез, заменивших протонефридии, которые исчезли в связи с утратой нематодами ресничных образований. Обычно имеется одна шейная железа (рис. 185, А, Б, В). У части свободноживущих нематод она массивна и имеет короткий выделительный проток (ее дополняют более мелкие железы, лежащие по бокам тела). У большинства почвенных и паразитических нематод шейная желе-

за связана с длинными экскреторными каналами, расположенными в боковых утолщениях гиподермы. У лошадиной аскариды, достигающей 40 см длины, такая выделительная система образована одной гигантской клеткой.

Через боковые капалы выводятся вырабатываемые в теле жидкие продукты выделения. У *Nematoda* имеются также особые фагоцитарные органы, в которых задерживаются и накапливаются различные нерастворимые продукты обмена веществ и посторонние тела, проникающие в организм, например бактерии. Следовательно, нерастворимые частицы, накопившиеся в фагоцитарных органах, не удаляются из тела, а только устраняются таким образом из жизненного круговорота организма. Такие органы называются «почками накопления»; они имеют вид крупных звездчатых клеток (у лошадиной аскариды их четыре, рис. 185, Г). Они расположены в полости тела по ходу боковых выделительных каналов, в передней трети тела. Если вырыснуть в полость тела аскариды при помощи шприца порошок кармина, мелко растертый в физиологическом растворе поваренной соли, то через несколько часов почти все крупинки краски соберутся в фагоцитарных клетках.

Кровеносная и дыхательная системы у нематод отсутствуют. Большой интерес представляет обмен эндопаразитических нематод, живущих в кишечнике и некоторых других внутренних органах животных в условиях постоянного дефицита кислорода. В связи с этим важную роль в их метаболизме приобретают процессы анаэробного расщепления гликогена, который, как и у паразитических плоских червей, служит для нематод основным источником энергии. Запасы гликогена откладываются у круглых червей главным образом в гиподерме. Конечными продуктами обменных процессов будут органические кислоты, в особенности масляная и валериановая. Присутствием названных кислот объясняется едкость полостной жидкости *Ascaris*, которая сильно раздражает слизистые оболочки человека, если случайно попадает на них, например при вскрытии червя.

Половая система. Нематоды, как правило, раздельнополы и большей частью обладают ясным внешним половым диморфизмом.

В общем, половые органы имеют форму парных трубок, лежащих в полости тела и содержащих половые клетки на разных стадиях развития. У самок половые железы и протоки обычно сохраняют парный характер, у самцов одна из трубок часто редуцируется.

Ниже мы в качестве примера разберем половую систему аскариды.

Половая система самки (см. рис. 178; 181) начинается непарным половым отверстием, лежащим на брюшной стороне тела. Оно ведет в короткий узкий канал — влагалище, который вскоре раздваивается, переходя в две трубки большого калибра,

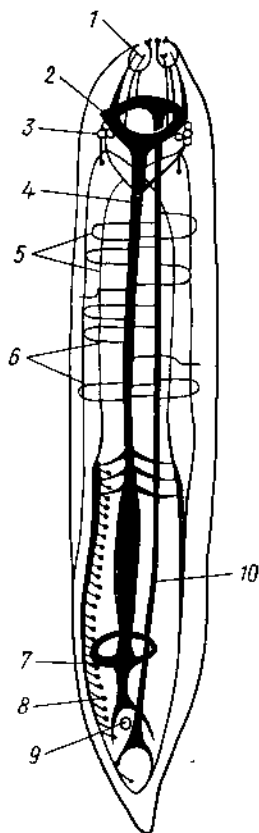


Рис. 183. Схема нервной системы аскариды с брюшной стороны (по Брауну):

1 — ротовые сосочки с осязательными окончаниями и иннервирующими их нервами, 2 — окологлоточное нервное кольцо, 3 — боковые головные ганглии, 4 — брюшной нервный ствол, 5 — боковые нервные стволы, 6 — кольцевые нервы, 7 — задний ганглий, 8 — чувствительные сосочки с соответствующими нервами, 9 — анальное отверстие, 10 — спинной нервный ствол

или матки. Они наполнены оплодотворенными и развивающимися яйцами. Каждая матка постепенно сужается и переходит без резких границ в яйцевод, который содержит яйца, еще не развивающиеся и не одетые скорлупой. Каждый яйцевод, в свою очередь, утончаясь, переходит в тонкий нитевидный яйчник — плотную трубку без просвета. Стенки

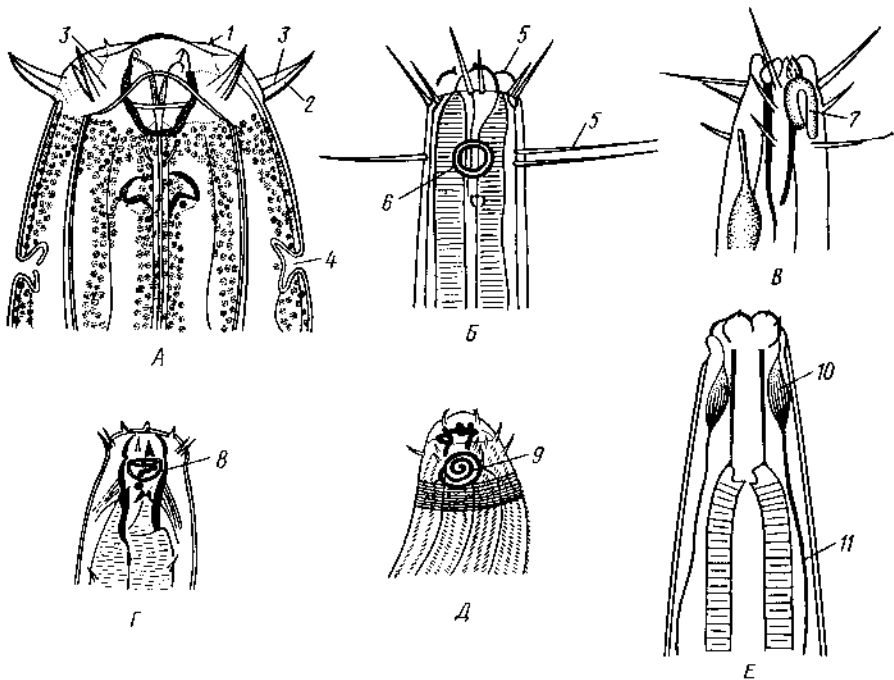


Рис. 184. Органы осязания и химического чувства головного конца нематод (по Парамонову): А — *Tripitoides vulgaris*; Б, В, Г, Д — головные концы морских нематод с различными типами амфид; Е — поровидные амфиды *Pelodera teres*: 1 — губные папиллы, 2 — головные щетинки, 3 — нервы органов осязания, 4 — амфиды, 5 — органы осязания (папиллы и щетинки), 6 — круглые амфиды, 7 — желобчатые амфиды, 8 — карманообразные амфиды, 9 — спиральные амфиды, 10 — поровидные амфиды, 11 — амфидальные нервы

этой трубки состоит из однослойного зачаткового эпителия, клетки которого упираются своими внутренними концами в проходящий по оси яйчника студенистый стержень; на конце каждый яйчник замкнут слепо.

У самца имеется единственный нитевидный семяшник (см. рис. 181), переходящий без резких границ в канал большого калибра — семяпровод. Семяпровод, делая изгибы, направляется под кишечником кзади и продолжается в короткой, но еще более широкий канал, или семенной пузырь, служащий для накопления в нем живчиков. Кзади он сужается и превращается в тонкую мускулистую трубку, или семяизвергательный канал; последний впадает в заднюю кишку перед самой поровицей. Туда же со спинной стороны открывается особая парная совокупительная сумка, в которой помещаются две (реже одна) кутикулярные иглы, или спикулы. Они высовываются своими концами через поровицу наружу и служат в качестве вспомогательных органов при совокуплении.

У многих нематод самцы имеют в дополнение к спикулам копулятивную бурсу, представляющую собой расширенные и уплощенные в виде крыльев боковые части хвоста (рис. 186). На бурсальных крыльях обычно находятся органы осязания в виде ребровидных утолщений, или па-

пилл. Бурса, как и спикулы, облегчает фиксацию самца в районе полового отверстия самки при спаривании.

Живчики нематод не имеют жгутиков и напоминают по форме маленькие пирамидки, основание которых способно выпускать небольшие псевдоподии. Оплодотворение внутреннее. Размножение исключительно половое.

Развитие. Большинство Nematoda откладывают яйца, но имеются и живородящие формы. Жизненный цикл у большинства нематод сравнительно прост: нет чередования поколений. Лишь изредка, например у паразитирующей в легких лягушки *Rhabdias bufonis*, наблюдается гетерогония (с. 230).

Отложенные яйца или личинки выводятся паружу, и для дальнейшего развития должны попасть в другую особь того же вида животного-хозяина. Имеется, однако, немало видов нематод, у которых часть жизненного цикла проходит в теле промежуточного хозяина.

В эмбриональном развитии нематод бросаются в глаза детерминированный характер дробления, билатеральное строение дробящегося яйца и крайне раннее обособление полового зачатка. Дробление всегда полное и слегка неравномерное (рис. 187). Детерми-

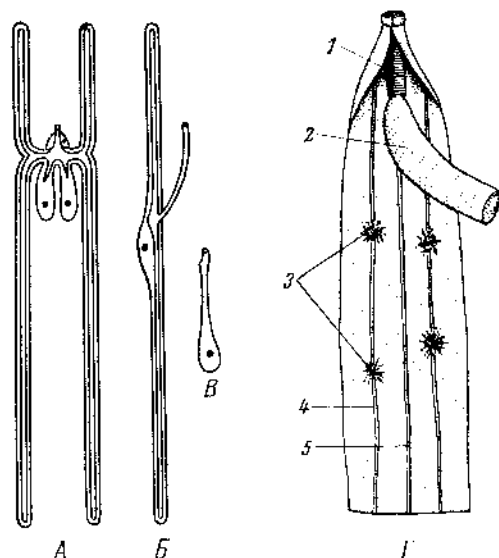


Рис. 185. Органы выделения нематод. А, В — типы разветвленной шейной железы нематод подкласса Secernentea; В — массивная шейная железа нематод подкласса Adeporthoea; Г — фагоцитарные клетки на вскрытой аскариде (А, В, В из Кирьяновой, Г — по Насонову):

1 — глотка, 2 — «пищевод», 3 — фагоцитарные клетки, 4 — боковая линия, 5 — брюшной валик гинодермы с брюшным нервным стволом

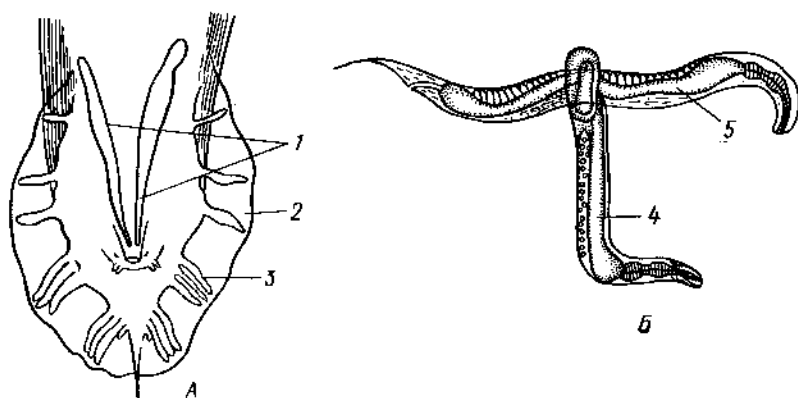


Рис. 186. Копулятивный аппарат самца нематод (по Парамонову): А — *Pelodera aspera* — задний конец с брюшной стороны; В — копуляция у *Pristionchus aerivora*:

1 — спикулы, 2 — бурсальные крылья, 3 — ребра бурсы, органы осзания, 4 — самец, 5 — самка

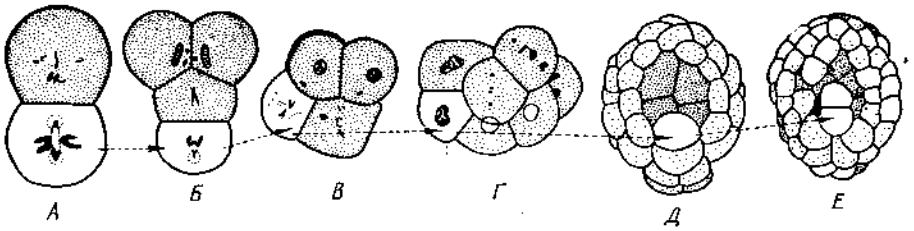


Рис. 187. Дробление яйца аскариды (из Иоффа): А — стадия 2 бластомеров, Б — стадия 4 бластомеров, В — смещение бластомеров и образование стадии ромба, Г — стадия 8 бластомеров, вид сбоку, Д и Е — поздние стадии дробления.
Пунктирная линия указывает местоположение полового зачатка

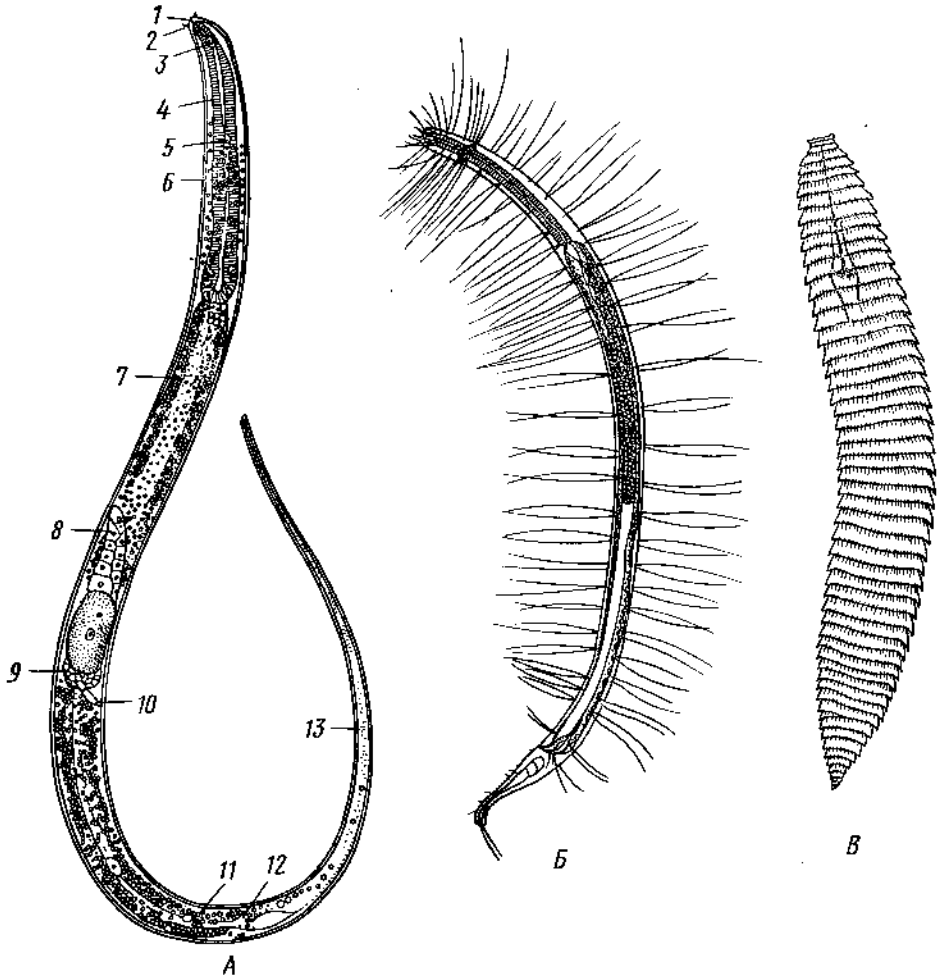


Рис. 188. Свободноживущие нематоды. А — *Monchistera subfiliiformis*, типичная морская нематода, самка (по Коббу); Б — *Steinera mirabilis* — морская нематода, на теле видны многочисленные осязательные щетинки (по Парамонову); В — *Criconema georgiensis* — обитатель почвы (по Кирьяновой):

1 — губы, 2 — головные щетинки, 3 — амфида, 4 — пищевод, 5 — выделительная пора, 6 — нервное кольцо, 7 — средняя кишка, 8 — яичник, 9 — матка, 10 — женское половое отверстие, 11 — задняя кишка, 12 — анальное отверстие, 13 — хвостовой отдел

нированность дробления начинается уже со стадии двух бластомеров: более крупный из них, или эктобласт, представляет собой зачаток эктодермы, тогда как другой несет в себе половой зачаток, но кроме него содержит и ряд других зачатков. В серии последующих делений этот бластомер освобождается от соматических зачатков и приобретает чисто половое значение. Гастрულიция происходит посредством несколько меньшей инвагинации (впячивания).

Из яиц вылупляются личинки, которые по общему облику уже напоминают взрослую стадию, отличаясь от нее меньше, чем, например, личинки многих сосальщиков и ленточных глист. Рост и превращение личинок сопровождается неоднократной линькой, при которой старая кутикула сбрасывается и заменяется новой.

Для нематод типично постоянство клеточного состава, особенно у мелких представителей. Так, у одной из форм Шенберг подсчитал 68 мускульных клеток, 200 нервных, 120 эпидермальных и 172 кишечного тракта. И у крупных форм некоторые системы органов также отличаются постоянным числом составляющих их клеток — у аскариды нервная система, например, состоит из 162 клеток. Подобное явление связано с детерминацией, которое дает основу для состава отдельных органов из вполне определенного числа клеток. В связи с этим нематоды лишены способности к регенерации.

Экология и патогенное значение нематод — паразитов человека, домашних животных и сельскохозяйственных растений. Широко распространены свободноживущие нематоды (рис. 188), составляющие основную массу видового разнообразия класса, но не имеющие большого практического значения. Все это — мелкие формы, не больше 2—3 см длиной. Некоторые из них приспособляются к жизни в, казалось бы, неподходящей среде. Так, угрица — *Anguillula aceli* живет в кислых жидкостях, например в бродящем уксусе.

Паразитические нематоды также многочисленны (до 3000 видов), причем они встречаются в разнообразных органах как беспозвоночных животных, так и позвоночных и в растениях.

Многие из паразитических круглых червей отличаются от свободноживущих форм более крупными размерами, достигая изредка свыше 1 м длины (см. рис. 196) и даже в исключительном случае 8 и более (*Platentonema gigantissima* — паразит плаценты кашалотов).

Многие из нематод встречаются в человеке и имеют для него серьезное патогенное значение. Одним из распространенных глист человека является власоглав *Trichocephalus trichiurus* (рис. 189, А), живущий в слепой кишке и гораздо реже — в толстой кишке. Это беловатый, до 35—50 мм длиной червь с питевидно утонченным передним концом тела, которым он глубоко внедряется в слизистую оболочку кишки. Благодаря внедрению в стенку кишки власоглав трудно поддается изгнанию.

Власоглав распространен повсеместно и в некоторых местностях, например в Средней Италии, поражает население почти поголовно. Заражение происходит путем проглатывания зараженной яйцами власоглава воды или пищи (особенно через недостаточно вымытые овощи). Патологическое значение власоглава невелико.

Значительно опаснее свайник двенадцатиперстной кишки (*Ancylostoma duodenale*), маленький красноватый червь, достигающий всего 10—18 мм в длину (рис. 189, Б). Это возбудитель так называемой бледной немочи, распространенный главным образом в субтропических и тропических странах и в Южной Европе. При длительном пребывании в человеке паразит вызывает малокровие (анемию) столь сильное, что оно может привести к смерти.

Свайник глубоко впивается хитиновыми зубами, которыми снабжена его ротовая полость, в слизистую оболочку кишки и питается эпителием кишечника, а также сосет кровь. Кроме того, вредное действие оказывают, по-видимому, и токсины, выделяемые паразитом.

Яйца свайника выводятся с испражнениями, а дальнейшее развитие их проходит в сырой земле или воде. Из яиц через сутки или более вы-

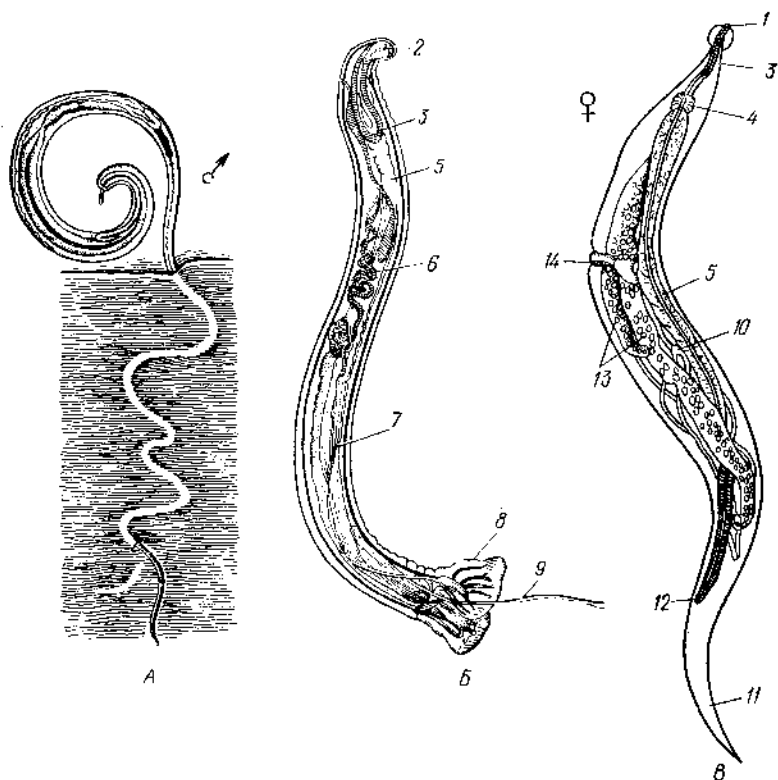


Рис. 189. Нематоды — паразиты кишечника человека. А — самец власоглава *Trichocephalus trichiurus*, вбуравившийся передним концом в слизистую оболочку кишечника (по Клаусу); Б — самец свайника двенадцатиперстной кишки *Ancylostoma duodenale* (по Брауну); В — самка детской острицы *Enterobius vermicularis* (по Брауну):

1 — рот, 2 — ротовая полость с зубами, 3 — пищевод, 4 — бульбус пищевода, 5 — средняя кишка, 6 — семенник, 7 — семяизвергательный канал, 8 — половая сумка (бурса), 9 — спикулы, 10 — яичник, 11 — хвост, 12 — анальное отверстие, 13 — матка, 14 — половое отверстие

ходят личинки; они дважды линяют, после чего становятся способными к заражению человека. Заражение происходит обычно сложным путем, а именно: личинки активно вбуравливаются в кожу человека, попадают в кровь, кровью приносятся в легкие, выходят из легких в дыхательные пути и глотку, проглатываются и попадают в тонкую кишку.

Бледная немочь характерна для определенных групп населения. Она поражает преимущественно людей, производящих земляные работы (на кирпичных заводах, в шахтах, при прорытии туннелей), и притом в случае больших и длительных скоплений людей.

В СССР заболевания свайником встречаются в Закавказье, реже — в Средней Азии.

Одним из самых крупных круглых глист из кишечника человека принято считать человеческую аскариду (*Ascaris lumbricoides*). Самцы ее достигают 15—25 см, а самки — даже 20—40 см длины. Аскарида распространена более или менее повсеместно, но в некоторых странах, например в Японии, встречается особенно часто, почти у 100% населения. Чаще всего глист бывает немного, но известны случаи, когда в одном пациенте имелось до 900 аскарид.

Вред, причиняемый этими паразитами, бывает местным — боли в области живота, катары, уменьшение аппетита и т. д. и общим — все сопутствующие явления, которые могут быть объяснены лишь выделением червями в полость кишечника особых ядовитых веществ — токсинов.

У детей аскариды сами активно поднимаются из желудка по пищеводу в глотку и выходят наружу через рот или через нос или же спускаются в дыхательное горло, что угрожает ребенку удушьем. Изгнание аскарид производится с помощью сантонила — вещества, изготовляемого из цитварного семени, с последующим приемом слабительного. Эффективным средством является гексилрезорцин, а также кислородная терапия.

Жизненный цикл аскарид. Яйца по выходе из кишечника человека развиваются в сырой среде, и через месяц в них содержатся уже молодые личинки. Яйца аскарид стойки. Описаны случаи, когда яйца оставались 4—5 лет в формалине, не теряя жизнеспособности. Заражение человека происходит путем проглатывания яиц с личинками с загрязненной водой или пищей. В кишечнике личинки пробуравливают стенку кишки, попадают в вены и током крови через кровеносные сосуды малого круга кровообращения попадают в легкие; личинки последовательно переходят из крови в легочные пузырьки, бронхи, дыхательное горло и в ротовую полость хозяина и отсюда вместе со слюной вторично попадают в кишечник. Лишь после столь сложной миграции личинки аскариды задерживаются в кишечнике и вырастают в половозрелую форму.

Сильное распространение аскариды в некоторых странах связано, как это часто бывает, с особенностями бытовых условий населения. В Японии для удобрения огородов применяются человеческие экскременты, в результате чего и получается как бы искусственное засеивание огородов яйцами аскарид.

Детская острица (*Enterobius vermicularis*; рис. 189, В) — маленький червячок 5—10 мм длиной. Задний конец самца закручен спирально, у самки — шиловидно вытянут и заострен. Острицы живут в тонких и толстых кишках человека, чаще всего у детей. Оплодотворенные самки спускаются к заднему проходу, где и живут довольно долго, вызывая сильный зуд. Яйца откладываются на кожу вблизи заднепроходного отверстия. Зародыши вылупляются из яиц, лишь вновь попав в кишечник человека вместе с загрязненной пищей.

Трихинелла (*Trichinella spiralis*; рис. 190) часть жизни проводит, подобно предыдущим видам, в кишечнике, другую же часть — в мышцах животного-хозяина; соответственно этому различают две стадии: кишечных трихинелл и мышечных трихинелл. Хозяевами трихинеллы служат различные млекопитающие (хищники, парнокопытные, насекомоядные, грызуны, ластоногие), в том числе и человек, у которого они вызывают особое заболевание — трихинеллез. Заражение людей чаще всего происходит от свиней, реже — от диких животных.

Рассматривая мясо свиней, зараженных трихинеллами, в нем можно найти рассеянные небольшие овальные тельца — капсулы, содержащие скрученного в спираль маленького червячка (всего 0,5 мм длиной). Это и есть молодые «мышечные трихинеллы». В том случае, если три-

хинеллезное мясо будет в недостаточно стерилизованном, т. е. плохо проваренном или плохо прожаренном виде съедено хозяином (человеком, свиньей, крысой и т. д.), в желудке последнего капсулы растворяются и молодые трихинеллы выходят из них, собираясь в тонкой кишке. Количество попадающих в человека трихинелл может быть огромно.

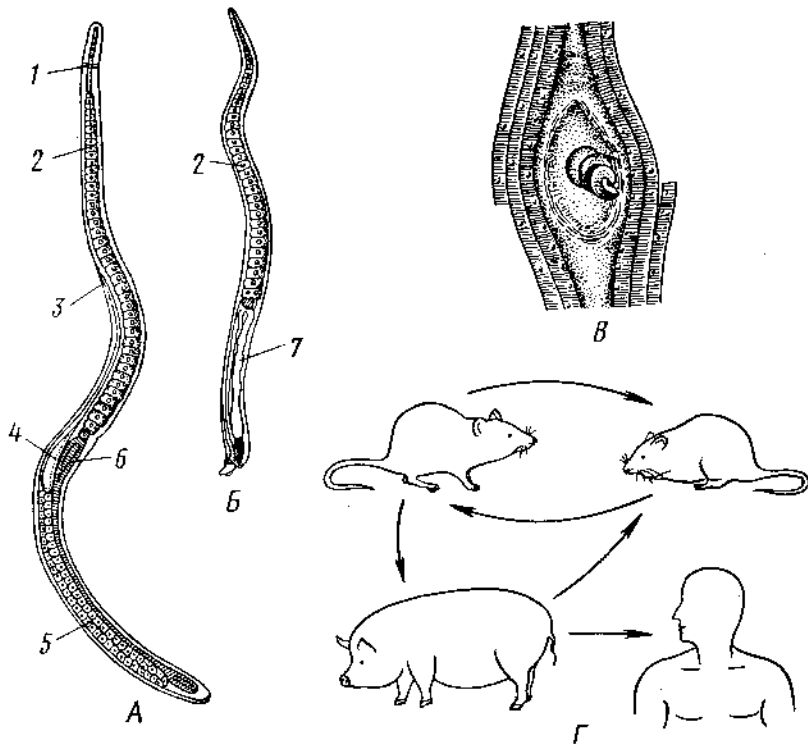


Рис. 190. Трихинелла *Trichinella spiralis*: А — самка, Б — самец, В — личинка, инкапсулированная в мышечном волокне (по Лейкарту и Клаусу); Г — основной путь циркуляции трихинеллы в природе: 1 — первое кольцо, 2 — клетки пищевода, 3 — женское половое отверстие, 4 — матка, 5 — яичник, 6 — средняя кишка, 7 — семенник

В тонкой кишке трихинеллы растут и через три дня дают половозрелых самцов и самок. Происходит копуляция, после чего оплодотворенные самки прикрепляются головными концами к слизистой. Для трихинелл характерно яйцеживорождение. За свою жизнь (а живет она около двух месяцев) самка отрождает до 2000 личинок. Молодые личинки проникают в лимфатические сосуды, а затем и в кровеносную систему. Током крови их уносит в разные части тела. Далеко собственными активными движениями личинки внедряются в волокна поперечнополосатой мускулатуры, где питаются, растут и в конечном счете разрушают волокно. Недели через две трихинеллы успокаиваются, скручиваются спиралью и постепенно окружаются соединительнотканной капсулой.

Приблизительно через год после формирования капсулы в стенках ее откладывается углекислая известь, отчего капсула принимает молочно-белый цвет.

Таким образом, весь жизненный цикл трихинелл проходит внутри организма хозяина без выхода во внешнюю среду. В кишечнике у хозяина развиваются половозрелые черви и на этой стадии он является окончательным

тельным, когда же личинки паразита проникают в мускулатуру, та же особь хозяина становится промежуточной (рис. 190).

Описанная схема жизненного цикла трихинеллы при резком снижении сопротивляемости организма хозяина может видоизменяться. Отрождаемые личинки паразита, внедрившись в ворсинки кишечника, не следуют далее в кровеносные сосуды, а быстро на месте завершают развитие и возвращаются обратно в просвет кишки, где и достигают половозрелости. Это приводит, с одной стороны, к многократному увеличению числа трихинелл в кишечнике и продлевает срок кишечной инвазии, а с другой стороны, вызывает усиление зараженных мышц.

Человек заражается трихинеллами от свиней, но это лишь побочный и слепой путь их распространения, ибо попадающие в человека трихинеллы обречены в конце концов на гибель. Свиньи заражаются, поедая дохлых крыс или же свиные отбросы с боен, а крысы заражаются, поживая павших от трихинеллеза собратьев.

Симптомы трихинеллеза проявляются, начиная с внедрения самок в стенку кишечника, желудочно-кишечными расстройствами и отеками лица. Вскоре после заболевания появляются озноб, а затем повышается температура, иногда до 40°C и выше. Ощущаются также головная боль, ломота в теле, чувство разбитости и при прощупывании различных мышц более или менее сильная болезненность в них, особенно при жевании, глотании, повороте глаз. Болезнь может тянуться до полутора месяцев и в случаях сильного заражения может привести к смертельному исходу.

В виде профилактической меры против трихинеллеза производится осмотр свиных туш, идущих в продажу, путем исследования под микроскопом кусочков мышц. Зараженные трихинеллами туши уничтожаются. Необходимо соблюдать чистоту при содержании свиней, следить, чтобы они не поедали дохлых крыс или остатки от убоя других свиней.

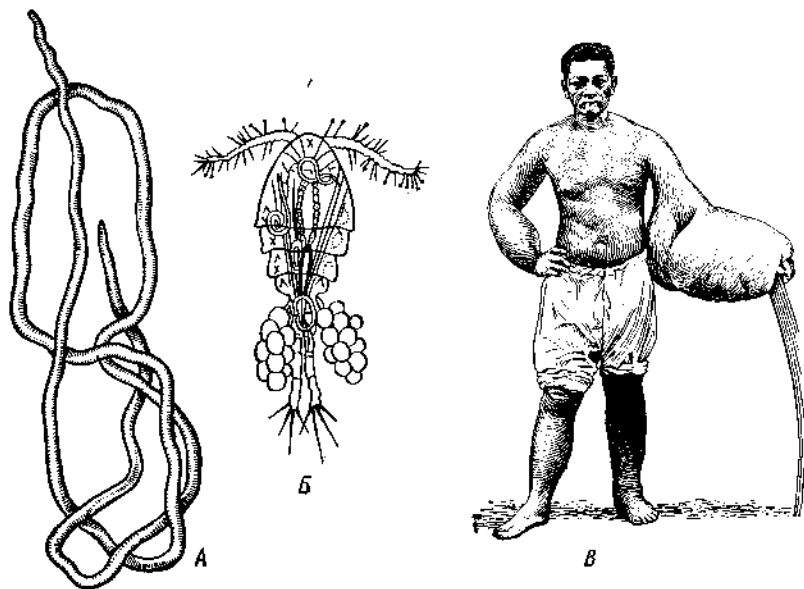


Рис. 191. Нематоды — паразиты человека. А — взрослая самка ришты *Dracunculus medinensis*; Б — личинка ришты в циклопе (по Павловскому); В — слоновая болезнь, причиненная питчаткой Банкрофта (по Брумпу)

Ришта, или мединский струнец (*Dracunculus medinensis*; рис. 191, А), распространен главным образом в тропиках; в СССР был известен в некоторых пунктах Средней Азии. Этот опасный паразит человека имеет вид беловатой бечевки, достигающей 32—100 см в длину. Ришта паразитирует в соединительной ткани, образуя подкожные нарывы. Нарыв обычно содержит свернувшуюся в клубок самку, почти все тело которой занято громадной маткой с бесчисленным количеством зародышей. Самцы найдены лишь недавно, они очень малых размеров (2 см).

Образуются нарывы чаще всего на ногах, реже на руках и других частях тела. Из вскрытого нарыва высовывается конец свернутой в клубок ришты; вскоре после вскрытия нарыва самка рождает множество личинок, выходящих из раны наружу.

Дальнейшее развитие личинок протекает в воде, где они проглатываются промежуточным хозяином, рачком-циклопом (*Cyclops*). Личинка (микрофилярия) проникает в полость тела циклопа и там развивается дальше, достигая 1 мм длины (рис. 191, Б). Заражение человека происходит при питье сырой воды, содержащей зараженных циклопов. Известно, что для достижения взрослого состояния личинкам требуется около года.

Опасность заболевания риштой заключается в возможности загрязнения нарыва при разрывании паразита. При этом содержимое ришты изливается в язву, причиняет мучительную боль и вызывает флегмону.

Последовательное применение комплексных мер борьбы с риштой (очистка водоемов, обязательное кипячение или фильтрация питьевой воды, учет всех больных и их лечение, уничтожение больных собак, прокладка водопровода) позволило полностью искоренить этого паразита на территории СССР.

Другая нематода, а именно нитчатка Банкрофта (*Wuchereria bancrofti*), вызывает у человека «слоновую болезнь» — элфантиазис, распространенную в тропиках и субтропиках. В СССР слоновая болезнь обнаружена в единичных случаях в Средней Азии. Взрослые нитчатки чаще всего встречаются в лимфатических железах и сосудах. В результате закупоривания лимфатических сосудов происходит воспалительное утолщение их стенок, а также застой лимфы. Пораженные места сильно увеличиваются в размерах (рис. 191, В).

Самки производят громадное количество личинок, каждая около 0,3 мм длиной. Они получили название «ночных микрофилярий», так как появляются по ночам в периферической крови, на день же уходят в глубь тела и держатся в легочных сосудах, сердце и почках. Такая периодичность связана с особенностями передачи паразитов, которая происходит через промежуточных хозяев, а именно различных кровососущих комаров. Когда комары сосут вечером или ночью кровь носителей филярий, личинки попадают в желудок комара и затем проникают в полость его тела. Там они несколько вырастают и в конце концов скопляются у основания колющего хоботка насекомого. При сосании крови здорового человека такой комар вонзает в кожу колющие щетинки своего хоботка; в это время личинки филярии выходят из хоботка и активно вбуравливаются в кожу, попадая затем в кровь.

Очень интересны некоторые нематоды, паразитирующие в насекомых, особенно *Sphaerularia bombi* из шмелей (рис. 192). Оплодотворенные самки этой нематоды проникают внутрь зимующей самки шмелей. После этого влагалище и матка *Sphaerularia* постепенно выпячиваются через половое отверстие из тела самки, переполняются развивающимися яйцами и чрезвычайно разрастаются. Вывернувшийся половой аппарат настолько увеличивается, что съжившаяся самка кажется на нем лишь

едва заметным придатком. Из яиц самки выходят личинки, которые покидают шмеля и уже на воле в почве развиваются в половозрелых копулирующих нематод.

Кроме животных нематоды широко паразитируют и в растениях. Так, *Meloidogyne incognita* — южная галловая нематода — обычный корневой паразит широкого круга растений. Наибольший вред она приносит овощеводству.

На юге (Кавказ, Средняя Азия, Украина) встречается в открытом грунте, на север заходит только в теплицах, повреждая главным образом огурцы и томаты. Галловая нематода отличается резким половым диморфизмом: самцы имеют нематодную форму тела (рис. 193, Б), неподвижные самки в тканях корня становятся грушевидными (рис. 193, А, Г). Вредят главным образом самки, самцы же, закончив развитие, выходят в почву и не питаются. Кроме того, у галловых нематод широко распространен партеногенез. На корнях растения-хозяина нематоды вызывают образование опухолей-галлов, в которые погружаются сами паразиты. Самки откладывают яйца. Последние склеиваются выделениями особых желез и формируют на заднем конце червя яйцевой мешок (оотеку). Развивающиеся личинки выходят в почву и заражают соседние растения. При благоприятных условиях поколение за поколением следуют непрерывно, вызывая тяжелое поражение корней. Потери от галловых нематод достигают 40—60% урожая. Для борьбы с ними в теплицах используются химические препараты и высокая температура (пропаривание почвы). В открытом грунте применяются севообороты с включением непоражаемых растений.

Другой паразит корней *Heterodera schachtii* — свекловичная нематода — поселяется на различных сортах свекловицы, особенно сильно вредит сахарной свекле (рис. 193, В, Д, Е). Эта нематода, как и галловая, характеризуется резким половым диморфизмом, связанным с неподвижностью самок.

Личинки *Heterodera* живут в земле и проникают в тонкие корешки свекловицы. Там желские личинки линяют, укорачиваются и утолщаются, так что становятся лимоновидными. Мужские личинки достигают зрелости и копулируют с самками. Длина самки равна 0,8—1,3 мм, самца — несколько меньше. Галлы на корнях растений не образуются, но самки как бы отключают нижележащую часть корня, закупоривая проводящий пучок. Растения замедляют рост, легко привядают на солнце, рано отмирают. Урожайность корней, как и их сахаристость, резко падает (в 2—3 раза). Яйца свекловичной нематоды в почву не откладываются.

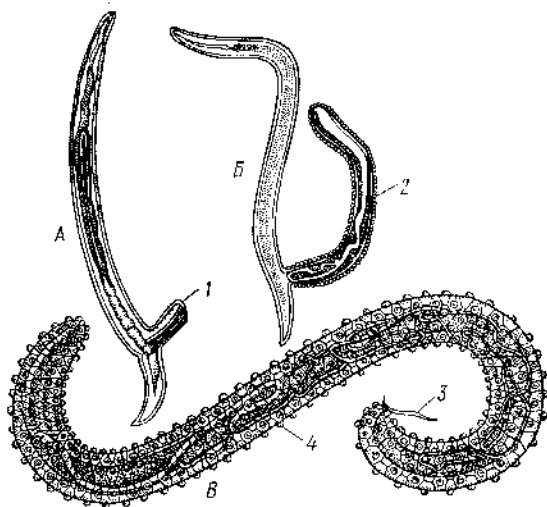


Рис. 192. *Sphaerularia bombi* из полости тела шмеля. А — оплодотворенная самка с начинающей выворачиваться маткой (1); Б — дальнейшая стадия выворачивания матки (2); В — самка остается в виде маленького придатка (3) на конце разросшейся вывороченной из тела матки (4) (по Клаусу)

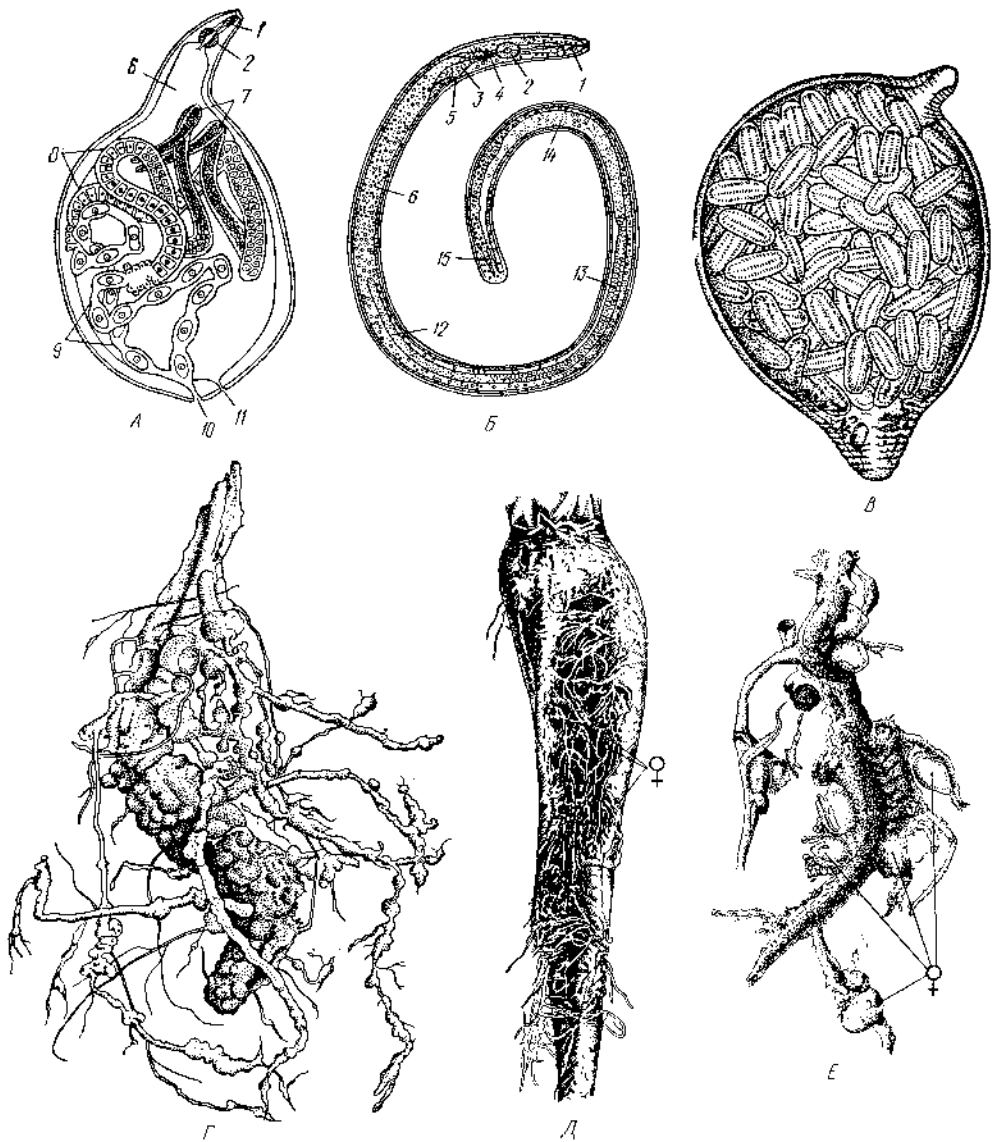


Рис. 193. Нематоды — паразиты корневой системы растений (из Кирьяновой). А — самка и Б — самец галловой нематоды *Meloidogyne sp.*; В — самка свекловичной нематоды *Heterodera schachtii*. Через покровы просвечивают многочисленные яйца; Г — корни огурца, сильно пораженные южной галловой нематодой *Meloidogyne incognita*; Д — корень сахарной свеклы, сильно зараженной свекловичной нематодой. Отдельные самки видны как белые зернышки; Е — самки (♀) свекловичной нематоды на корешках свеклы при увеличении:

- 1 — стилет, 2 — пищевод, 3 — пищеводные железы, 4 — нервное кольцо, 5 — выделительная пора,
- 6 — средняя кишка, 7 — яичник, 8 — яйцевод, 9 — матка, 10 — половое отверстие, 11 — анальное отверстие, 12 — семяник, 13 — семяпровод, 14 — ссмяизвергательный канал, 15 — спиккулы

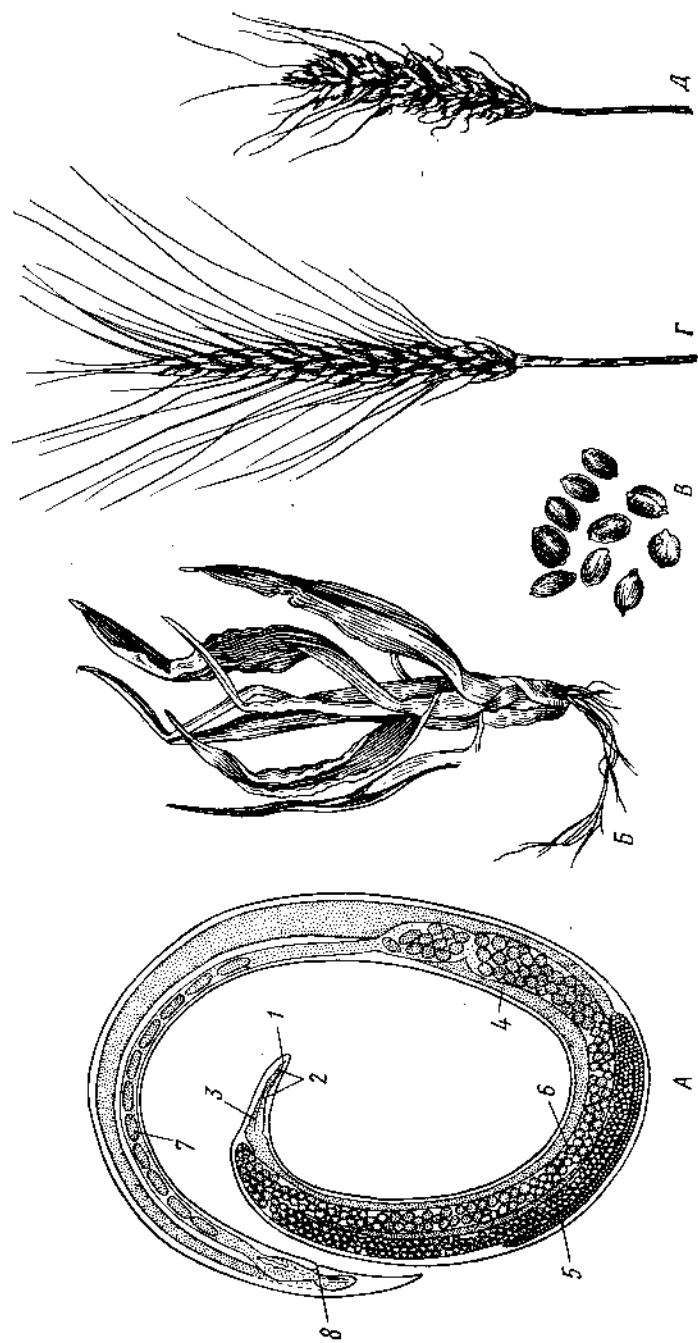


Рис. 194. Пшеничная нематода *Anguina tritici* (по Кирьяновой). А — самка, Б — молодое растение пшеницы, пораженное пшеничной нематодой; В — галлы, выросшие вместо зерна в колосе мягкой озимой пшеницы; Г и Д — колосья мягкой пшеницы (Г — здоровый и Д — пораженный пшеничной нематодой);

И — стилет, 2 — нишевод, 3 — железы пищевода, 4 — средняя кишка, 5 — яичник, 6 — яичевод, 7 — матка с яйцами, 8 — половое отверстие

ся, а остаются в половых путях самок. По мере накопления яиц кутикула паразита утолщается и темнеет. В конце концов самка превращается в бурую цисту, внутри которой находится до нескольких сотен яиц. Цисты при уборке урожая остаются в почве и служат причиной заражения новых растений. Главные способы борьбы с *H. schachtii* — высокий уровень агротехники и использование в севооборотах устойчивых растений.

Стеблевая нематода картофеля *Ditylenchus destructor* распространена в нашей стране во всех районах, где возделывается эта культура. Самы нематоды — небольшие подвижные черви около 1 мм длиной заселяют главным образом клубни картофеля. Паразиты поколение за поколением развиваются в тканях клубней, не выходя во внешнюю среду, и разрушают их, превращая в спекшийся комочек коричневой трухи (сухая гниль). Наибольший ущерб *D. destructor* наносит в период хранения картофеля в буртах и овощехранилищах. Известны случаи, когда от этого гибло до 80% заложенного на хранение урожая клубней. Основным источником заселения растений нематодами является поврежденный посадочный материал, в меньшей степени черви способны осуществлять заражение через почву. Меры борьбы со стеблевой нематодой сводятся к использованию только здорового семенного картофеля и включению в севообороты непораженных растений.

Пшеничная угрица — *Anguina tritici* вызывает опасную болезнь пшеницы и некоторых других злаков (рис. 194). Вместо нормального зерна в колосе пораженного растения образуются галлы, содержащие до 15—17 тыс. личинок нематод, находящихся в состоянии анабиоза. В таком виде *A. tritici* очень жизнеспособна и может пробыть в высушенном зерне свыше 20 лет, не погибая. Заражение новых растений происходит при попадании галлов весной в почву вместе с семенным зерном. Личинки нематоды покидают размокший галл, находят проростки пшеницы и забираются в пазухи листьев. На этом этапе развития они ведут себя как эктопаразиты. Во время закладки колоса черви проникают в завязь цветка, где начинают питаться, растут, созревают и приступают к размножению. Оплодотворенная самка пшеничной нематоды откладывает до 2500 яиц, каждое из которых дает инвазионную личинку. Таким образом, в зрелом галле находится потомство 6—8 самок нематоды.

В Советском Союзе удалось свести вред от пшеничной нематоды до экономически неощутимых размеров применением тщательной предпосевной очистки зерна от примесей.

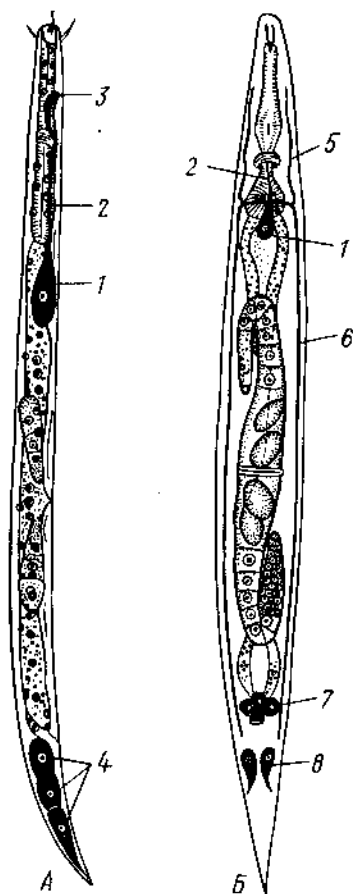


Рис. 195. Расположение кожных желез в подклассах нематод (по Парамонову). А — подкласс Adepophorea; Б — подкласс Secernentea:

1 — шейная железа массивного типа, 2 — экскреторный проток, 3 — выделительная пора, 4 — хвостовые терминальные железы, 5 — передние каналы, 6 — задние каналы шейной железы, 7 — ректальные железы, 8 — фазмиды — железистые или реже чувствительные органы, открывающиеся недалеко от хвоста

Классификация Nematoda. Нематоды делятся на два подкласса, различия между которыми сводятся прежде всего к неодинаковому строению органов чувств и выделительной системы (рис. 195).

ПОДКЛАСС I. АДЕНОФОРЕИ (ADENOPHOREA)

К этому подклассу принадлежат главным образом свободноживущие нематоды, обитающие в море, пресных водах, реже в почве. Очень многие стали паразитами животных и растений. Органы осязания аденофорей представлены щетинками, реже папиллами, расположенными не только на переднем конце, но и по всему телу червей. Амфилы хорошо развиты, крупные, лежат по бокам головы. У паразитов животных могут быть редуцированы. Часть видов снабжена фоторецепторами (глазками). Шейная железа массивного типа с коротким выделительным каналом. Вдоль тела лежат боковые гиподермальные железы. На заднем конце находятся терминальные хвостовые железы, секрет которых, застывая в воде, служит для прикрепления нематод к субстрату. Большинство весьма требовательно к кислороду. Кутикула проницаема и обладает слабыми защитными свойствами. У самцов Adenophorea никогда не бывает бурсальных крыльев.

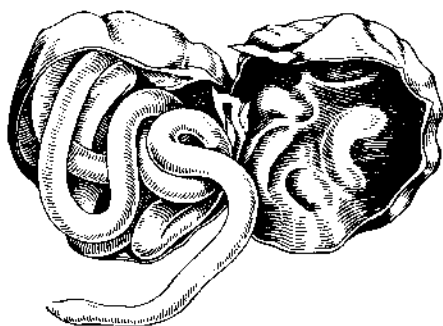


Рис. 196. Гигантский свайник *Diotrophyme renale* в почке собаки (сильно уменьшено) (по Павлопскому)

К паразитам животных принадлежат *Diotrophyme renale* (рис. 196) до 1 м длиной (из почки собаки и других хищников, изредка человека), *Trichocephalus trichiurus* — власоглав, *Trichinella spiralis* — трихина.

ПОДКЛАСС II. СЕЦЕРНЕНТЫ (SECERNENTEA)

Обычны в почве, пресных водах, многие обитатели гнилых очагов. К сецернентам принадлежит основная масса паразитов животных и растений.

Органы осязания в виде папилл лежат только на головной капсуле. Амфилы мелкие, поровидные, сильно сдвинуты вперед, часто на губах. Фоторецепторы отсутствуют. Шейная железа разветвленного типа с двумя или одним каналом в боковых валиках гиподермы. Имеются фазмиды — парные органы железистой или чувствительной природы, лежащие по бокам хвоста. Боковых гиподермальных и хвостовых терминальных желез нет. Кутикула с пониженной проницаемостью и хорошими защитными свойствами особенно у обитателей гнилых очагов и паразитов животных и растений. У самцов часто развиты бурсальные крыльи.

К сецернентам относятся *Ascaris lumbricoides* — аскарида, *Enterobius vermicularis* — острица, *Dracunculus medinensis* — ризта, *Wuchereria bancrofti* — нитчатка Банкрофта, *Ancylostoma duodenale* — свайник двенадцатиперстной кишки. Сюда же принадлежат все эндопаразиты растений: *Anguina tritici* — пшеничная нематода, *Meloidogyne incognita* — южная галловая нематода и др.

НЕМАТОДЫ И ВОПРОС О ПРОИСХОЖДЕНИИ ПАРАЗИТИЗМА

Изучение нематод позволяет установить один из возможных путей возникновения паразитизма. Переход к паразитизму оказывается возможным посредством приспособления к новым условиям жизни внутри проглотившего их организма при случайном заглатывании крупными животными мелких.

Так, мы знаем много типичных свободноживущих *Nematoda*. Имеются, однако, среди них такие, например *Aloionema*, которые при случайном попадании в кишечник слизняка (*Arion*) проходят в нем несколько иной цикл развития и становятся паразитами. Съеденные слизняком личинки этих свободноживущих нематод не перевариваются в кишечнике, а напротив, вырастают там до размеров вдвое больших, чем на свободе. В остальных отношениях они вполне походят на свободноживущих нематод того же вида, и яйца, откладываемые ими, дают личинки, которые в состоянии жить на свободе. Следовательно, здесь паразитизм является лишь факультативным, побочным, случайным путем развития.

У некоторых других нематод наблюдается правильное чередование двух поколений, одно из которых — свободноживущее, другое же может существовать лишь в паразитическом состоянии. Таков, например, *Rhabdias bufonis* (рис. 197) из легких лягушек. Поколение, паразитирующее в лягушке, состоит из гермафродитных особей и дает яйца, которые через кишечник хозяина попадают наружу. Получающиеся из яиц личинки развиваются в земле в половозрелых самцов и самок, которые вдвое мельче паразитических гермафродитных особей, и проводят всю жизнь вне тела хозяина. Потомство этого поколения для дальнейшего

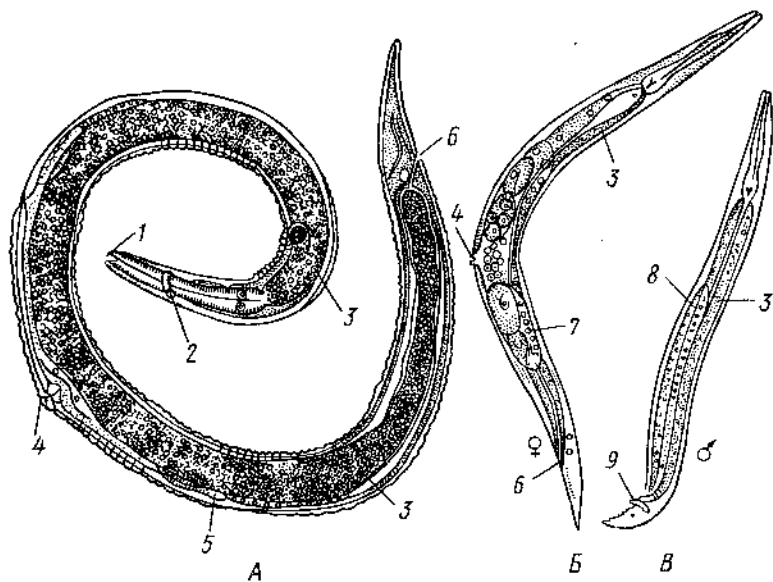


Рис. 197. *Rhabdias bufonis*. А — паразитическое гермафродитное поколение; Б и В — самка и самец свободноживущего поколения (по Клаусу):

1 — рот, 2 — черное кольцо, 3 — средняя кишка, 4 — половое отверстие, 5 — половая железа, 6 — анальное отверстие, 7 — яичник, 8 — семенник, 9 — спикулы

развития должно попасть непременно в лягушку, в легких которой оно дает снова гермафродитных паразитических *Rhabdias*.

Наконец, большинство паразитических Nematoda основную часть жизни проводит в паразитическом состоянии, и лишь стадия яйца, а иногда и часть личиночного периода протекает вне организма хозяина; не попавшие в подходящего хозяина молодые стадии большинства Nematoda погибают.

Мы видим, что паразитизм, возникающий описываемым способом, сначала носит факультативный характер, потом становится обязательным для одного из двух чередующихся поколений и, наконец, характеризует каждое из следующих друг за другом поколений круглого червя.

КЛАСС III. КИНОРИНХИ (KINORHYNCHA)

Это маленькая, содержащая всего 100 видов, группа мелких морских червей, которые ведут донный образ жизни и встречаются либо на водорослях, либо в морском иле и песке.

Строение и физиология. Мелкие червеобразные организмы от 0,18 до 1 мм длиной. Тело состоит из небольшого головного отдела, короткого шейного и длинного туловища (рис. 198, А). Тело лишено ресничек и покрыто панцирем из плотных хитиновых пластинок. Эти пластинки одевают тело в виде нескольких следующих друг за другом венчиков, вслед-

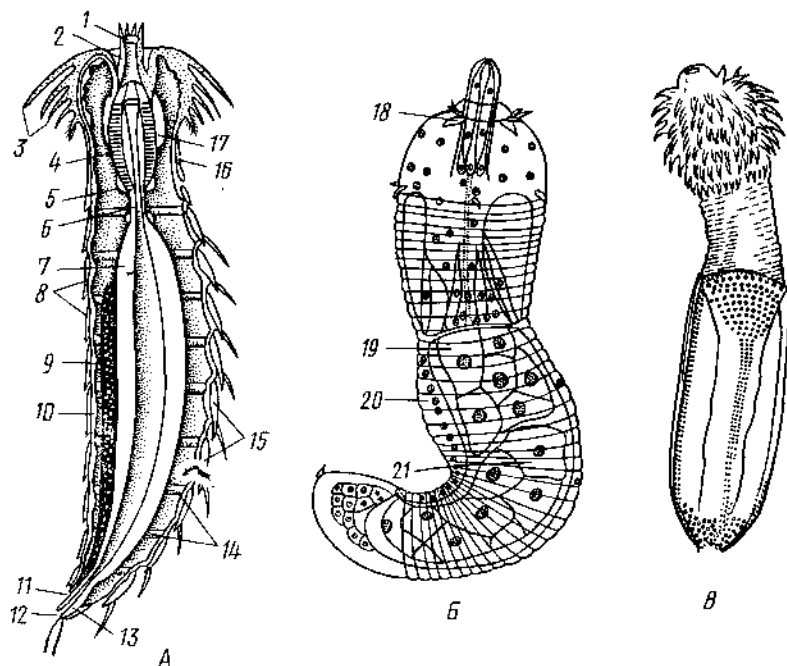


Рис. 198. А — схема организации Kinorhyncha (по Ремане); Б — личинка волосатика *Gordius* (по Мюльдорфу); Б' — личинка приапулиды *Hali-cryptus spinulosus* (по Хаммарстену):

1 — рот, 2 — ротовой бугорок, 3 — головные шипы, 4 — глотка, 5 — слюнные железы, 6 — пищевод, 7 — средняя кишка, 8 — брюшные пластинки, 9 — половая железа, 10 — брюшной нервный ствол, 11 — половое отверстие, 12 — анальное отверстие, 13 — задняя кишка, 14 — dorзо-вентральные мышцы, 15 — спинные пластинки, 16 — шейные пластинки, 17 — окологлоточное нервное кольцо, 18 — крючья, 19 — хоботная железа, 20 — зачаток брюшного нервного ствола, 21 — кишка

ствие чего животное приобретает до известной степени членистый характер, состоя из 13 участков (голова, шея и 11 члеников, или зонитов туловища). Наружная расчлененность мало отражается на внутреннем строении животного, и членистость киноринх отнюдь нельзя приравнять к настоящей сегментации, или метамерии, кольчатых червей. Голова усажена несколькими венчиками направленных назад шипов, или крючков; на остальном теле также, особенно на заднем конце, довольно многочисленны хитиновые шипы и щетинки.

Покровы состоят из кутикулы, подостланной сицициальной гиподермой. Общий кожно-мышечный мешок отсутствует, и мускулатура состоит из отдельных мышечных пучков более специального назначения. Вся мускулатура поперечнополосатая. Этим класс *Kinorhyncha* выделяется среди всех низших червей.

Нервная система образована окологлоточным нервным кольцом и брюшным продольным нервным стволом; членистость тела сказывается на нервном стволе тем, что ганглиозные клетки собраны на нем кучками, соответственно зонитам. Органы чувств представлены осязательными волосками и парой мелких, просто устроенных глаз, лежащих над окологлоточным нервным кольцом.

Кишечник состоит из прямой трубки со ртом на переднем и порошицей на заднем полюсах тела. Кишечник помещается в обширной первичной полости тела.

Выделительная система состоит из одной пары коротких неразветвленных протонефридиев с одним мерцательным пламенем внутри каждого.

Половая система. Киноринхи раздельнополы. Половые железы пары, причем половые протоки их открываются на заднем членике тела.

Развитие на ранних стадиях не изучено; имеются личинки, обладающие неполным числом зонитов. Рост животного сопровождается периодической линькой, причем старая кутикула сбрасывается, заменяясь новым панцирем.

Филогения. Происхождение класса *Kinorhyncha* не вполне ясно; сначала их считали членистоногими с атрофированными конечностями, по наличие протонефридиев (у членистоногих никогда не бывает) опровергло это предположение.

Общий план строения киноринх свидетельствует о принадлежности их к первичнополостным червям. По кутикуляризации покровов, росту с помощью линек, строению глотки они напоминают нематод, но имеют некоторое сходство с брюхоночными (наличие протонефридиев). Однако этого недостаточно, чтобы сблизить класс *Kinorhyncha* с какой-либо конкретной группой типа *Nemathelminthes*.

Некоторые исследователи отмечают, кроме того, известное сходство киноринх со скребнями и с личинками волосатиков и приапулид.

КЛАСС IV. ВОЛОСАТИКИ (NEMATOMORPHA)

Сюда принадлежит небольшая (около 225 видов) группа паразитических червей, которые отличаются от *Nematoda* рядом существенных признаков. Волосатики паразитируют в различных членистоногих, главным образом в насекомых.

Строение. Цилиндрическое, очень тонкое и длинное волосовидное тело (рис. 199, А), может быть от нескольких сантиметров до 1,5 м длины. Молодые паразитические стадии волосатиков беловатого цвета, взрослые черви имеют темную бурую окраску. На переднем конце тела лежит рот, на заднем — отверстие клоаки.

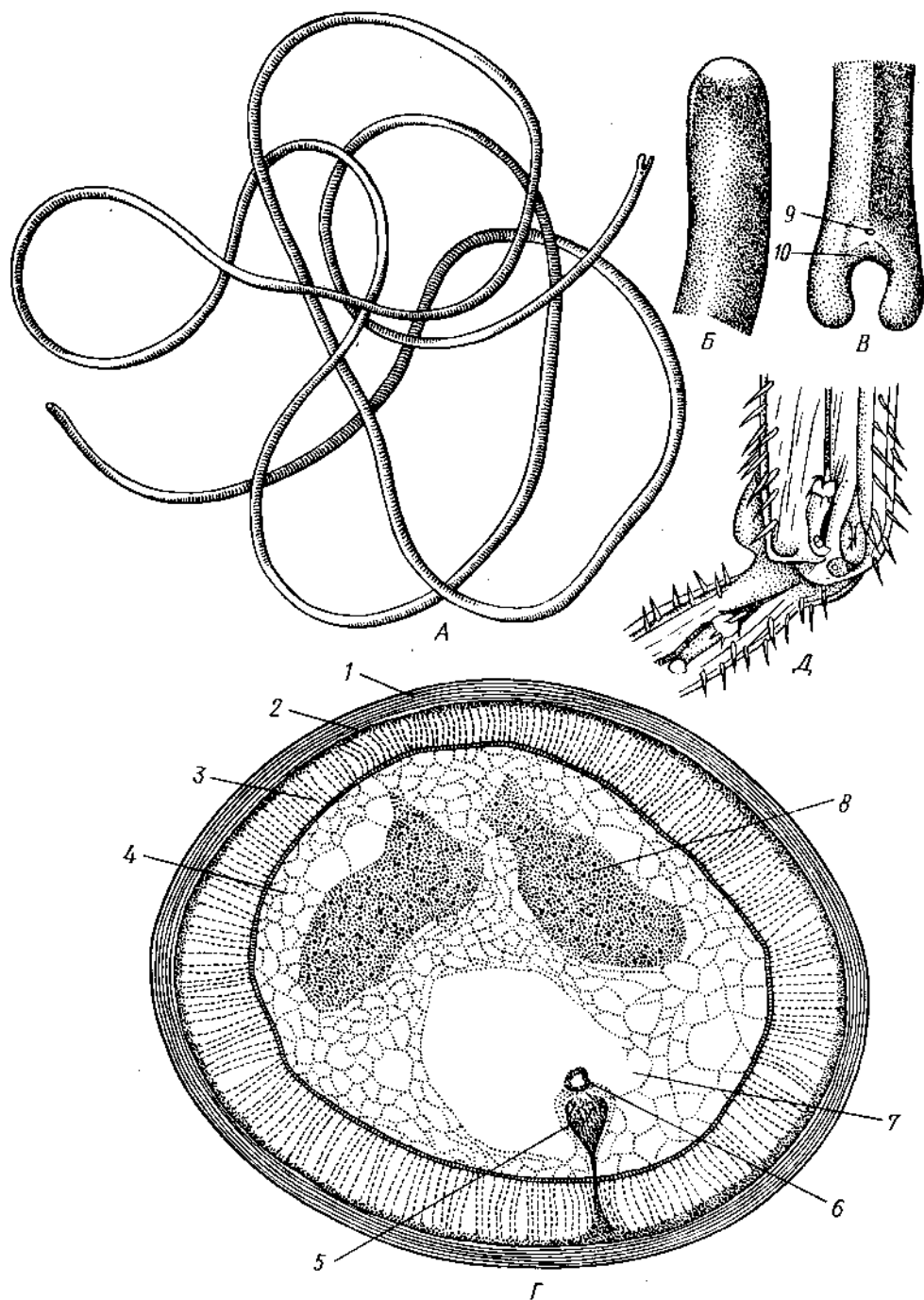


Рис. 199. Волосатик *Gordius aquaticus*. А — внешний вид самца в натуральную величину; В — передний конец червя; В — задний конец самца; Г — поперечный разрез самца; Д — личинка *Gordius aquaticus* в ноге водной личинки поденки (А—Г по Стрелкову, Д — по Мейснеру):

1 — кутикула, 2 — гиподерма, 3 — слой продольных мышечных клеток, 4 — паренхима, 5 — брюшной нервный ствол, 6 — кишечник, 7 — окологлоточный синус, 8 — семенной мешок, 9 — порошок, 10 — полулунная складка кутикулы

Тело одето плотной кутикулой, выделяемой лежащим под ней однослойным эпителием, еще глубже залегает кожно-мышечный мешок, состоящий, как у нематод, лишь из продольных мышечных волокон.

Пространство между мышцами и проходящим по оси тела кишечником занято паренхимой из многогранных клеток и из прослоек соединительной ткани. Однако эти клетки занимают далеко не всю внутренность тела. Вокруг кишечника и над ним имеются большие, тянущиеся через все животное участки свободной полости тела (рис. 199, Г). Последняя представляет, как и у нематод, первичную полость тела.

Кишечник имеет вид тонкой трубки, состоящей из передней, средней и задней кишки. У многих представителей Gordiacea передняя кишка редуцируется, превращается в плотный клеточный тяж или вовсе исчезает.

Выделительная, дыхательная и кровеносная системы отсутствуют.

Нервная система состоит из залегающего в переднем конце тела первого кольца и брюшного нервного ствола, который доходит до заднего конца тела. Нервная система лежит в самом эпителии или непосредственно под ним. Органы чувств развиты очень слабо.

Половая система. Волосатики раздельнополы. Половые железы парные и имеют вид длинных колбасовидных тел, которые начинаются слепо недалеко от переднего конца животного, а на заднем конце впадают при помощи половых протоков в заднюю кишку.

Яичники самок образуют множество следующих друг за другом боковых выпячиваний. Выводные протоки у самки состоят из яйцеводов и матки, а у самца — из двух семяпроводов. Задний отдел кишки, в который открываются половые пути, называется клоакой.

Развитие сопровождается метаморфозом с образованием личинки, резко различающейся от взрослых волосатиков (рис. 198, Б и 199, Д).

Жизненный цикл. Волосатики паразитируют чаще всего в полости тела насекомых, особенно у некоторых прямокрылых, жуков и мертвеев. Достигнув предельных размеров, волосатики выходят из хозяев наружу, пробуравливая их покровы, и в течение некоторого времени живут свободно в воде. Соответственно выход паразита из хозяина приурочен к таким моментам, когда хозяин либо случайно попадает в воду, либо находится вблизи от воды. В воде волосатики достигают половой зрелости и копулируют, после чего самки откладывают яйца, скрепленные в длинные шнуры, на различные подводные предметы. Взрослые волосатики после этого умирают. Выходящие из яиц личинки могут некоторое время жить в воде или в сырой земле. В это время они отыскивают промежуточного хозяина (обычно водные личинки насекомых) и внедряются в него через кожу при помощи своего сверлящего хоботка. Наземные насекомые заражаются, поедая инвазированных водных личинок. В человеке и домашних животных волосатики никогда не паразитируют. Народное поверье о том, что проглоченные во время питья воды волосатики могут стать причиной заболеваний, не имеет никакого основания.

Филогения волосатиков слабо выяснена. Частью признаков: общий вид, кутикула, строение мускулатуры, некоторое сходство в форме половых желез — класс Nematomorpha напоминает нематод. Родство их с типом Nemathelminthes оправдывается также сходством личинок волосатиков и представителей класса Kinorhyncha.

КЛАСС V. КОЛОВРАТКИ (ROTATORIA)

Очень мелкие водные животные, большей частью не превышающие своими размерами крупных инфузорий. Коловратки — преимущественно обитатели пресных вод, хотя имеются и довольно многочисленные морские представители кл. *Rotatoria*. Громадное большинство коловраток свободноподвижные, немногие ведут прикрепленный образ жизни. Известно свыше 1500 видов.

Строение и физиология. Размеры коловраток не превышают 1—2 мм, но есть среди них формы и гораздо мельче. Так, к коловраткам относится самый мелкий представитель многоскелеточных *Ascomorpha minima*, достигающий едва 0,04 мм длины. Форма тела сильно варьирует. В редких случаях (*Trochosphaera*) тело шаровидно (см. рис. 201, Д), тогда как у громадного большинства оно продолговато и разделяется на три участка: передний головной с мерцательным аппаратом, туловищный, содержащий все внутренности, и задний, ножной (рис. 200). Нога может и отсутствовать.

Головной отдел мало обособлен от туловищного, а внутренне и вовсе не отделен от него. Передний конец головного отдела в некоторых случаях имеет вид диска, усаженного по краю венчиком крупных ресниц (рис. 200). Позади венчика на брюшной стороне головы лежит рот, позади рта — второй венчик ресниц, более мелких. Совокупность обоих венчиков образует характерный для *Rotatoria* коловращательный аппарат. Реснички его находятся в постоянном мерцании, чем и обуславливают движение животного в воде, его плавание. Одновременно с этим движением ресничек в воде вызывается водоворот, привлекающий мелкие пищевые частицы ко рту коловратки.

Форма коловращательного аппарата изменчива. Так, края переднего диска могут образовывать различные выросты, а за краями следует и венчик ресниц; то диск образует четыре краевые лопасти (*Flosculgia*; рис. 201, А), то он вытягивается в пучок длинных щупалец (*Stephanoceros*) и т. д.

Однако за исходную форму коловращательного аппарата всех *Rotatoria* в настоящее время принимают слабо дифференцированный аппарат семейства *Notommatidae* (рис. 202). У этих коловраток вместо двух венчиков мощных ресниц на брюшной стороне переднего полюса тела имеется сплош-

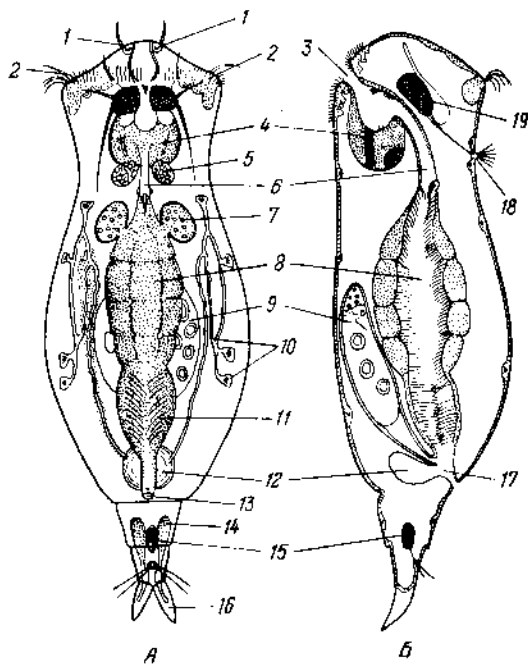


Рис. 200. Анатомия коловратки, схематизировано. А — вид со спинной стороны; Б — вид сбоку (по Ремане):

1 — головные чувствительные щупальца, 2 — коловращательный аппарат, 3 — рот, 4 — глотка с жевательным аппаратом, 5 — слюнные железы, 6 — пищевод, 7 — желудочные железы, 8 — желудок, 9 — яичник, 10 — протонефридий, 11 — задняя кишка, 12 — мочевой пузырь, 13 — клоакальное отверстие, 14 — цементные железы, 15 — ножной ганглий, 16 — пальцы ноги, 17 — клоака, 18 — спинные чувствительные щупальца, 19 — надглоточный ганглий

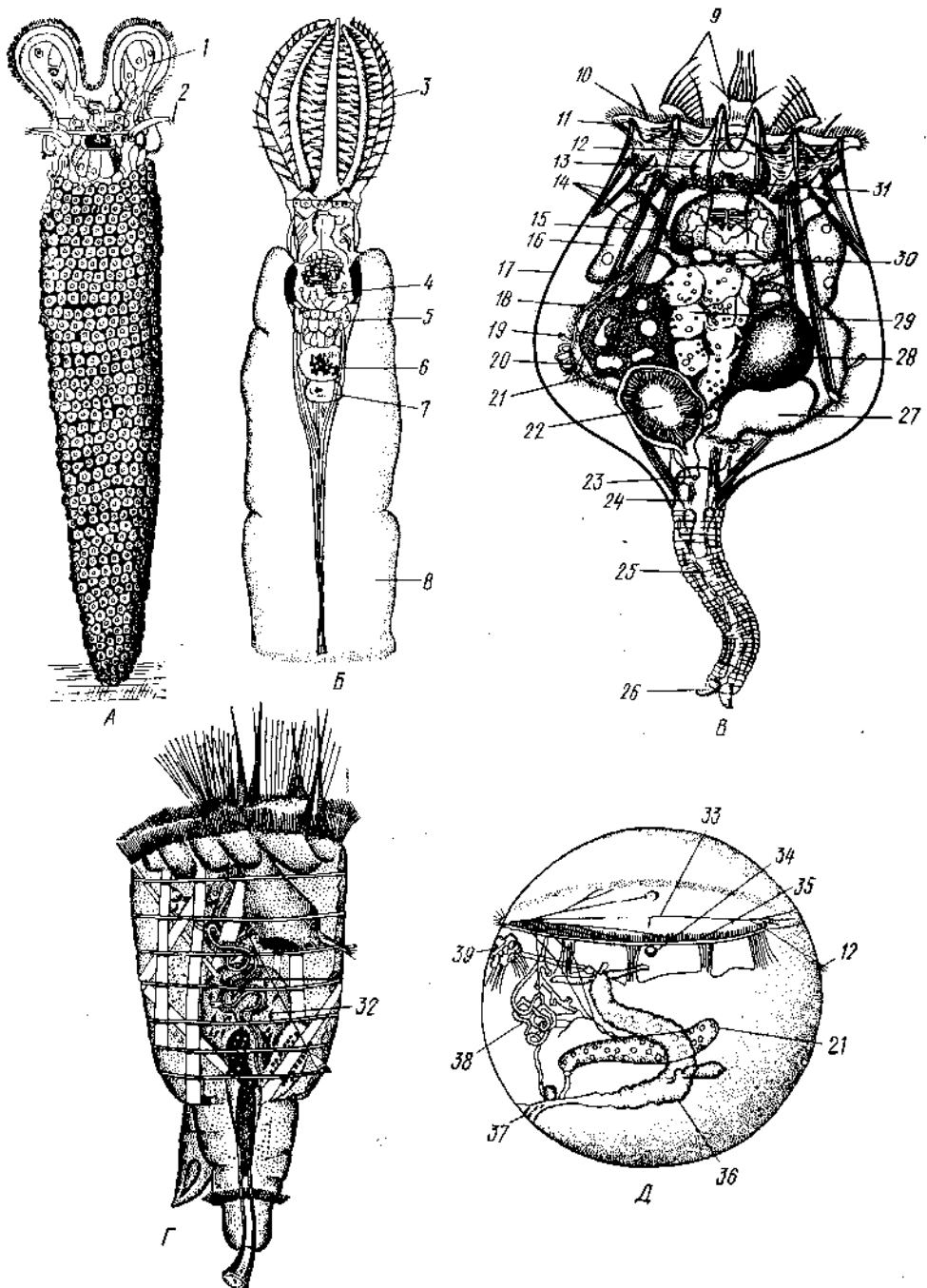


Рис. 201. Коловратки. А — сидячая коловратка *Floscularia ringens*, строящая домик из комочков своих экскрементов; Б — сидячая коловратка *Stephanoceros jimbriatus* (по Везенберг — Лунду); В — *Brachionus*, самка; Г — *Brachionus*, самец (по Везенберг — Лунду); Д — планктонная коловратка *Trochosphaera solstitialis* (по Русселе); 1 — лопасти коловращательного аппарата, 2 — боковое щупальце, 3 — головное щупальце, 4, 15 — глотка с жевательным аппаратом, 5 — желудок, 6 — задняя кишка, 7 — мочевой пузырь, 8 — студенистый домик, 9 — щетинки коловращательного аппарата, 10 — чувствительные щетинки, 11 — реснички коловращательного аппарата, 12 — спинное щупальце, 13 — мозговой ганглий, 14 — ретракторы переднего конца тела, 16 — пищеварительные железы, 17 — панцирь, 18 — канал протонефридия, 19 — концевая клетка протонефридия с мерцательным пламенем, 20 — боковой нерв и чувствительное щупальце, 21 — яичник, 22 — кишка, 23 — заднепроходное отверстие, 24 — ножные железы, 25 — их протоки, 26 — пальцы ноги, 27 — мочевой пузырь, 28 — яйцо, 29 — желудок, 30 — пищевод, 31 — глазок, 32 — семенник, 33 — экваториальный нерв, 34 — глазок, 35 — предротовой венчик ресниц, 36 — кишечник, 37 — клоака, 38 — протонефридий, 39 — рот

ная мерцательная площадка из мелких ресничек, окружающая рот. Такой мерцательный аппарат примитивных коловраток напоминает ресничный покров многих *Gastrotricha*.

При помощи особых мышц-ретракторов головной отдел может втягиваться внутрь туловищного и затем снова выворачиваться.

Туловище большую часть одето панцирем и может быть цилиндрическим, сплюснутым дорзовентрально или же сжатым с боков. Туловище содержит большую часть внутренних органов: на его заднем конце, над основанием ноги, помещается отверстие клоаки, т. е. мешка, в который впадают концевые отделы кишечника, выделительной и половой систем.

Нога — мускулистый вырост тела, одетый членистой оболочкой и снабженный на конце двумя щупальцевидными подвижными отростками, пальцами. В основании пальцев имеются две небольшие цементные железы, выделяющие особое клейкое вещество. При помощи его многие коловратки могут временно, а другие и постоянно прикрепляться к отдельным подводным предметам. В ноге хорошо развиты кольцевые и продольные мышцы. Нога позволяет коловраткам ползать, вытягиваясь по направлению движения и временно прикрепляясь передним концом к субстрату.

Стенка тела образована синцитиальным слоем гиподермы. Распространенное раннее мнение о сильном развитии кутикулы у коловраток оказалось неверным. Последние исследования, проведенные с помощью электронного микроскопа, показали, что для *Rotatoria* характерно наличие в гиподерме плотного волокнистого слоя под наружной цитоплазматической мембраной. Именно этому слою обязаны коловратки сохранением формы тела и из него сформированы уплотненные покровы панцирных видов. Настоящая кутикула нетипична для коловраток и известна лишь у ограниченного числа форм.

Кожно-мускульный мешок у коловраток отсутствует. В теле имеются отдельные, большей частью поперечнополосатые мышечные волокна, служащие для втягивания головного отдела, для сокращения туловища и т. д. Непосредственно под наружным эпителием лежит первичная полость тела.

Пищеварительная система коловраток состоит из трех отделов. Рот лежит неподалеку от переднего конца, на брюшной стороне между венчиками ресниц коловращательного аппарата. Он ведет в ротовую полость, а та, расширяясь, — в мускулистую глотку с характерным для коловраток жевательным аппаратом, состоящим из заложенных в стенках глотки двух пар твердых зазубренных хитиновых пластинок. Это пара молоточков и пара наковален. Они трутся друг о друга, подобно паре микроскопических жерновов, и содействуют перетиранию пищи, которая состоит у коловраток главным образом из жгутиконосцев, одноклеточных водорослей и т. п.

У хищных коловраток вооружение глотки способно выдвигаться через ротовое отверстие и служит для ловли добычи.

Глотка переходит в узкий пищевод, а за ним следует мешковидный

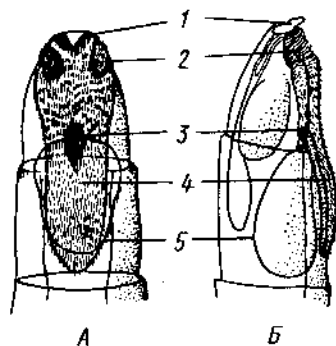


Рис. 202. Примитивный тип устройства мерцательного аппарата коловраток. А — вид с брюшной стороны; Б — вид сбоку (по Бошану): 1 — передний край головы, 2 — боковые выступы мерцательного поля, 3 — рот, 4 — брюшное мерцательное поле, 5 — глотка

энтодермальный желудок из крупных многоугольных клеток. В место соединения пищевода с желудком открывается пара желез, функция которых точно не выяснена. Желудок ведет в более узкую заднюю кишку, а последняя открывается в клоаку.

Срок пребывания пищи в кишечнике коловраток очень незначителен: от времени захвата до дефекации частица проходит от 2 до 20 мин.

Нервная система коловраток сравнительно проста, так как состоит из одного надглоточного ганглия и из отходящих от него во все стороны и впереди, т. е. к диску, и сзади, т. е. к туловищу, нервов. Значительнее других два нерва, идущих от мозга назад по бокам кишечника через все тело до ноги. Органами чувств коловраткам служат прежде всего щупальца. Их чаще всего три: два брюшных и одно непарное на спине. Щупальца имеют вид маленьких конических бугорков с пучком осязательных волосков на вершине.

Большинство коловраток имеет пару или всего один глаз. Глаза лежат на самом надглоточном ганглии или же непосредственно над ним. Они устроены крайне просто: состоят из маленького лучепреломляющего хрусталика, лежащего в бокале из красного пигмента. По-видимому, это глаза инвертированного типа. Когда глаз один, то он представляет результат слияния пары глазков, обращенных друг к другу выпуклыми сторонами пигментных бокалов, почему пигмент в таком глазу даст фигуру X.

Кровеносная и дыхательная системы у коловраток отсутствуют.

Выделительные органы протонефридиального типа. По сторонам от кишечника в полости тела залегают два слабо ветвящихся канальца, открывающихся сзади в клоаку. Концы веточек каналов замкнуты слепо и внутри них бьет мерцательное пламя. Число веточек варьирует от 4 до 50.

Половая система. Коловратки раздельнополы и отличаются половым диморфизмом. Самки встречаются гораздо чаще самцов, и все предыдущее описание относится именно к ним. Они снабжены цельным или двухлопастным яичником, который лежит в задней части туловища, под кишечником. Обыкновенно яичник разделен на две части: производящую яйцевые клетки, или собственно яичник, и продуцирующую клетки, идущие для питания яиц, т. е. желточник. Яичник впадет при помощи короткого яйцевода в клоаку.

Самцы (см. рис. 201, Г) значительно меньше самок и часто заслуживают названия карликовых. Кишечник самцов редуцирован, выделительная система развита слабо; тотчас после оплодотворения самцы умирают. Мужская половая система состоит из единственного семенника с отходящим от него семяпроводом, впадающим в клоаку, причем ковец его пронизывает мускулистый, способный к выворачиванию совокупительный орган, или *sigus*. Сильная редукция многих органов у самцов объясняется кратковременностью их жизни, которая заканчивается сразу после оплодотворения самки.

Жизненный цикл и развитие. Жизненный цикл коловраток представляет чередование настоящих половых поколений (включают самцов и самок) с партеногенетическими, т. е. имеет характер гетерогонии. Обыкновенно весной из яиц, пролежавших зиму, выходят партеногенетические самки, дающие начало опять-таки партеногенетическим самкам, и затем может следовать еще ряд таких же партеногенетических поколений (рис. 203). Далее наступает половой период, когда одно из поколений партеногенетических самок начинает откладывать яйца по объему в 2—3 раза мельче яиц, дававших до сих пор самок. Меньшим количеством материала в яйце объясняются карликовые размеры самцов и быстрота

их развития. Из яиц вскоре выходят мелкие самцы, которые спариваются с самками полового, т. е. по отношению к самцам материнского поколения. Самки, которые партеногенетически производили самцов, после копуляции продуцируют особые оплодотворенные яйца. Они крупны, одеты системой плотных оболочек и называются покоящимися, ибо нормальное развитие их происходит после длительного периода покоя, длящегося от двух недель до года. Оплодотворенные яйца впоследствии дают первое поколение партеногенетических самок, с которого цикл начинается заново.

Количество жизненных циклов в течение одного года варьирует у различных коловраток: соответственно различают моноциклические, дициклические и полициклические виды. Впрочем, нередко один и тот же вид, но в разных странах или даже в разных водоемах одной и той же местности обнаруживает различное годовое число циклов. Это показывает, что цикличность коловраток в значительной мере зависит от внешних условий, меняющихся в разных водоемах и местностях. От внешних же факторов, по-видимому, зависит и появление полового поколения самок, производящих самцов. В результате значительного количества экспериментальных работ выясняется, что появление самок полового поколения обуславливается и ускоряется различными факторами: условиями питания (пониженное питание, голодание ведет к продукции самцов), химическим составом среды.

Цикличность коловраток усложняется наличием у многих видов сезонных изменений, не связанных с характером размножения. Так, например, у ряда следующих друг за другом в течение года поколений длинношипная зимняя форма *Anuraea cochlearis* может постепенно превращаться в формы со слабо развитыми шипами и, наконец, совершенно лишается большого заднего шипа, переходя в поколение, которое называется *A. cochlearis tecta* и раньше считалось за самостоятельный вид. К зиме она вновь возвращается к исходной форме. Такие периодические изменения в строении отдельных поколений коловраток называются цикломорфозом (рис. 203).

Развитие яиц коловраток идет быстро; у партеногенетических яиц, не имеющих периода покоя, развитие длится 3—4 дня. Развитие прямое, без метаморфоза; в общем дробление очень рано становится двусторонне-симметричным. Другая характерная черта развития — формирование органов из небольшого числа клеток, после чего размножение клеток в

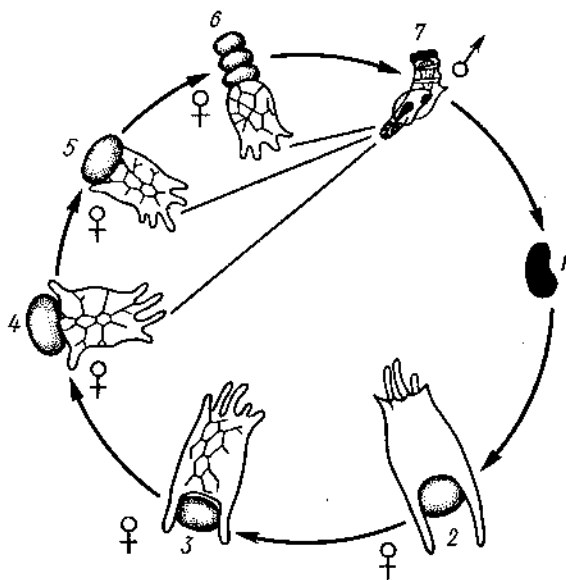


Рис. 203. Годичный цикл *Anuraea cochlearis* (по Кречмеру):

1 — зимнее яйцо, 2—6 — последовательные в течение лета поколения партеногенетических самок с летними яйцами; самки последнего поколения (6) откладывают мужские яйца, из которых развиваются самцы, 7 — самец. Самцы копулируют с самками последнего поколения, которые откладывают оплодотворенные зимние яйца (1)

них на всю жизнь прекращается. Результатом этого является постоянство клеточного состава *Rotatoria*, подобное отмеченному у представителей кл. *Nematoda*. Для многих коловраток точно доказано, что тело их состоит из небольшого, вполне определенного и постоянного числа клеток. Так, например, у *Epiphanes senta* покров состоит из 301 клетки, глотка — из 165, средняя кишка — из 76, половой аппарат — из 19, мускулатура — из 122, нервная система — из 247, выделительная система — из 24, а все тело животного — из 959 определенным образом расположенных клеток. У самцов в связи с редукцией кишечника клеток еще меньше. Постоянство клеточного состава связано с тем, что после эмбрионального периода клетки коловраток перестают делиться. С последним обстоятельством, в свою очередь, связано отсутствие у коловраток способности к регенерации. Утраченные или удаленные экспериментально участки тела не восстанавливаются. Та же особенность наблюдается и у других животных, обладающих постоянством клеточного состава, например у нематод.

Экология. Большинство коловраток живет в пресных водах, причем они делятся на донные и планктонные формы. Донные коловратки большей частью ползают или плавают у дна, но среди них имеется и целый ряд сидящих видов, последние прикрепляются выделением цементных желез ноги к субстрату, причем нога изменяется в своего рода стебелек. Большинство сидячих коловраток выделяет вокруг себя защитную трубку из прозрачного студенистого вещества или склеенных вместе в правильные комочки испражнений коловратки, которыми трубки обложены как микроскопическими кирпичами. У типичных планктонных коловраток на теле вырастают различного рода придатки, увеличивающие поверхность животного. У некоторых это длинные неподвижные шипы панциря (*Notholca*), у других — подвижно сочлененные с телом гребные щетинки (*Polyarthra*) или это особые, снабженные мышцами и усаженные щетинками выросты самого тела (*Pedalion*). Пресноводные коловратки играют немаловажную роль как пища различных, более крупных пресноводных организмов. Морских коловраток значительно меньше.

Небольшое количество коловраток приспособилось к жизни на суше, главным образом во влажном мху, среди лишайников и т. п. Некоторые из них (*Callidina*) охотно поселяются в особых мешочках на слоевище печеночных мхов, в которых долго удерживается вода.

Наземные, а также некоторые водные коловратки способны выдерживать полное высыхание, не погибая. При этом они впадают в анабиотическое состояние (мнимая смерть), но после осторожного смачивания оживают. Оживание коловраток было впервые открыто Левенгуком в 1701 г. и с тех пор многократно исследовалось. При применении ряда предосторожностей смоченные водой коловратки оживают после многодневного высушивания. Мало того, высушенные коловратки способны в течение 4 ч выдерживать понижение температуры до -270°C (в жидком гелии) и в течение 5 мин повышение температуры до $+100^{\circ}\text{C}$.

Филогения коловраток. О происхождении коловраток существовали различные точки зрения. Долгое время их считали неотеническими личинками каких-то кольчатых червей на основании сходства *Rotatoria* с личинкой *Polychaeta* трохофорой (см. рис. 225).

В последние годы установилось мнение, что сходство коловраток с трохофорой следует считать результатом конвергенции, или совпадения, связанного с одинаковым образом жизни, путь же эволюции группы *Rotatoria* идет от прямокишечных турбеллярий. Защитники этого мнения считают наиболее примитивными не плавающих, а ползающих коловраток и исходным типом не хорошо дифференцированные венчики, а

сплошную брюшную площадку ресниц, окружающую рот. Эта площадка — остаток общего мерцательного покрова Rhabdocoela. О близости к турбелляриям свидетельствует примитивное строение протонефридиев колловраток и брюшное положение рта. Из первичнополостных червей к кл. Rotatoria ближе всего стоит кл. Gastrotricha. Их сближает отсутствие кожно-мускульного мешка, наличие протонефридиев, некоторое сходство в строении мерцательного аппарата.

Дополнения к типу Nemathelminthes

КЛАСС ПРИАПУЛИДЫ (PRIAPULIDA)

Небольшая группа морских червей (5 родов с 7 видами), принадлежность которых к типу Nemathelminthes еще не вполне обоснована. Донные животные, обитающие в иле и песке.

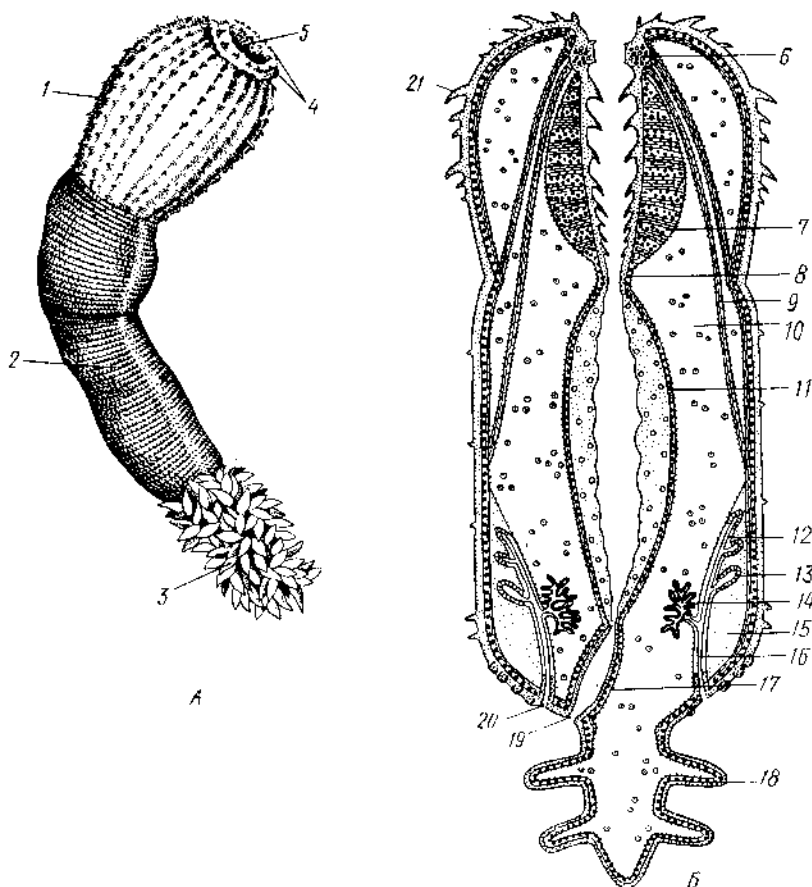


Рис. 204. Строение приапулиды *Priapulus caudatus*. А — внешний вид животного (по Шипли); Б — схема организации (по Ланду):

1 — хобот, 2 — туловище, 3 — хвостовые жабры, 4 — околоротовые зубчики, 5 — рот, 6 — околоротовое нервное кольцо, 7 — глотка, 8 — пищевод, 9 — ретракторы хобота, 10 — полость тела, 11 — средняя кишка, 12 — половой проток, 13 — половые мешочки (части половой железы), 14 — протонефридии, 15 — брыжейка, 16 — мочеполовой проток, 17 — задняя кишка, 18 — хвостовые жабры, 19 — анальное отверстие, 20 — мочеполовая пора, 21 — шипы хоботка

Строение. Тело цилиндрическое, червеобразное, у некоторых видов снабженное 1 или 2 хвостовыми жаберными придатками (рис. 204, А). Передняя треть животного может вворачиваться внутрь при помощи особых мускулов-ретракторов. Вворачиваемый участок тела усажен продольными рядами сосочков и шипов.

Стенки тела состоят из кутикулы, однослойного эпителия и мощного слоя мускулатуры — кольцевой и продольной. Под мышцами имеется перитонеальный эпителий, выстилающий обширную полость тела¹, которая продолжается и в хвостовые придатки. Через все тело проходит прямой кишечник (рис. 204, Б), начинающийся на переднем полюсе рта и заканчивающийся порошицей на заднем (у основания хвостовых придатков, если таковые имеются).

Кровеносная система отсутствует.

Дыхание происходит либо всей поверхностью тела, либо через хвостовые придатки, играющие роль жабр, состоящих из полого ствола, снабженного короткими веточками.

Нервная система слабо развита и состоит из окологлоточного нервного кольца и брюшного нервного ствола.

Выделительные и половые органы соединены у припулид в общую мочеполовую систему (рис. 204, Б). Припулиды раздельнополы. Половые железы образуют два продольных компактных тела, соединенных со стенками тела при помощи брыжейки. Каждая половая железа состоит из значительного числа переплетающихся между собой половых мешочков, на одном конце слепо замкнутых, а другим открывающихся в общий мочеполовой проток. Оба протока сообщаются с внешней средой при помощи пары отверстий на заднем конце тела. Вдоль мочеполового протока на нем сидит несколько кустиков протонефридиев, причем каждый кустик снабжен несколькими тысячами жгутиконосных клеток, или соленоцитов. Протонефридии открываются в мочеполовой проток.

Развитие. Дробление яйца припулид, как это недавно показано Л. Н. Жинкиным, билатеральное, т. е. напоминает дробление у первичнополостных червей. Из яиц развиваются личинки, ведущие такой же доный образ жизни, как и взрослые черви. У *Priapulid caudatus* личинка устроена очень просто и состоит из эктодермы, внутри которой находится недифференцированная клеточная масса. У *Halicryptus spinulosus* личинка организована как взрослое животное (см. рис. 198, В); отличие лишь в том, что туловище личинки (кроме вворачиваемой передней части) одето хитиновым панцирем из двух створок: спинной и брюшной, отчего тело сильно сплющено в дорзовентральном направлении. Превращение во взрослую форму сопровождается линьками и может продолжаться до двух лет.

Экология. Припулиды живут в прибрежной зоне, делая норки в мягком грунте. Один вид обитает в придонном слое нитчатых водорослей. Размеры припулид невелики — от 0,2 до 10 см.

Филогения. Раньше класс Priapulida сближался с кольчатыми червями (кл. Echiurida и кл. Sipunculida; см. с. 281) ввиду сходства внешнего вида и образа жизни, а также потому, что у обеих групп передний конец тела может вворачиваться при помощи ретракторов, а полость тела и нервная система имеют сходное строение.

В последнее время время указывают на возможность сближения класса Priapulida через киноринх со стволом нечленистых червей, т. е. с Nematelminthes. В самом деле, личинка припулид похожа на взрослых кино-

¹ Наличие специальной выстилки сближает полость тела припулид с вторичной полостью тела — целомом кольчатых червей (см. с. 255).

ринх (см. рис. 198) как образом жизни, так и строением: кутикуляризация покровов, наличие переднего участка тела, вооруженного несколькими венчиками шипов. И, напротив, нет никаких указаний на образование у представителей кл. Priapulida планктонных личинок трохофорного типа, столь характерных для кольцецов. В организации взрослого животного приапулид сближает с киноринхами наличие протонефридиев. Серьезным отличием от этой группы является характер полости тела, первичной у Kinorhyncha и напоминающей вторичную у приапулид. Может быть, следует считать класс Priapulida слепо заканчивающейся верхней ветвью группы нечленистых низших червей, приобретших целом независимо от типа Annelida (с. 250).

Филогения типа Nemathelminthes

Долгое время происхождение классов типа Nemathelminthes оставалось неясным, и мнения авторов по этому вопросу сильно расходились. Лишь в последнее время, после более углубленного изучения групп, относящихся к этому типу, стало ясно, что все они своими филогенетическими корнями связаны с ресничными червями.

В самом деле, признаки организации, общие с ресничными червями, рассеяны в разных классах типа Nemathelminthes. Так, у примитивных коловраток и брюхоресничных червей сохранились еще участки тела, покрытые ресничками. В этих классах органы выделения представлены типичными протонефридиями. Нервная система нематод (особенно у примитивных свободноживущих морских форм) и гастротрих не противоречит основной схеме строения таковой ресничных червей. Глотка первичнополостных червей, в ее более примитивных формах (классы Gastrottricha, Nematoda и Kinorhyncha), сходна с массивной глоткой прямокишечных турбеллярий. Положение рта на переднем конце тела, характерное для первичнополостных, встречается в пределах отряда Rhabdocoela. В строении половой системы, если не считать раздельнополого состояния у многих представителей типа Nemathelminthes, нет принципиальных отличий от примитивных форм из класса Turbellaria, а у коловраток женский половой аппарат снабжен желточником. Имеется, следовательно, все основания считать, что предками типа Nemathelminthes были какие-то ресничные черви.

Значительными отличиями от ресничных червей в организации первичнополостных являются наличие первичной полости тела и задней кишки с анальным отверстием. Однако эти признаки являются результатом прогрессивной эволюции и не препятствуют принятию вышеизложенной теории происхождения типа Nemathelminthes. Интересно, что у некоторых прямокишечных турбеллярий лакуны в паренхиме настолько велики, что в них могут свободно плавать паразитические инфузории. Увеличение и слияние лакуп могло привести к появлению обширной первичной полости тела.

В строении отдельных классов типа Nemathelminthes имеются, на первый взгляд, значительные отличия от турбеллярий. Для первичнополостных червей характерна сильная кутикуляризация и более или менее полное исчезновение ресничного покрова, а также установление постоянства клеточного состава (коловратки и отчасти нематоды). У нематод отсутствует кольцевая мускулатура, в нервной системе образовалось окологлоточное кольцо, а протонефридии заменены выделительными каналами кожного происхождения. У коловраток выработался коловращательный аппарат; очень сильным изменениям подверглась нервная система, глотка превратилась в жевательную, произошло распадение кож-

но-мускульного мешка на отдельные мышцы и т. д. У брюхожесничных и киноринх кожно-мускульный мешок также дал начало специализированным мышцам и т. д.

Все эти отличия, однако, касаются главным образом отдельных органов и тканей и мало затрагивают основной план строения.

ТИП СКРЕБНИ (ACANTHOCERHALES)

Скребни — паразитические черви. Тип насчитывает около 500 видов и характеризуется следующими признаками:

1. Исключительно паразитические черви, в половозрелом состоянии обитающие в кишечнике позвоночных животных.

2. Передний конец тела преобразован в специализированный орган прикрепления в виде вворачивающегося хоботка, вооруженного рядами кутикулярных крючьев.

3. Покровы представлены тонкой кутикулой и гиподермой, пронизанной системой лакун. Полость тела первичная.

4. Пищеварительная, кровеносная и дыхательная системы отсутствуют.

5. Скребни раздельнополы. Выводные протоки половой системы нередко соединяются с протоками выделительной системы (устроенной по типу протонефридиев) в общий уро-генитальный канал.

6. Развитие с метаморфозом. Жизненный цикл проходит со сменой животных хозяев.

В тип скребней входит только один класс с тем же названием.

КЛАСС СКРЕБНИ (ACANTHOCERHALA)

Строение и физиология. Тело скребней имеет более или менее веретеновидную форму (рис. 205) и подразделяется на собственно тело и хоботок, полый внутри и способный вворачиваться, как палец перчатки (рис. 206). Хоботок усажен несколькими рядами загнутых назад кутикулярных крючьев и служит для прикрепления паразита к стенкам кишки хозяина. При помощи мышц-ретракторов хоботок вворачивается

внутрь тела в особое влагалище — полый мускульный мешок, слепо замкнутый на заднем конце. Само влагалище, в свою очередь, прикрепляется к стенкам тела червя при помощи парных мышц. Тело одето тонким покровом, под которым находится гиподерма, представляющая собой синцитий, т. е. результат слияния клеток эмбриональной эктодермы. Гиподерма пронизана системой каналов, или лакун. В толще гиподермы залегают немногочисленные и довольно крупные ядра. Здесь же откладываются и запасы гликогена, который является для скребней, как и для других эндопаразитов (с. 173), основным источником энергии.

На границе между хоботком и собственно телом скребней гиподерма об-

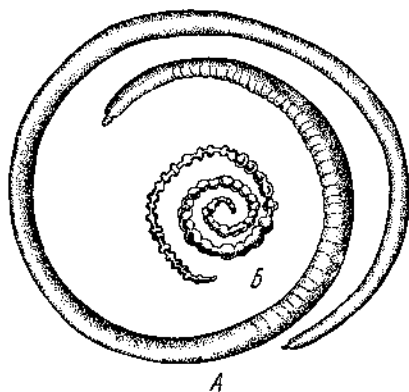


Рис. 205. Скребни. А — гигантский скребень *Macracanthorhynchus hirudinaceus* из свиньи; Б — скребень чешковидный *Moniliformis moniliformis* из ежа (по Бремзеру)

разует парные выпячивания, так называемые лемниски, которые в виде двух лентовидных тяжей лежат по обе стороны влагалища хоботка. Функция лемнисков до сих пор остается неразгаданной. Предполагается, что они принимают участие в процессах вворачивания и выворачивания хоботка. Кожно-мускульный мешок состоит из двух слоев: наружного — из кольцевых и внутреннего — из продольных мышечных волокон. Кнутри от мышц помещается обширная полость тела (рис. 207, Б).

Пищеварительная система отсутствует в связи с паразитизмом, и питание совершается через покровы тела. По-видимому, скребни, подобно ленточным червям, воспринимают продукты пищеварения хозяина из содержимого его кишечника. Возможно, что важную роль играют при этом бесчисленные тончайшие каналы, открывающиеся наружу микрорамами, которые пронизывают поверхностный слой покровов скребней.

Нервная система очень проста. Она состоит из непарного мозгового ганглия, залегающего внутри влагалища хоботка, ближе к его заднему концу. От ганглия отходят тонкие нервные веточки вперед, к хоботку, а кроме того, два более толстых боковых нервных ствола, выходящих из влагалища хоботка, пересекающих полость тела и затем направляющихся вдоль стенок тела назад. Из органов чувств описаны лишь два небольших чувствительных сосочка — у основания хоботка и на его вершине, а также возле полового отверстия.

Органы выделения найдены лишь у немногих видов. Например, у гигантского скребня (*Macracanthorhynchus hirudinaceus*) они имеют характер несколько видоизмененных протонефридиев. Это два древовидно разветвленных пучка, состоящих из множества тонких веточек, каждая из которых заканчивается колбовидной клеткой с мерцательным ламеллем, обращенным в про-

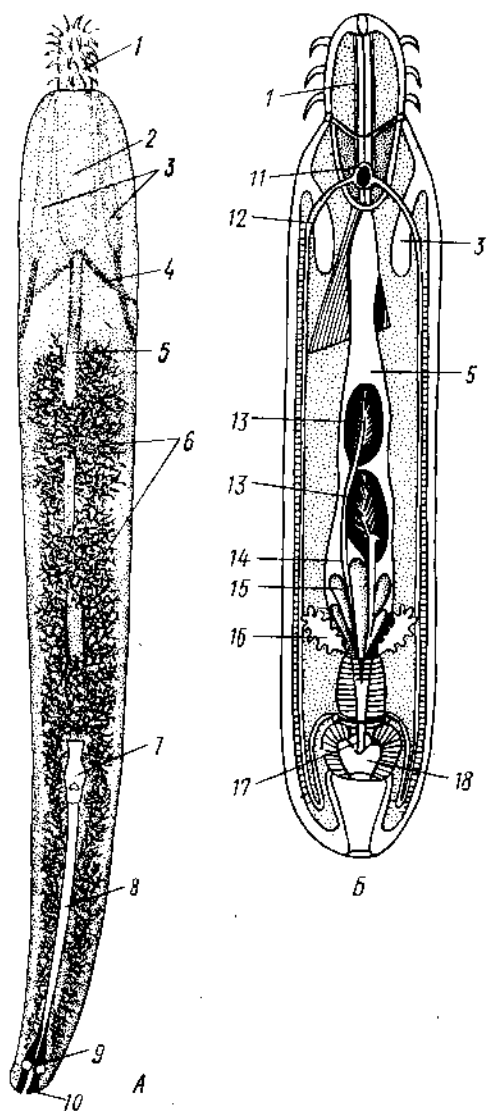


Рис. 206. Организация скребней. А — схема *Acanthocephalus lucii* (по Стрелкову); Б — схема строения самца скребня (по Кестнеру): 1 — хоботок, 2 — влагалище хоботка, 3 — лемниски, 4 — мышцы, прикрепляющие влагалище к стенкам тела, 5 — лигамент, 6 — яйца и ийцевые комки, 7 — маточный колокол, 8 — яйца, 9 — влагалище, 10 — половое отверстие, 11 — мозговой ганглий, 12 — нервные стволы, 13 — семенники, 14 — семяпроводы, 15 — цементные железы, 16 — протонефридии, 17 — совокупительный орган, 18 — совокупительная сумка

свет капальца (рис. 207, В). Канальцы впадают в главные собирательные каналы протонефридиев, открывающиеся в выводные протоки половой системы. Таким образом, у скребней выделительная и половая системы соединены.

Половая система. Скребни раздельнополы. Половые органы парные, и развитие их связано с особым соединительным тяжем, или лигаментом, который тянется от заднего конца хоботкового влагалища через полость тела к заднему концу животного. Самец (см. рис. 206, Б) имеет два овальных семенника с семяпроводами. Оба семяпровода сливаются в семяизвергательный канал, в который вливается содержимое нескольких (чаще 6) цементных одноклеточных желез. Сскрет желез служит для замыкания женского полового отверстия после совершившейся копуляции. Конец семяизвергательного канала окружен мощной мускулатурой и представляет совокупительный орган. Последний вдается в особый мешочек — совокупительную сумку, которая открывается наружу на заднем конце тела. Сумка может выворачиваться наружу и при копуляции охватывает задний конец тела самки.

Женская половая система у молодых особей состоит из двух яичников, залегающих внутри лигамента. С возрастом яичники распадаются на значительное количество яйцевых комков, которые сначала поступают внутрь лигамента, а затем через разрыв стенки последнего в полость тела. Каждый яйцевой комок состоит из нескольких десятков молодых яйцевых клеток. По мере созревания яиц они оплодотворяются еще в яйцевых комках, а затем отделяются от ком-

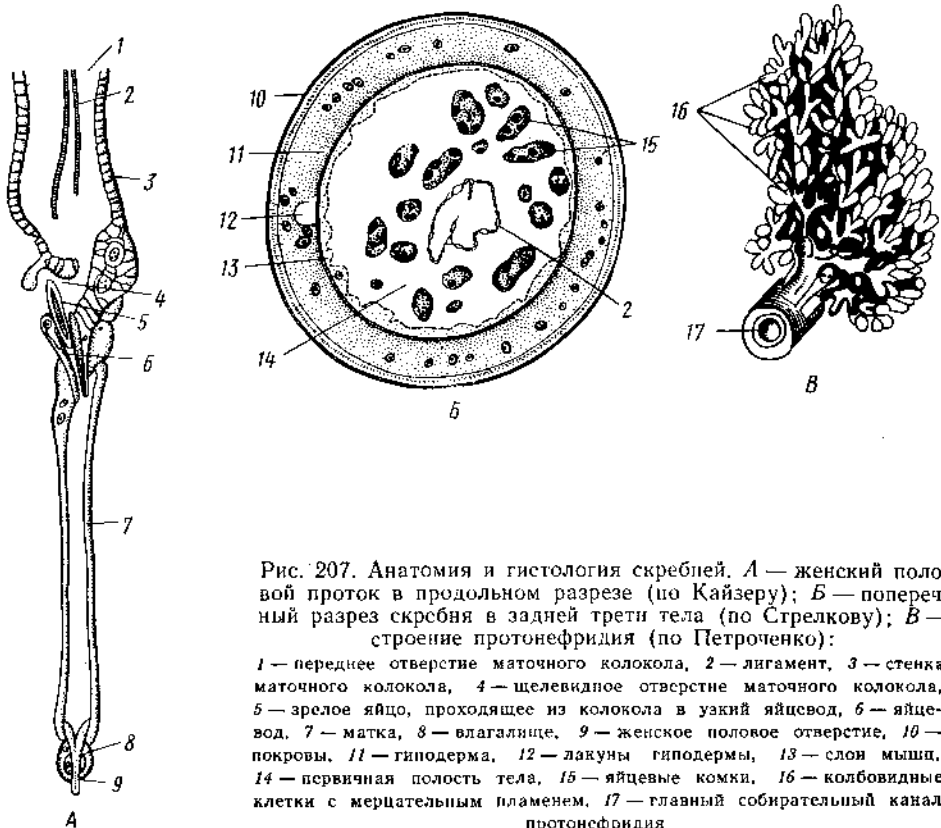


Рис. 207. Анатомия и гистология скреблей. А — женский половой проток в продольном разрезе (по Кайзеру); Б — поперечный разрез скребни в задней трети тела (по Стрелкову); В — строение протонефридия (по Петровичко):

1 — переднее отверстие маточного колокола, 2 — лигамент, 3 — стенка маточного колокола, 4 — щелевидное отверстие маточного колокола, 5 — зрелое яйцо, проходящее из колокола в узкий яйцевод, 6 — яйцевод, 7 — матка, 8 — влагалище, 9 — женское половое отверстие, 10 — покровы, 11 — гиподерма, 12 — лакуны гиподермы, 13 — слой мышц, 14 — первичная полость тела, 15 — яйцевые комки, 16 — колбовидные клетки с мерцательным пламенем, 17 — главный собирательный канал протонефридия

ков и, подобно последним, плавают в полости тела. Половой проток самки устроен свособразно (рис. 207, А). Это канал, начинающийся широко открытой в полость тела воронкой, или маточным колоколом. Помимо широкого переднего отверстия колокол на заднем конце переходит в два узких яйцевода, а на спинной стороне снабжен еще особым шелевидным отверстием, что позволяет сортировать яйца, поступающие в колокол из полости тела, а именно: узкие каналы яйцеводов пропускают только оплодотворенные, одетые оболочкой и начавшие дробиться яйца, которые имеют веретеновидную форму. Значительно более крупные незрелые яйца и яйцесвыс комки, попав в колокол, не проходят в яйцеводы и выбрасываются обратно в полость тела. Оба яйцевода впадают в следующий отдел полового протока — испарную длинную матку, заканчивающуюся болсе узким влагалищем. Влагалище открывается наружу на заднем конце животного.

Развитие и жизненный цикл. Жизненный цикл скребней обыкновенно связан с метаморфозом и со сменой хозяев. Из яйца развивается продолговатая личинка с венчиком крючков на переднем конце. Личинки и взрослые скребни состоят из сравнительно небольшого числа клеток. У некоторых скребней (*Neorhynchus* и др.) число клеток постоянно. Гиподерма содержит всего 6 ядер, лемниски — 3, ретракторы хоботка — 4 и т. д.; богаче всего клетками нервная система.

Для дальнейшего развития яйца с личинками должны быть проглочены промежуточным хозяином. Роль промежуточных хозяев для скребней, живущих в половозрелом состоянии в водных позвоночных (рыбах, амфибиях, в водоплавающей птице), играют главным образом ракообразные; для скребней из наземных позвоночных — это насекомые. Так, например, яйца *Echinorhynchus salmonis* из сигов развиваются в рачках-бокоплавах *Pontoporeia*, яйца гигантского скребня из свищи — в личинках майских жуков и бронзовок и т. д.

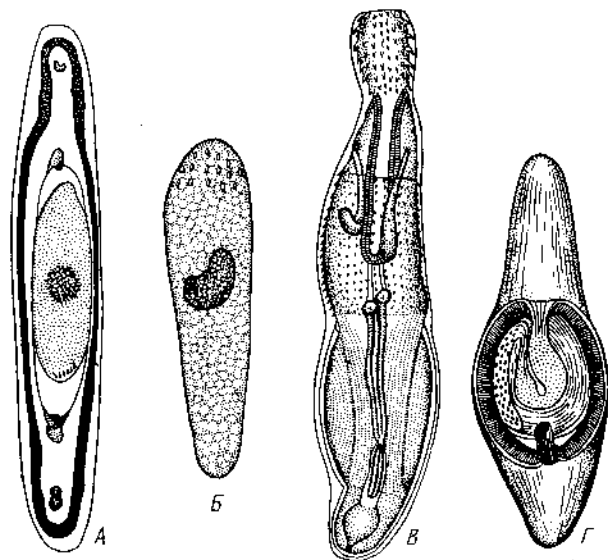


Рис. 208. Яйцо и личинки скребня *Polymorphus* (из Петровича). А — яйцо; Б — личинка, вышедшая из яйца; В — сформированная личинка; Г — инкапсулированная личинка из полости тела промежуточного хозяина

В кишечнике промежуточного хозяина личинка выходит из яйца, пробуравливает стенку кишки и попадает в полость тела. Здесь личинка сбрасывает крючочки, растет и постепенно превращается в почти сформированного молодого скребня; недоразвитой остается только половая система. При завершении метаморфоза происходит вворачивание хоботка во влагалище, задний конец тела впячивается (рис. 208), и личинка, приобретая почти шаровидную форму, окружается плотной соединительнотканной капсулой. В таком виде она может сохранять жизнеспособность неопределенно долгое время. При проглатывании промежуточного хозяина позвоночным (окопчателным хозяином) его тело переваривается, и личинка скребня выходит из капсулы. Хоботок паразита выворачивается и внедряется в стенку кишки окончательного хозяина. Через некоторое время начинает функционировать половая система скребня.

У некоторых видов жизненный цикл проходит еще более сложно (рис. 209): так, у *Corynosoma strumosum* — паразита кишечника тюленя — первым промежуточным хозяином является рачок-бокоплав *Pontoporeia*. Рачки эти служат пищей рыбам. В кишечнике рыб личинки скребней высвобождаются из тела рачка, проходят сквозь стенку кишки рыбы и вновь инкапсулируются в полости ее тела. Никакого развития в теле рыбы личинки не претерпевают. Они достигают половой зрелости лишь в кишечнике тюленя после поедания им зараженной рыбы.

Патогенное значение скребней довольно значительно. Гигантский скребень (*Macracanthorhynchus hirudinaceus*) встречается главным образом в свинье. Это крупный червь, достигающий длины 25 см и более и обладающий сравнительно коротким хоботком, которым он внедряется в стенку кишки, нарушая ее целостность. Личинки его живут, как сказано, в полости тела личинок бронзовок и майских жуков. Эти личинки жуков встречаются в земле, и свиньи поедают их, разрывая землю.

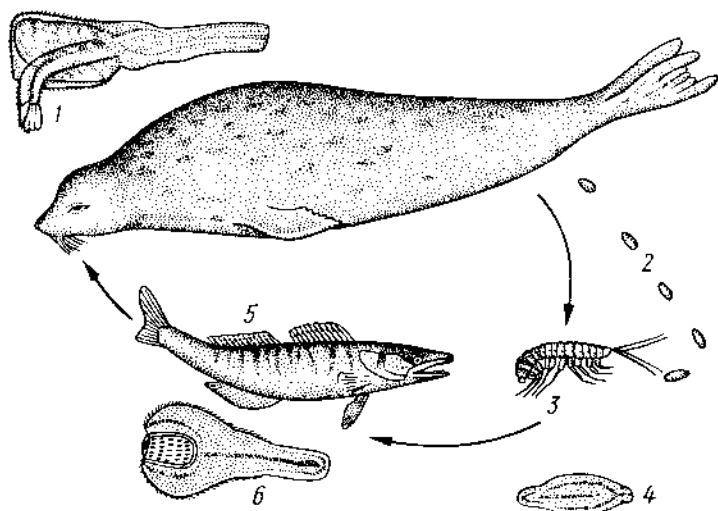


Рис. 209. Жизненный цикл скребня *Corynosoma strumosum* (по Догелю):

1 — взрослый скребень из кишечника тюленя, 2 — яйца скребня, вышедшие из кишечника зараженного тюленя в воду, 3 — рачок *Pontoporeia*, заглатывающий яйца скребня, 4 — личинка скребня в полости тела рачка, 5 — рыба, поедающая рачка, 6 — личинка скребня, инкапсулированная в полости тела рыбы. Тюлень заражается скребнями, поедая рыбу с личинками паразита

Некоторые виды скребней, например *Pomphorhynchus laevis*, вызывают серьезные кишечные заболевания пресноводных рыб. Иногда в кишечнике одного усача имеется около 300 скребней (рис. 210), что приводит к глубоким изъязвлениям стенки кишки. Скребни рода *Polymorphus* — паразиты уток — могут наносить серьезный ущерб птицеводству, так как нередко становятся причиной массовой гибели птиц, в особенности молодняка.

Филогения скребней. Относительно происхождения типа Acanthocephales нет единого мнения. Чаще скребней сближают с нематодами, указывая на цилиндрическую форму тела, сходство в строении гиподермы, присутствие у них первичной полости тела и раздельнополость. Однако сближение это не имеет достаточных оснований. Тело скребней становится цилиндрическим лишь после фиксации. В отличие от нематод гиподерма пронизана лакунами, имеются протонефридии, а половая система устроена принципиально иначе.

Существует и другая точка зрения, по которой скребней считают группой, близко родственной приапулидам. В молодом состоянии тело некоторых представителей класса Priapulida (с. 242) подразделяется на покрытую шипами голову (ее считают гомологом хоботка скребней), гладкую шейку, подобную основной части хоботка скребней, и туловище. Выделительными органами у приапулид служат протонефридии, при этом открывающиеся в половые протоки, подобно тому как это имеет место у скребней. Существенные черты различия между приапулидами и скребнями объясняют паразитическим образом жизни последних. Наконец, наиболее старая гипотеза сближает скребней с плоскими червями. В пользу этого говорит устройство хоботка, похожего на вооруженные венчиками крючьев сколексы цестод, отсутствие пищеварительной системы, органы выделения в виде протонефридиев и, наконец, усматриваемые некоторыми авторами следы ортогона в строении нервной системы скребней. Однако не следует забывать, что сходство в строении прикрепительных органов и отсутствие кишечника у скребней и цестод связано с их паразитическим образом жизни и скорее всего носит конвергентный характер. По-видимому, следует рассматривать скребней, как самостоятельный тип животных, связанных в своем происхождении с плоскими червями, к которым они все-таки наиболее близки. Вероятнее всего, это слепая ветвь эволюции плоских червей, развившаяся параллельно с типом Nematelminthes, но независимо от него и ушедшая в сторону узкой специализации, обусловленной паразитическим образом жизни.

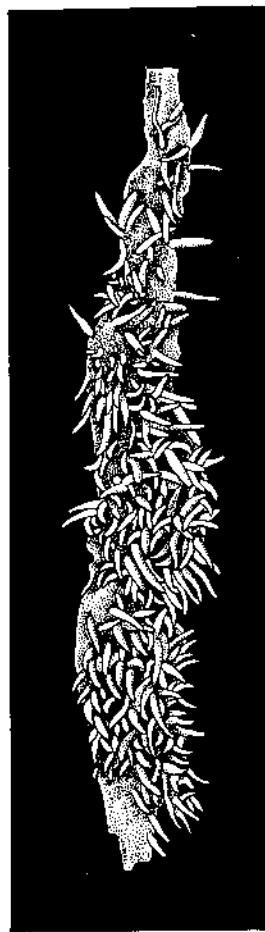


Рис. 210. Вскрытый участок кишечника рыбы (усач) с прикрепившимися к стенке кишки скребнями *Pomphorhynchus laevis* (по Раутеру)

ТИП КОЛЬЧАТЫЕ ЧЕРВИ (ANNELIDA)

Тип кольчатых червей, или кольцецов, охватывает значительное число видов (около 9000) высших червей, обладающих гораздо более сложной организацией, чем предыдущие типы. Главные признаки типа Annelida таковы:

1. Тело кольчатых червей слагается из головной лопасти (простомиума), сегментированного туловища и задней анальной лопасти (пигидия). На головной лопасти большей частью располагаются органы чувств.

2. Имеется хорошо развитый кожно-мускульный мешок.

3. Животные обладают вторичной полостью тела, или целомом; причем каждый сегмент имеет свою пару целомических мешков. Головная и анальная лопасти лишены целома.

4. Ротовое отверстие лежит на брюшной стороне первого сегмента туловища. Пищеварительная система, как правило, слагается из ротовой полости, глотки, средней кишки и задней кишки, открывающейся анальным отверстием на конце анальной лопасти.

5. У большинства кольцецов имеется хорошо развитая замкнутая кровеносная система.

6. Функция выделения выполняется сегментарными органами — нефридиями. Обычно в каждом сегменте имеется одна пара нефридиев.

7. Нервная система состоит из парного головного мозга, пары окологлоточных нервных стволов, огибающих глотку с боков и соединяющих мозг с брюшной частью нервной системы. Последняя состоит из пары более или менее сближенных, а иногда и слитых вместе продольных нервных тяжей, на которых в каждом сегменте располагаются парные ганглии (за исключением наиболее примитивных форм). У многих кольчатых червей имеются органы чувств — глаза, обонятельные ямки и различного рода щупальцевидные придатки.

8. Наиболее примитивные кольчатые черви раздельнополы; у части аннелид вторично появился гермафродитизм.

9. Дробление яйца идет по спиральному типу и имеет детерминативный характер.

10. У низших представителей типа развитие протекает с метаморфозом, типичная личинка — трохофора.

Тип кольцецов делится на два подтипа: Беспоясковые (Aclitellata) и Поясковые (Clitellata).

ПОДТИП I. БЕСПОЯСКОВЫЕ (ACLITELLATA)

Для Aclitellata характерны раздельнополость и очень простое строение полового аппарата. На туловище нет специальной поясковой зоны половых сегментов. Чрезвычайно характерен метаморфоз с мерцательной личинкой трохофорой. К подтипу относится один класс — Многощетинковые черви (Polychaeta).

КЛАСС I. МНОГОЩЕТИНКОВЫЕ (POLYCHAETA)

Многощетинковые — самый богатый представителями класс кольцецов (около 5300 видов), которые за единичными исключениями живут в морях. Многие из них ведут активный образ жизни, ползая по дну, роясь в грунте или плавая в толще воды; другие — сидячие животные, живут в защитных трубках. Немногие представители ведут паразитический образ жизни.

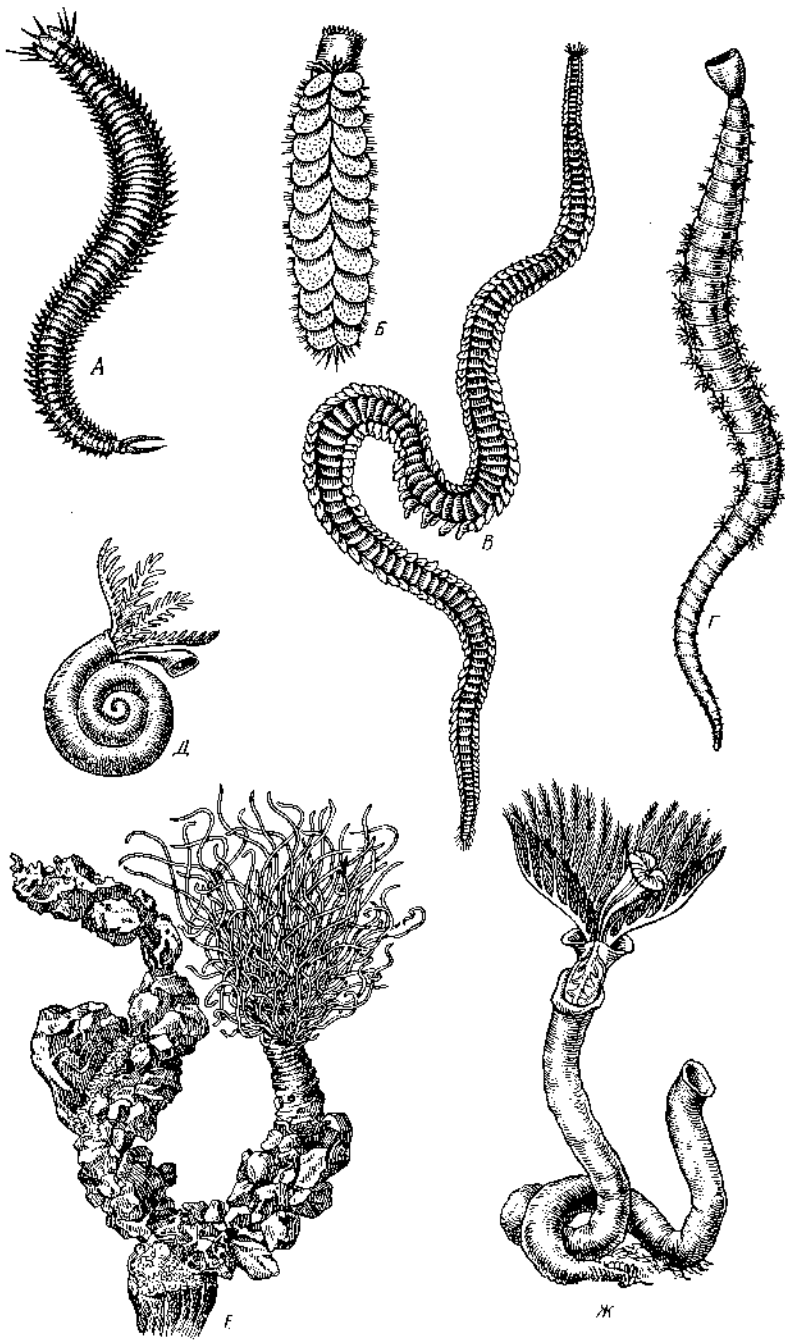


Рис. 211. Различные многощетинковые черви. А — *Nereis* (ползающая форма); Б — *Lepidonotus* (ползающая форма), видны чешуевидные элитры — видоизмененные спинные усики параподий и глотка, выдвинутая из ротового отверстия; В — *Phyllodoce* (ползающая форма); Г — пескожил *Arenicola* (роющая форма), в средней части тела видны кустистые жабры, на переднем конце выпяченная глотка; Д — *Spirorbis* (мелкая сидячая форма, обитающая в известковой спиральной трубке); Е — *Telepus* (сидячая форма, обитающая в органической трубке, укрепленной мелкими камешками), из трубки высунут передний конец животного, снабженный длинными щупальцами; Ж — *Serpula* (сидячая форма, живущая в известковой трубке), на переднем конце перистые «жабры» — видоизмененные пальпы и крыльечка, замыкающая вход в трубку, когда животное в нее прячется (А — из Ливанова, Б и Е — из Гаевской, В — из Матвеева, Г, Д и Ж — по Заксу)

Класс полихет характеризуется следующими признаками: чувствительные придатки головной лопасти хорошо развиты, в частности всегда имеется одна пара щупиков, или палъп, которые у сидячих полихет превращены в крону щупальцевидных придатков, часто называемых «жабрами». Каждый сегмент тела несет пару примитивных ножек — параподий, снабженных щетинками.

Строение и физиология. Форма тела вытянутая, лишь слегка сплюснутая в спинно-брюшном направлении или правильно цилиндрическая. Туловище состоит из различного числа (от 5 до 800) сегментов (рис. 211). По количеству сегментов различаются формы малосегментные, или олигомерные (*Dinophilus*, рис. 212; *Myzostomum* и их родичи), и формы многосегментные, или полимерные (большинство представителей *Polychaeta*). Передний, или предротовой, участок тела — простомий и задний, или анальная лопасть, — пигидий отличаются от сегментов туловища и являются особыми, не метамерными частями тела. Сегменты туловища в более простых случаях совершенно равноценны, или гомонимны, имеют одинаковый вид и содержат приблизительно одинаковые органы. Такая гомонимность есть признак примитивной организации и лучше всего выражена у свободноподвижных, бродячих форм. Гетеронимность, или разноценность сегментов в разных областях тела, проявляется резко всего у сидячих полихет

как следствие неодинаковых условий жизнедеятельности передней части тела, высовывающейся из трубки, и задней, всегда скрытой в глубине жилища.

Тело многощетниковых кольцецов, как правило, снабжено различными придатками, служащими отчасти для

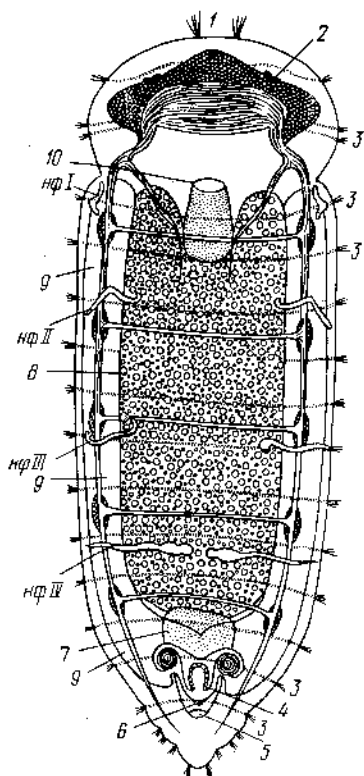


Рис. 212. Схема организации *Dinophilus* — олигомерного представителя *Polychaeta* (по Беклсмишеву):

1 — темная пластинка, 2 — глаз, 3 — венчики ресничек, 4 — сокоулитный орган, 5 — инус, 6 — половое отверстие, 7 — задняя кишка, 8 — кишечник, 9 — семенник, 10 — рот, нф I — нф IV — нефридии

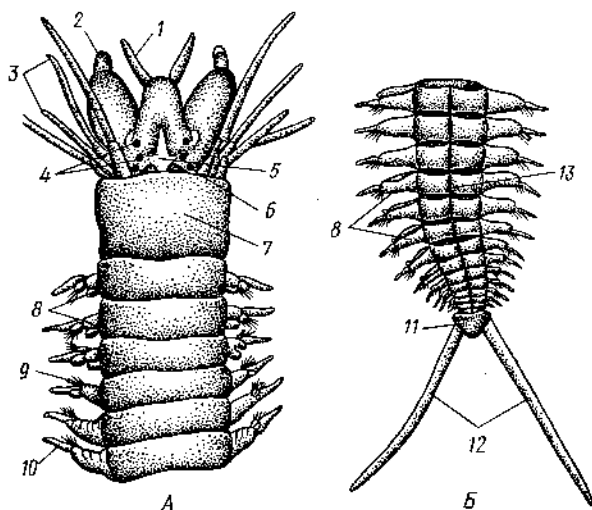


Рис. 213. Передний (А) и задний (Б) концы тела *Nereis pelagica* (по Иванову):

1 — щупальце (антенна), 2 — палец, 3 — перистомальные усики, 4 — глаза, 5 — простомий, 6 — обонятельная ямка, 7 — перистомий, 8 — параподий, 9 — щетинки, 10 — спинной усик, 11 — пигидий, 12 — анальные усики, 13 — просвечивающий спинной кровеносный сосуд

движения, частью органами чувств. Сильнее развиты придатки на головном отделе, где они имеют иной характер, чем на туловище. Головной отдел состоит из предротового участка — простомииума, или головной лопасти, и перистомииума, который несет ротовое отверстие и представляет первый сегмент, но часто является результатом слияния нескольких (2—3) передних сегментов (рис. 213). Процесс цефализации — включения одного или более туловищных сегментов в головной отдел — наблюдается не только у кольчатых, но и у членистоногих.

Наиболее постоянные и характерные придатки простомииума — паращупиков, или пальцы. Здесь же расположена пара или более органов осязания — щупалец (антенны), имеющих разнообразную величину и форму. На перистомииуме нередко в различном количестве развиваются усики, или цирры. Пальпы и антенны иннервируются головным мозгом, усики же — передним концом брюшной нервной цепочки.

Для туловища характерно присутствие парных боковых выростов — параподий (рис. 214). Это короткие, мускулистые и подвижные выросты тела, по сути дела первые, еще очень примитивные конечности, появляющиеся у беспозвоночных. Они расположены по бокам тела метамерно, по паре на каждый сегмент. Параподия состоит из базальной нерасчлененной части и двух ветвей: спинной (нотоподия) и брюшной (невроподия). От основания спинной и брюшной лопастей параподии отходит по тонкому щупальцевидному придатку — усика, имеющему обонятельное и осязательное значение. Каждая из ветвей параподии содержит пучок щетинок, торчащих из нес концами наружу. Щетинки тонки и эластичны и состоят из органического вещества, близкого к хитину. Основаниями своими щетинки каждого пучка лежат в мешковидном вмятинке стенки параподии. Каждая щетинка

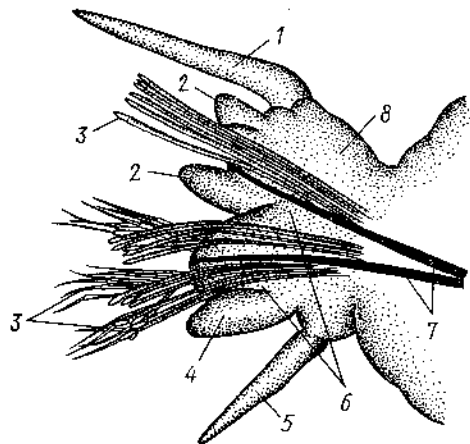


Рис. 214. Параподия *Nereis petagiosa* (по Иванову):

1 — спинной усик, 2 — лопасти спинной ветви параподии, 3 — щетинки, 4 — лопасти брюшной ветви параподии, 5 — брюшной усик, 6 — брюшная ветвь параподии, 7 — опорные щетинки, 8 — спинная ветвь параподии

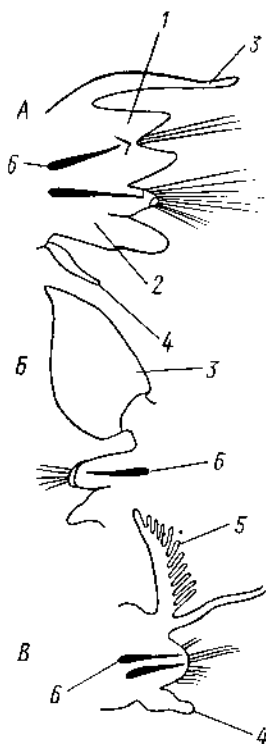


Рис. 215. Типы параподий. А — *Nereis*; Б — *Phyllodoce*; В — *Eunicia* (из Абрикосова и Левинсона):

1 — спинная ветвь, 2 — брюшная ветвь, 3 — спинной усик, 4 — брюшной усик, 5 — спинной усик, превратившийся в жабру, 6 — опорная щетинка

есть продукт выделения одной крупной эпителиальной клетки, залегающей на дне мешка. Нередко одна из щетинок каждого пучка отличается мощностью: это опорная щетинка; к ее основанию прикрепляются особые мышцы, приводящие в движение весь пучок. Движения параподий однообразны, они загребают спереди назад и, зацепляя щетинками за неровности субстрата, продвигают животное вперед. Форма и размеры параподий и щетинок, а также число последних сильно варьируют. Видоизменения, которым подвергаются параподии, у многих полихет выражаются большей частью в редукции спинной ветви, что ведет к образованию одноветвистых параподий (сем. *Hesionidae*, *Eunicidae* и др.; рис. 215). У ряда примитивных форм, например *Dinophilus*, выделяемых иногда в особый класс первичных кольчатых — *Archannelida*, параподии и щетинки отсутствуют. Лучше всего развиты и те и другие у свободноподвижных, или бродячих, полихет. У сидячих форм в связи с их образом жизни наблюдается частичная редукция параподий; параподии нередко формируются лишь в передней части тела, высовывающейся из трубки и способной к наиболее энергичным движениям. Напротив, в задней части тела параподии как бы сглаживаются, так что щетинки торчат наружу прямо из тела.

Тело *Polychaeta* одето однослойным кожным эпителием, который выделяет тонкую кутикулу. Эпителий местами может быть ресничным, особенно у некоторых наиболее примитивных форм. Так, у *Protodrilus* ресничками покрыта продольная полоса на брюшной стороне тела, а кроме того, каждый сегмент опоясан двойным венчиком ресничек: на головном участке один из венчиков лежит впереди рта, как у личинки кольчатых — трохофоры (с. 263). Часто эпителий содержит железистые клетки. У сидячих полихет выделения кожных желез могут затвердевать, образуя вокруг тела прозрачную, как бы роговую, или хитиновую,

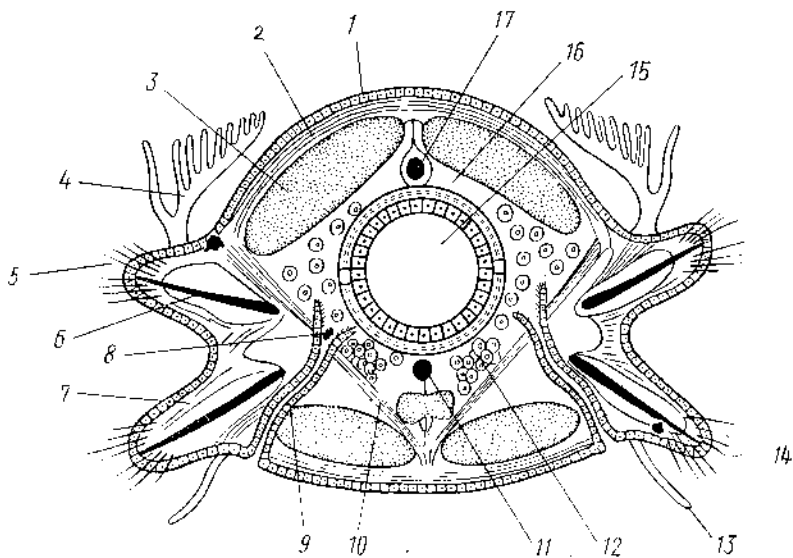


Рис. 216. Схема поперечного разреза многощетинкового червя (из Наталли):

1 — кожный эпителий, 2 — кольцевые мышцы, 3 — продольные мышцы, 4 — спинной усик, превратившийся в жабру, 5 — спинная ветвь параподии, 6 — опорная щетинка, 7 — мышцы параподий, 8 — воронка нефридия, 9 — канал нефридия, 10 — косая мышца, 11 — брюшной сосуд, 12 — яичник, 13 — брюшной усик параподии, 14 — брюшная ветвь параподии, 15 — кишечник, 16 — целом, 17 — спинной сосуд

трубочку. Часто червь прикрепляет к органической основе трубки посторонние частицы, например, песчинки, обломки раковин моллюсков, увеличивающие ее прочность (см. рис. 211, Е). Есть, наконец, формы, у которых органическая основа трубки пропитывается углекислой известью (сем. Serpulidae; см. рис. 211, Ж).

Под каждым эпителием находится хорошо развитый двухслойный мускульный мешок, состоящий из наружных кольцевых и внутренних продольных мышц (рис. 216). Продольная мускулатура у примитивных форм образует сплошной слой, у прочих же разбивается основаниями параподий на 4 продольные ленты: две из них лежат ближе к брюшной, две — ближе к спинной стороне.

Внутренняя сторона продольного слоя мышц выстлана однослойным перитонеальным эпителием мезодермального происхождения, под ним находится обширная вторичная полость тела, или целом (рис. 216, 217, Б).

Целом помещается между кишечником и стенкой тела, он не сплошной, а образован парными мешками, расположенными метамерно; целомические мешки отсутствуют в простомииуме и пигидиуме. Стенки целомических мешков, соприкасаясь над и под кишечником, образуют двухслойную продольную перегородку — брыжейку, или мезентерий, на которой кишечник подвешен к стенкам тела. Кроме того, на границе между

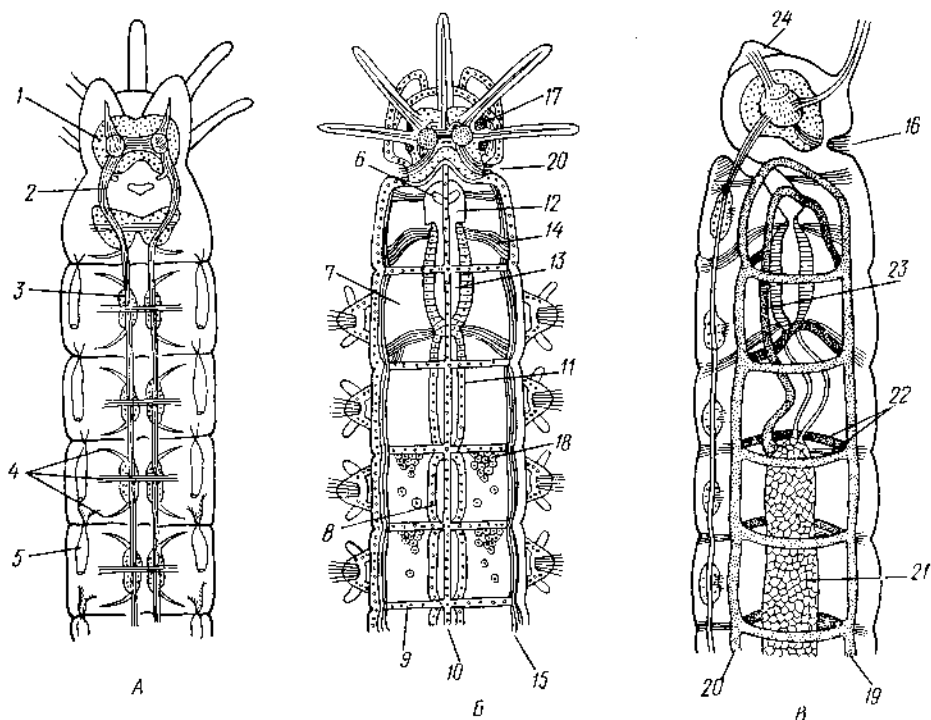


Рис. 217. Схема организации полихет. А — нервная система и нефридии с брюшной стороны; Б — кишечник и целом со спинной стороны; В — нервная система, кишечник и кровеносная система, вид сбоку (по Мейеру):

1 — головной мозг, 2 — окологлоточный коннектив, 3 — ганглий брюшной нервной лестницы, 4 — первый сегмент, 5 — нефридий, 6 — рот, 7 — целом, 8 — кишка, 9 — дисселимент, 10 — мезентерий, 11 — пищевод, 12 — ротовая полость, 13 — глотка, 14 — мускулы — ретракторы глотки, 15 — кольцевая и продольная мускулатура, 16 — обонятельный орган, 17 — глаз, 18 — яичник, 19 и 20 — спинной и брюшной кровеносные сосуды, 21 — селетение сосудов на кишечнике, 22 — кольцевой сосуд глотки, 23 — сосуд глотки, 24 — палец

сегментами стенки соседних целомических мешков образуют двухслойную поперечную перегородку — септу, или диссепимент, пересекающий полость тела. Септами целом делится на известное число поперечных участков, обычно соответствующих числу сегментов тела. Впрочем, в некоторых отделах тела септы могут иногда редуцироваться. Целом заполнен водянистой жидкостью, в которой плавают амебOIDные клетки.

Функции целома многообразны, прежде всего он имеет опорное значение. Целомическая жидкость, по составу близкая к воде, представляет практически несжимаемое тело; при сокращении кожно-мускульного мешка стенки тела давят на целомическую жидкость, и все тело приобретает значительную упругость (ригидность). При вытягивании тела, при его сокращении, рытье норок и других типах движения значительное количество целомической жидкости перегоняется из одних отделов тела в другие (это возможно при отсутствии диссепиментов в некоторых сегментах или при наличии в них отверстий). Другие функции целома — распределительная, выделительная и половая. В целом поступают питательные вещества из кишечника, которые затем распределяются в организм. В целом поступают и в нем накапливаются жидкие и твердые экскреты — продукты обмена веществ. Наконец, в целоме происходит созревание половых клеток — спермиев и яиц.

Пищеварительная система начинается ртом, который лежит на брюшной стороне перистомиума. Кишечник состоит из эктодермальной передней, энтодермальной средней и эктодермальной задней кишок. Последняя заканчивается на анальной лопасти порошицей (см. рис. 212). Передняя кишка нередко состоит из нескольких отделов. Передний из них — небольшая ротовая полость, за которой следует очень мускулистая глотка. У многих хищных видов бродячих полихет на внутренней стенке глотки кутикула местами сильно утолщается и образует острые хитиноподобные зубцы, или челюстные пластинки; зубцы при выворачивании глотки служат для схватывания добычи. У нехищных сидячих форм глотка развита слабо. Средняя кишка имеет обыкновенно вид прямой трубки, задняя кишка короткая. Бродячие полихеты — преимущественно хищники и питаются различными мелкими животными; сидячие питаются главным образом взвешенными в воде органическими частицами и мелкими организмами, причем у многих для собирания пищевых частиц и для подгона их ко рту служат сильно развитые перистые головные щупики (пальпы). Они же выполняют роль жабр.

Органы дыхания многощетинковых довольно разнообразны. Наиболее просто организованные представители дышат всей поверхностью тела подобно низшим червям. У большинства функцию дыхания принимают на себя известные участки параподий. Часто спинной усик превращается в жабру (см. рис. 215, В). Внутри ее заходят кровеносные сосуды, а через стенки растворенный в воде кислород поступает в кровь. Жабры имеют листовидную, перистую или кустистую форму и развиваются большей частью не на всем протяжении тела, а только на известном его участке.

Кровеносная система (см. рис. 217, В), как правило, состоит из двух главных продольных сосудов — спинного и брюшного. Один проходит вдоль всего тела над кишкой, другой — под ней, и оба залегают между двумя слоями спинного и брюшного мезентериев. Полость кровеносных сосудов представляет остатки первичной полости тела. Оба сосуда сообщаются многочисленными мелкими сосудами и лакунами, проходящими под перитонеальным эпителием кишки и кольцевыми сосудами, огибающими в стенке тела целом. Кольцевые сосуды расположены метамерно, иногда

по несколько в каждом сегменте. К ним относятся сосуды, идущие к жабрам и возвращающие кровь от жабр и от нефридиев, где кровь освобождается от продуктов распада. Главные сосуды и их ветви образуют в конце концов сеть тончайших капилляров. Последняя так густа, что, например, у пескожила (*Arenicola*) в лей насчитывается до 6000 ячеек на 1 мм². Кровеносная система замкнута, т. е. капилляры, несущие кровь от главных сосудов к тканям тела, переходят непосредственно в систему капилляров, возвращающих кровь к главным сосудам.

Движение крови по телу обуславливается тем, что стенки спинного сосуда, а иногда и некоторых других сокращаются и ритмически пульсируют. Общее направление тока крови в спинном сосуде идет сзади наперед, в брюшном — спереди назад. По окологлоточному сплетению сосудов кровь перегоняется из спинного сосуда в брюшной, по кольцевым сосудам движется из спинного сосуда в брюшной в передней части тела и в обратном направлении в задних сегментах.

Кровь нередко окрашена в красный цвет, например у пескожила (*Arenicola*), от присутствия в ней железосодержащего вещества, близкого к гемоглобину позвоночных. Разница лишь в том, что это вещество находится не в особых кровяных клетках, а растворено в жидкости крови. У некоторых сидячих полихет кровь зеленой окраски, зависящей от присутствия в ней хлорокруорина, по свойствам близкого к гемоглобину.

Среди многощетинковых есть небольшое количество представителей, например семейство *Glyceridae*, у которых кровеносная система подверглась редукции. В таких случаях функцию крови принимает на себя жидкость целома; иногда она розового оттенка от присутствия вещества, близкого к гемоглобину. Нет кровеносной системы и у всех олигомерных форм (*Dinophilus*, *Myzostomum* и др.).

Выделительная система полихет состоит из нефридиев. Обычно каждый сегмент туловища обладает одной парой выделительных каналов, поэтому нефридии также называют сегментарными органами (см. рис. 216; 217, А). Внутренний конец каждого нефридия находится в целомагической полости сегмента около его задней стенки, канал нефридия пронизывает диссепимент, проходит в полость следующего сегмента и затем открывается на боковой стороне тела наружу. Итак, каждый канал находится в двух сегментах, начинается в одном, но главной массой залегает в следующем.

Дальнейшие исследования показали, что нефридии многих полихет, несмотря на одинаковое положение, имеют различную природу. У ряда низших форм сегментарные органы представлены протонефридиями. В таких случаях на внутреннем конце выделительного канала сидит пучок тонких отростков, булавовидно вздутых на концах; концевой отдел канала как бы усажен пучком булавок, это особые жгутиковые клетки — соленоциты. Головка соленоцита представляет собой тело клетки с ядром; от клетки отходит длинный полый стебелек, или трубочка, открывающаяся в просвет главного канала протонефридия. От тела клетки в канале торчит бюющий жгутик (рис. 218), иногда вместо одного жгутика имеется пучок жгутов. Как видно, соленоциты могут быть легко приравнены к звездчатым клеткам протонефридиев, а жгутики — к мерцательному пламени.

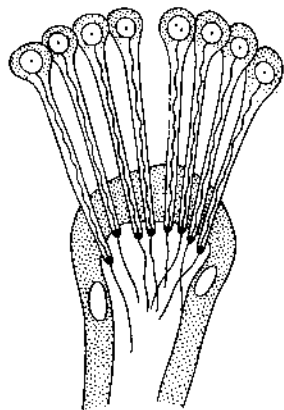


Рис. 218. Конец одной из ветвей протонефридия *Phylodoce* (по Гудричу)

Изучение солсноцитов с помощью электронного микроскопа показало, что они устроены совершенно сходно с терминальными клетками протонефридиев плоских червей. В обоих случаях стенка трубочки близ тела клетки имеет несколько десятков тончайших параллельных друг другу продольных щелевидных отверстий.

Функция солсноцита та же, что и у звездчатой клетки протонефридиев плоских червей, т. е. осморегуляция. Выделение продуктов обмена веществ происходит через стенки главного канала протонефридия.

У многих полихет вместо концевой пучка солсноцитов, который в данном случае атрофировался, появляется небольшое, усаженное ресничками отверстие, открывающееся в целом, нефридий превращается в метанефридий. Гомология метанефридиев протонефридиям подтверждается также развитием тех и других из эктодермы.

Однако дело осложняется тем, что у многих Polychaeta нефридии соединяются с половыми протоками. Исходной формой половых протоков у многощетинковых были, по-видимому, половые воронки, или целомодукты, — короткие каналы мезодермальной природы, открывающиеся одним концом наружу, другим (воронкой) в целом. У некоторых полихет произошло прирастание половых воронок к главному каналу имеющегося в каждом сегменте протонефридия; получились смешанные нефридии, или нефромиксии (рис. 219), причем канал и солсноциты их происходят от протонефридия, воронка же — от полового протока (рис. 219, В).

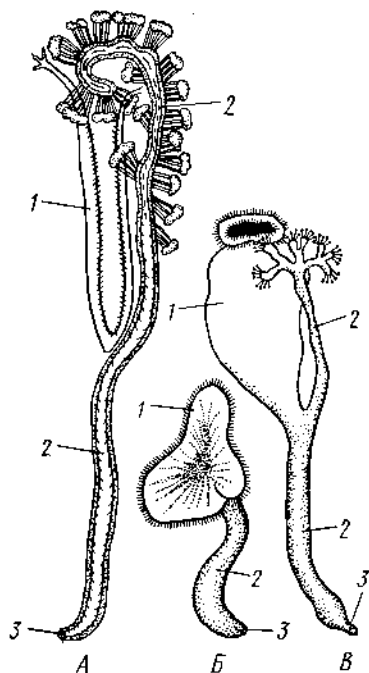


Рис. 219. Нефромиксии полихет. А — *Vanadis formosa*, протонефридий и лежащая рядом независимая от него половая воронка — целомодукт; Б — *Podarke latifrons* — половая воронка, сросшаяся с каналом метанефридия; В — *Alciopre contrainii* — протонефридий с приросшей к нему половой воронкой (по Гудричу):

1 — половая воронка, 2 — нефридиальный канал, 3 — наружное отверстие

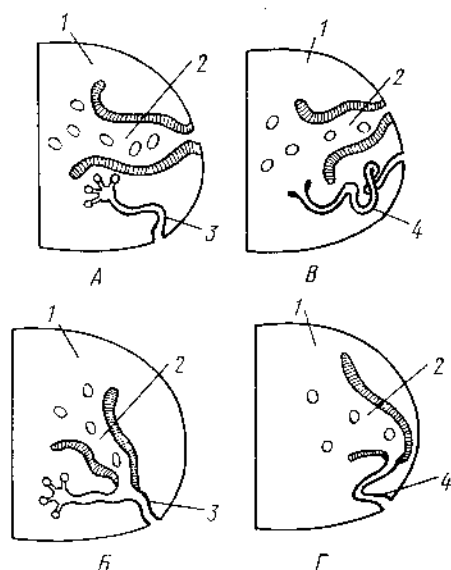


Рис. 220. Схема взаимоотношений между нефридиями и целомодуктами у полихет. А — гипотетическая ступень с самостоятельной половой воронкой и протонефридием; Б — нефромиксии Phyllodoceidae; В — Capitellidae, половая воронка и метанефридий; Г — нефромиксии большинства полихет (по Бриану):

1 — целом., 2 — половая воронка, 3 — протонефридий, 4 — метанефридий

В тех случаях, когда протонефридии уже превратились в метанефридии, дело может обстоять двояко: иногда половые протоки и метанефридии остаются обособленными; у части же полихет происходит слияние половой воронки с внутренним (отверстым) концом метанефридии. В результате получаются тоже нефромиксии, но несколько иного свойства, возникающие из слияния половых воронок не с протонефридиями, а с метанефридиями (рис. 219, Б; 220, Г). Нередко, особенно у сидячих *Polychaeta*, число выделительных каналов сокращается; они сохраняются всего в нескольких сегментах. Обычно, у сидячих полихет происходит физиологическая дифференциация нефромиксисов на чисто выделительные и служащие для выведения половых продуктов.

Кроме нефридисов есть другие образования, играющие выделительную роль. В некоторых местах, главным образом на стенках кровеносных сосудов, перитонеальный эпителий состоит из крупных клеток, содержащих множество желтых зерен, — это накапливающиеся в клетках неразстворимые продукты обмена веществ (гуанин или соли мочевой кислоты). Наполнившись экскретами, эти, как их называют, хлорогеничные клетки отмирают, а содержимое их поступает в целом и оттуда через нефридии — наружу.

Нервная система обнаруживает ряд ступеней усложнения. Типичная центральная нервная система (см. рис. 217, А) состоит из парных мозговых ганглиев, отходящих от них и огибающих глотку двух окологлоточных коннективов и парного брюшного первного ствола. Коннективами называются нервные стволы, соединяющие разноименные ганглии (надглоточные и подглоточные или ганглии двух соседних сегментов). Поперечные нервные стволы, связывающие ганглии одного сегмента, называются комиссурами.

У примитивных форм обе половины брюшного ствола еще широко расставлены и имеют равномерную обкладку из нервных клеток. Далее, у части *Polychaeta* правый и левый брюшные стволы начинают сближаться к срединной линии; в каждом сегменте на них появляется скопление ганглиозных клеток, и оба ганглия сообщаются поперечной перемычкой (комиссурой) — получается брюшная нервная система, метко названная нервной лестницей (см. рис. 212). У большинства полихет стволы сближаются еще больше, оба ганглия каждого сегмента сливаются, сами же стволы между ганглиями либо еще остаются разделенными, либо тоже сливаются, и тогда первичную парность брюшного ствола можно определить только на поперечных разрезах. Нервная система такого устройства называется брюшной нервной цепочкой.

Другое постепенное усложнение нервной системы заключается в ее погружении из кожного эпителия в полость тела. Во время эмбрионального развития нервная система закладывается в виде утолщения эктодермы. У некоторых *Polychaeta* брюшная нервная система и во взрослом состоянии остается в кожном эпителии, не меняя своего положения. У многих полихет нервные стволы уходят под кожу и даже под кожномускульный мешок, располагаясь в полости тела. В некоторых случаях, когда ряд сегментов сливается друг с другом (например, в области глотки), может происходить и соответственная концентрация нервных узлов.

От центральной нервной системы отходят многочисленные нервы. Головной мозг посылает от себя нервы к антеннам, пальцам и глазам, а каждый ганглий брюшной нервной цепочки иннервирует различные органы соответствующего сегмента.

Органы чувств лучше всего развиты у бродячих полихет. Кроме эпителиальных чувствительных клеток, рассеянных в коже, есть специальные

органы осязания и химического чувства. Таковыми служат антенны, пальпы, ресничные ямки, располагающиеся на простомиуме, и чувствительные усики параподий.

Органы чувства равновесия редки, однако у некоторых полихет, особенно у сидячих, в передних сегментах тела имеется от 1 до 5 и более пар статоцистов.

Органы зрения имеются почти у всех многощетинковых. Чаще всего глаза расположены на спинной стороне простомиума в числе 2 или 4 и иннервируются от средней части головного мозга.

Эти надмозговые глаза в наиболее простом случае представляют бокаловидное впячивание эктодермы с суженным отверстием. Выстилающий такую глазную ямку эпителий играет роль сетчатки, а по краям впячивания переходит в обыкновенный кожный эпителий. Сетчатка слагается из клеток двух сортов. Одни из них светочувствительны, и они-то, собственно, и являются настоящими ретинальными клетками. Каждая такая клетка на конце, обращенном в полость впячивания, несет светочувствительную палочку, а на другом конце продолжается в первое волокно. Нередко, особенно у планктонных форм, например у *Alciopre* (рис. 221), глаз сильно усложняется: обособляется от кожи, превращаясь в замкнутый глазной пузырь, а внутри него дифференцируется, кроме двояковыпуклого хрусталика, еще прозрачное стекловидное тело. Все описанные глаза необращенного, или неин-

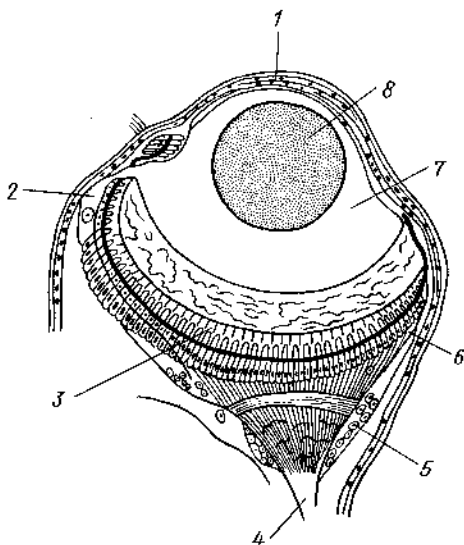


Рис. 221. Глаз полихеты *Alciopre* (из Ливанова):

1 — роговица, 2 — клетка, выделяющая стекловидное тело, 3 — светочувствительные палочки, 4 — зрительный нерв, 5 — зрительный ганглий, 6 — сетчатка, 7 — стекловидное тело, 8 — хрусталик

вертированного, типа. Но помимо надмозговых глаз или (при их редукции) вместо них у полихет нередко развиваются глаза на других частях тела, притом обладающие иным строением. Так, у многих сидячих форм, живущих в трубках, развиваются многочисленные глаза на пальпах, превращенных в жабры. У некоторых мелких форм (*Amphicora* и др.), ползающих задним концом вперед, развиваются глазки возле порошницы. Эти «вторичные» глаза различного строения.

Половая система устроена крайне просто. Многощетинковые кольчецы раздельнополы, наружных отличий между полами нет. Половые железы формируются во всех (кроме передних и самых задних) или лишь в некоторых плодущих сегментах под слоем перитонеального эпителия. Чаще всего у основания параподий или по соседству с нефридиями половые клетки усиленно делятся и образуют на стенке целома местное набухание или половую железу (см. рис. 216; 217, Б). Развивающиеся гонады сначала прикрыты тонким слоем перитонеального эпителия, который впоследствии лопается, и образующиеся половые клетки попадают в целом, где они свободно плавают в полостной жидкости и достигают полной зрелости. У некоторых *Polychaeta* никаких половых протоков нет, так что живчики или яйца выводятся наружу просто через раз-

рыв стенки тела. У очень немногих полихет (сем. Capitellidae) имеются самостоятельные половые воронки с короткими выводными каналами, открывающимися наружу (см. рис. 220, B). Наконец, в большинстве случаев эти воронки, как сказано, вступают в сообщение с нефридиями, и тогда нефридии несут двойную функцию — выделение экскретов и выведение наружу половых продуктов. Оплодотворение обыкновенно наружное.

Нередко у полихет в тесной связи с половым размножением находится бесполое, приуроченное к периоду созревания половых продуктов. Переходом к этому размножению можно считать так называемые эпитокные формы многощетинковых. Обычно наступление половой зрелости не отражается на организации червя. Иногда, однако, плодущие сегменты претерпевают сильную модификацию и в виде так называемой эпитокной части резко отличаются от остального атокного участка животного. Чаще всего эпитокной становится задняя половина червя. Изменения эпитокного участка сказываются в более сильном развитии параподий и щетинок, в сильной рудиментации кишечника, изменении окраски и т. д. Эпитокные половозрелые стадии некоторых представителей семейств Nereidae, Eunicidae и других поднимаются со дна и при помощи мощных веслообразных параподий свободно плавают, приступая к половому размножению. Таков знаменитый палоло Тихого океана, который периодически в несметном количестве поднимается со дна и роится в поверхностных слоях воды, представляя в это время лакомую пищу для туземцев (*Eunice viridis*; рис. 222). У других видов задняя половина тела отрывается от передней, регенерирует на месте разрыва новую голову и, обладая более мощными параподиями, уплывает. Бесполовая половина остается на прежнем месте и регенерирует задние сегменты.

У *Autolytus* (рис. 223, A), *Myrianida* и некоторых др. эпитокная половина может еще до отделения от атокной образовать голову, а бесполовая — начать регенерацию задних сегментов: животное имеет вид двух особей разного строения, соединенных зоной регенерации. Иногда, наконец, еще до отделения первого сформировавшегося полового индивида впереди него за счет зоны регенерации образуется вторая, третья и т. д. до 30 половых особей, расположенных в один ряд (рис. 223, A); получается временная цепочка особей (*Autolytus* и некоторые другие). Затем половые особи отделяются и уплывают (рис. 223, B, B).

Развитие. Дробление яйца полное. Сначала двумя последовательными меридиональными делениями яйцо раскалывается на 4 приблизительно одинаковых бластомера: A, B, C и D, причем B отвечает будущей брюшной, а D — будущей спинной стороне зародыша. Затем эти 4 клетки делятся наклонной бороздой на 4 мелкие верхние (анимальные) и 4 нижние крупные (вегетативные) клетки. Получается, как говорят, квартет микромеров и квартет макромеров (рис. 224). Микромеры, смотря по их происхождению от того или иного макромера, обозначают как 1a, 1b, 1c

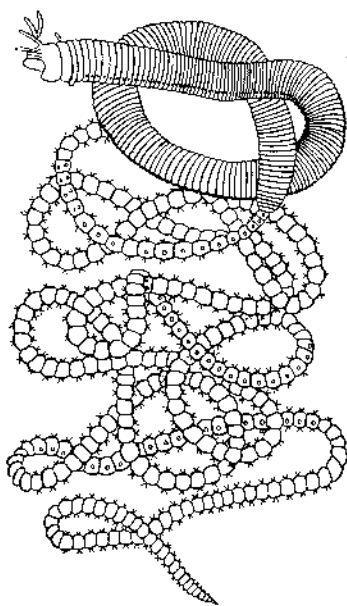


Рис. 222. Тихоокеанский палоло *Eunice viridis* (из Фаусека). Передний, более толстый отдел тела, — атокный, задний, более тонкий, — эпитокный

и 1d (рис. 224), макромеры — 1A — 1D. Дальнейшее дробление состоит в последовательном отделении от макромеров по направлению к анимальному полюсу вслед за первым еще 2-го, 3-го и 4-го квартетов микромеров, при отделении каждого нового квартета клетки ранее образовавшихся квартетов тоже делятся.

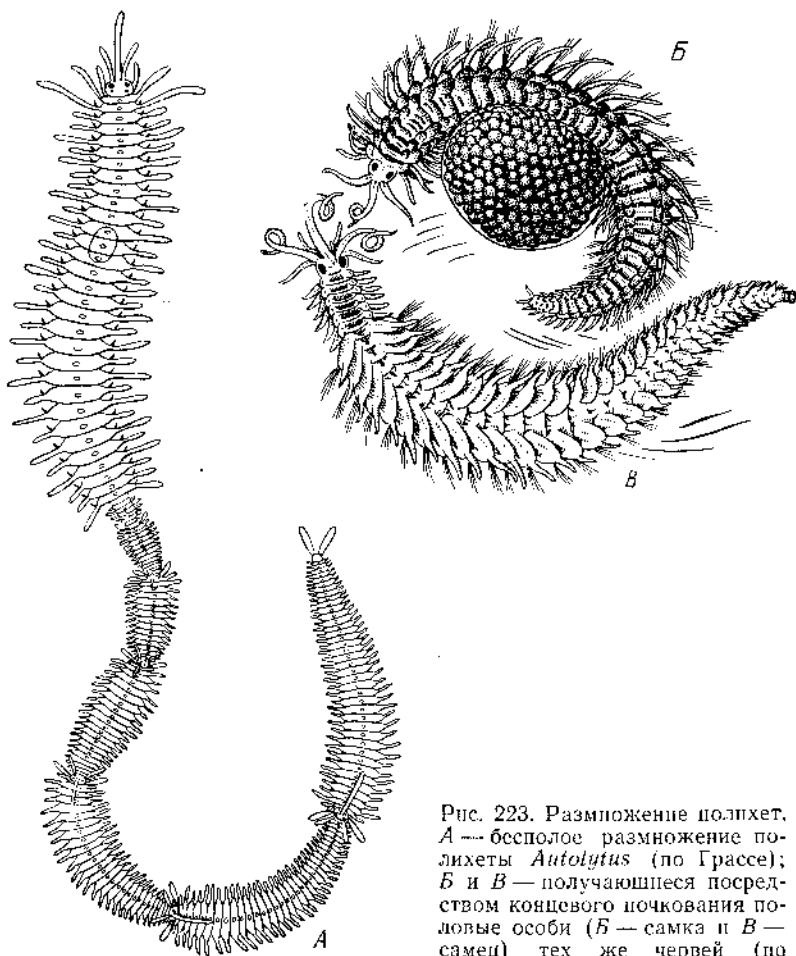


Рис. 223. Размножение полихет. А — бесполое размножение полихеты *Autolytus* (по Грассе); Б и В — получающиеся посредством конечного почкования половые особи (Б — самка и В — самец) тех же червей (по Свешникову)

Важная особенность отделения микромеров заключается в изменении направления веретена деления: анимальный конец его отклоняется то по ходу часовой стрелки, то против нее, если наблюдение вести с анимального полюса яйца. Если при образовании 1-го квартета ядерные верстета в blastomeres наклонены в одну сторону, то при отделении 2-го квартета все они оказываются отклоненными в другую, и т. д. Вследствие этого верхние продукты деления ложатся каждый раз не прямо над нижними, а несколько чередуясь с ними, как бы в шахматном порядке. Например, микромер 1a лежит не целиком над макромером 1A, но отчасти налегает и на соседний макромер 1B. Такое дробление называется спиральным, так как если во время деления микромера мысленно продолжить ось ядерного веретена по сферической поверхности яйца, то получится спиральная линия.

Уже на ранних стадиях дальнейшее развитие каждого бластомера точно определено. В общем, первые 3 квартета микромеров идут на образование эктодермы личинки, один из микромеров 4-го квартета — потомок клетки *D*, обозначае-

мый *4d*, производит целомическую мезодерму, а остальные микромеры 4-го квартета и все макромеры дают энтодерму. Ввиду такого раннего определения дальнейшего развития бластомеров дробление колец называется детерминативным. В результате дробления получается шаровидная бластула, из которой посредством погружения внутрь blastocoela группы крупных энтодермальных клеток происходит гастрюла. Blastopore гастрюлы помещается на ее вегетативном полюсе. Затем blastopore вытягивается по одной из сторон гастрюлы (будущей брюшной) к ее экватору, а сзади замыкается. Его передняя часть превращается в ротовое отверстие. На нижнем полюсе зародыша образуется порошица. Постепенно зародыш превращается в характерную для полихет личинку — трохофору.

Трохофора (рис. 225, А) — типичная планктонная личинка, плавающая при помощи ресничек. Тело ее имеет более или менее шаровидную или эллиптическую форму. На переднем (анимальном) полюсе личинки развивается чувствительный теменной султан длинных ресниц, сидящих на группе энтодермальных клеток — теменной пластинке. По экватору личинки впереди рта расположен характерный предротовой венчик ресничек — прототрох. Иногда позади рта развит менее мощный послеротовой венчик. Кишечник начинается ртом посредине брюшной стороны личинки и заканчивается порошицей на ее заднем полюсе и состоит из трех отделов, причем передняя и задняя кишка образуются влчпчиванием эктодермы, а средняя кишка формируется из энтодермы. Между кишечником и стенкой тела находится первичная полость тела, пересекаемая тонкими мышечными волокнами. По бокам кишечника лежит пара маленьких протонефридиев.

Мезодермальные органы личинки (главным образом мускульные волокна) развиваются из нескольких клеток, лежащих у краев blastopore и называемых мезенхимой. Другой мезодермальный зачаток представлен двумя крупными мезодермальными клетками — первичными мезобластами (иногда их называют телобластами) — потомками бластомера *4d*, лежащими по бокам от кишечника.

После некоторого периода планктонной жизни трохофоры начинается ее метаморфоз. Заднее (вегетативное) полушарие личинки значитель-

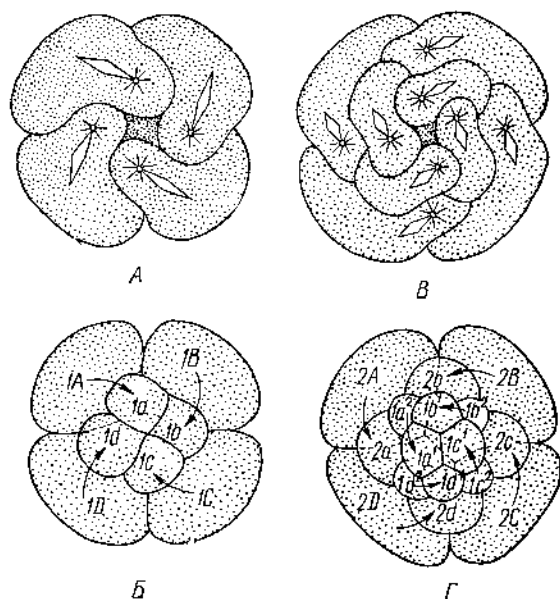


Рис. 224. Схема спирального дробления. Вид с верхнего полюса зародыша. А — переход от четырех- к восьмиклеточной стадии; Б — стадия восьми клеток; В — переход к стадии 16 клеток; Г — зародыш на стадии 16 клеток (из Зивинга)

но вырастает в длину и подразделяется сразу на несколько (3, 7, 9—13) сегментов. На сегментах развиваются параподии и щетинки или появляются ресничные пояски. К этому времени обе первичные мезодермальные клетки, усиленно размножаясь, дают два лежащих по бокам от кишечника клеточных тяжа — мезодермальные полосы (рис. 225, Б). Вско-

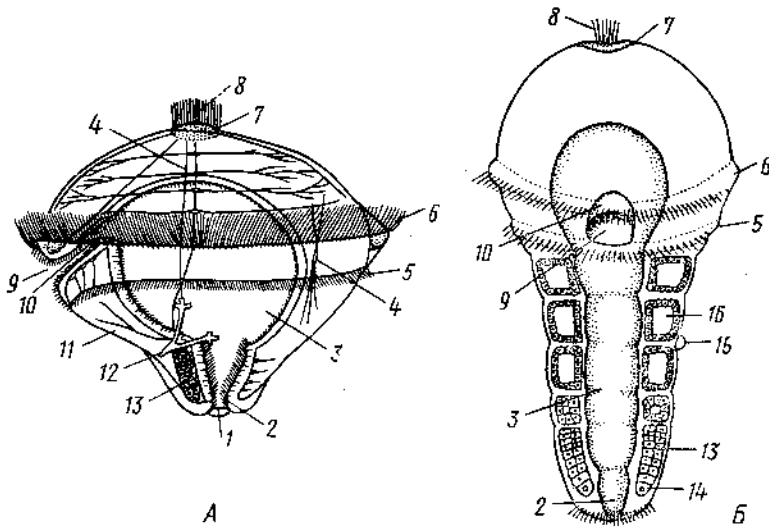


Рис. 225. Развитие *Polygordius*. А — трохофора, вид сбоку (по Гатчеку);
Б — метаморфоз трохофоры (по Вурмбаху):

1 — анус, 2 — задняя кишка, 3 — средняя кишка, 4 — мышцы, 5 — послеротовой и 6 — предротовой венчик ресничек (прототрох), 7 — темная пластинка, 8 — темной султан, 9 — рот, 10 — передняя кишка, 11 — нижнее полушарие трохофоры, 12 — протонефридий, 13 — мезодермальная полоска, 14 — мезобласт, 15 — дивергент, 16 — целом

ре под влиянием наружной сегментации мезодермальные полосы расчлениваются на парные группы клеток, так что в каждом сегменте оказывается своя пара мезодермальных клеточных зачатков. Последние сначала компактны, затем в них появляется полость — зачаток вторичной полости тела, а ограничивающая ее клеточная стенка есть стенка целомического мешка. В каждом сегменте, таким образом, развивается пара целомических мешков. В процессе метаморфоза часть клеток темной пластинки трохофоры погружается под покровы и образует головной мозг. На брюшной стороне в виде парного валика эктодермы закладываются брюшные нервные стволы. В дальнейшем они вступают в связь с головным мозгом при помощи окологлоточных коннективов. Из эктодермы развиваются и органы чувств — глаза, пальпы.

Так, из несегментированной, первичнополостной трохофоры формируется следующая личиночная стадия — метатрохофора (рис. 226), характеризующаяся сегментацией и метамерным целомом. Тело сформированной метатрохофоры состоит из головной лопасти (простомнума), нескольких сегментов и маленькой анальной лопасти (пигиднума) с порошицей на конце. Головная лопасть представляет собой почти неизменившееся переднее предротовое полушарие трохофоры, а анальная лопасть — самый нижний участок трохофоры, лежащий позади уровня первичных мезодермальных клеток. Таким образом, оба отдела метатрохофоры по природе резко отличны от сегментов туловища. Существенная

особенность сегментов метатрохофоры заключается в том, что все они возникают одновременно.

Метатрохофора некоторое время плавает или ведет донный образ жизни, не меняясь существенно, а затем испытывает дальнейший метаморфоз. На переднем крае анальной лопасти образуется зона роста, клетки которой непрерывно размножаются. Область, лежащая впереди нее, состоит из быстро растущих, еще не дифференцированных тканей. В этой зоне формируются новые сегменты и последовательно один за другим отделяются по направлению кпереди (рис. 227). Процесс продолжается до тех пор, пока не образуется столько сегментов, сколько их у взрослого червя. Иногда первичные мезодермальные клетки сохраняются в зоне роста и дают начало мезодермальным полостям.

Чаще, однако, эти клетки целиком расходятся на образование целомической мезодермы метатрохофоры, и мезодермальные полоски образуются за счет размножения эктодермальных клеток зоны роста. От мезодермальных полосок последовательно отделяются парные зачатки целомических мешков (рис. 227). Каждый вновь образующийся сегмент получает свою пару таких зачатков, из которых развиваются его целомические мешки, разрастающиеся по бокам кишечника сверху и книзу, постепенно вытесняя собой первичную полость тела. Наконец, правый и левый мешки в каждом сегменте встречаются над и под кишкой по спинной и брюшной линиям, а следующие друг за другом пары мешков тоже соприкасаются своими передними и задними стенками

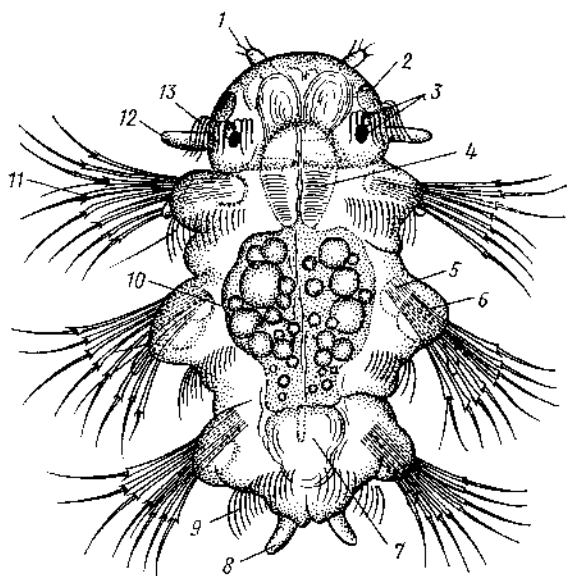


Рис. 226. Метатрохофора *Nereis pelagica* (по Рунштруму):

1 — хвостовые, 2 — пигментная клетка, 3 — глаза, 4 — глотка, 5 — щетинконосный мешочек пароподия, 6 — пароподия, 7 — задняя кишка, 8 — анальный усик, 9 — респираторный пояс, 10 — средняя кишка, 11 — щетинки, 12 — пальп, 13 — прототрох

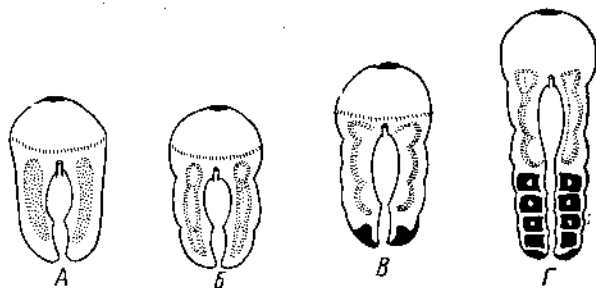


Рис. 227. Схема соотношений между мезодермой ларвальных и постларвальных сегментов при развитии Polychaeta (по П. Иванову). А — превращение трохофоры в метатрохофору, мезодермальные полоски не сегментированы; Б — метатрохофора с тремя ларвальными сегментами, мезодермальные полоски сегментированы; В — появление на заднем конце тела эктодермальной зоны роста; Г — образование постларвальных сегментов из зоны роста (зона роста и целомические мешки постларвальных сегментов зачернены)

(рис. 228). Наружным кожно-мышечным листком мешки подстилают эктодерму, а внутренним граничат с кишечником. В результате описанного процесса первичная полость тела личинки замещается целомом. За счет соприкасающихся стенок целомических мешков над и под кишкой образуется спинная и брюшная брыжейки, а на месте соприкосно-

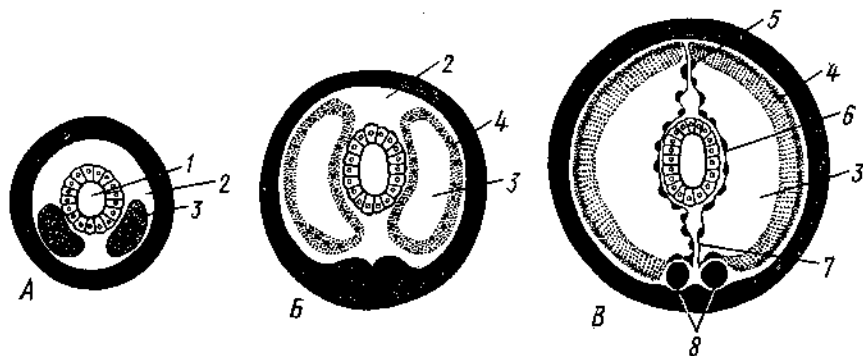


Рис. 228. Развитие целома у кольчатых червей. А—В — поперечные разрезы трех последовательных стадий развития сегмента (из Матвеева):

1 — кишка, 2 — первичная полость тела, 3 — целом, 4 — наружная стенка целомического мешка, 5 — спинной мезентерий, 6 — внутренняя стенка целомического мешка, 7 — брюшной мезентерий, 8 — брюшные нервные стволы

вения следующих друг за другом пар мешков — поперечные септы между полостями отдельных сегментов — диссепименты. Продольные кровеносные сосуды — спинной и брюшной — образуются за счет оставшихся участков первичной полости тела внутри брыжеек (между двумя слоями перитонеального эпителия).

Производные мезодермы таковы: из кожно-мышечного листка целомических мешков происходит мускулатура тела, из кишечно-мышечного — мускулатура кишечника. Кроме того, за счет стенок мешков формируются перитонеальный эпителий и половые воронки (целомодукты).

На каждом сегменте развиваются параподии, а внутри него формируются соответствующие участки брюшных нервных стволов, брюшные ганглии, органы выделения и т. п.

Важным для понимания организации кольчатых червей, так же как и других типов, берущих от них начало, является двойственность сегментов, входящих в состав тела этих животных. Мы видим, что в процессе метаморфоза сперва образуются сегменты метатрохофоры, затем формируются все остальные (см. рис. 227). Это явление было открыто крупнейшим советским эмбриологом П. П. Ивановым, разработавшим стройную теорию двойственного происхождения метамерии, имеющую большое значение для понимания эволюции всех сегментированных животных. Немногочисленные сегменты метатрохофоры названы П. П. Ивановым ларвальными (т. е. личиночными) в отличие от образующихся позднее постларвальных сегментов. Ларвальные сегменты характеризуются рядом существенных особенностей: образуются одновременно, причем сегментация начинается с наружных органов, отсутствуют половые железы и половые воронки, а иногда отсутствует и метамерность целома. Напротив, при образовании постларвальных сегментов из зоны роста прежде всего сегментируется мезодерма, образуются кровеносная система, половые железы и половые воронки.

Таким образом, тело взрослого полимерного червя состоит из следующих различных по происхождению отделов: 1) головной лопасти, или простомиума, представляющего видоизмененное переднее полушарие трохофоры; 2) нескольких ларвальных сегментов; 3) многочисленных постларвальных сегментов и 4) анальной лопасти, или пигидиума, происходящей из самого заднего участка трохофорной личинки.

Олигомерные кольцецы (*Dinophilus*, *Myzostomum* и др.) в составе туловища имеют только ларвальные сегменты. Поэтому они во многих отношениях напоминают личинку — метатрохофору.

Итак, важнейшие черты развития полихет заключаются в спиральном, детерминативном типе дробления, в образовании личинки трохофоры и в закладке мезодермы путем отделения двух мезодермальных полосок от двух мезобластов — первичных мезодермальных клеток; эти клетки называют телобластами, соответственно и данный способ закладки мезодермы именуется телобластическим.

Экология. К классу Polychaeta принадлежит около 5300 видов, главным образом морских. Только немногие представители встречаются в пресноводных бассейнах, например в Байкале (*Manayunkia*).

Большинство многощетинковых ведет донный образ жизни, встречаясь главным образом в прибрежной полосе. Многие из них спускаются, однако, глубже 1000 м, а некоторые были найдены даже на глубине 8000 м. Сравнительно немногие виды ведут свободноплавающий образ жизни в планктоне (сем. Alciopidae и др.) и, подобно многим другим планктонным животным, отличаются стекловидной прозрачностью тела. Донные многощетинковые большей частью ползают по дну, среди водорослей, но многие из них ведут роющий образ жизни, проделывая в песке или в иле длинные норы; таков крупный морской червь пескожил — *Arenicola* (см. рис. 211, Г) и др. Особую биологическую группу составляют сидячие полихеты, выделяющие вокруг себя защитные трубки, из которых высовывается лишь передний конец червя.

Размеры представителей класса Polychaeta колеблются в пределах от нескольких миллиметров до 3 м (*Eunice gigantea*).

Палеонтология. Ископаемые остатки полихет немногочисленны. Чаще всего сохраняются трубки сидячих форм, известные еще с докембрия. От бродячих полихет остаются отпечатки щетинок и челюстей, как, например, у *Eunicites* из литографского сланца Баварии.

Практическое значение. Некоторые тропические формы вроде упомянутого выше палоло — *Eunice viridis* (см. рис. 222) употребляются человеком в пищу. Отдельные виды используются в качестве наживки при ловле рыбы, например пескожил (*Arenicola marina*; см. рис. 211, Г). Донные формы многощетинковых червей в больших количествах поедаются промысловыми рыбами, камчатским крабом и другими животными. В настоящее время основу пищевого рациона осетровых рыб Каспийского моря составляют *Nereis diversicolor* — донный многощетинковый червь, который отсутствовал в Каспии, но в 1939 и 1940 гг. был переселен туда из Азовского моря. Исследования, связанные с этим успешным переселением ценного кормового объекта, были осуществлены под руководством крупнейшего советского гидробиолога академика Л. А. Зенкевича.

Классификация. Класс Polychaeta делится на два подкласса: бродячие (Errantia) и сидячие (Sedentaria).

ПОДКЛАСС I. БРОДЯЧИЕ (ERRANTIA)

Головная лопасть хорошо развита, сегменты более или менее гомонны. Параподии хорошо развиты на всем протяжении тела, часто снабжены жабрами. Нефридии имеют метамерное расположение. В большинстве — свободноподвижные хищники. Представители: *Aphrodite*, или «морская мышь», густо покрытая длинными щетинками, *Lepidonotus* (см. рис. 211, Б), у которого тело покрыто двумя рядами пластинок — элитр, представляющих видоизмененные усики параподий, *Alcioppe vanadis* — планктонные прозрачные полихеты с сильно развитыми глазами, *Nereis* (см. рис. 211, А) — обыкновенная форма, обладающая эпитокной половозрелой стадией.

С подклассом Errantia, по-видимому, связана небольшая группа Myzostomida, которую можно считать одним из отрядов бродячих полихет. Это сильно укороченные и уплощенные животные всего с пятью парами слабо развитых параподий. Myzostomida паразитируют на или внутри иглокожих, главным образом на морских лилиях.

К подклассу Errantia относятся и роющиеся в грунте *Polygordius*, *Protodrilus* и другие близкие к ним формы, а также олигомерный *Dinophilus* (см. рис. 212). Иногда на основании очень большой примитивности организации их выделяют в самостоятельный класс первичных кольцевых (Archannelida).

ПОДКЛАСС II. СИДЯЧИЕ (SEDENTARIA)

Головная лопасть слабо развита или редуцирована. Тело часто поделено на несколько гетерономных отделов, параподии развиты слабо, жабры ограничиваются лишь известным участком тела, чаще всего головным. Нефридии развиты далеко не во всех сегментах. Живут обыкновенно внутри трубок, постоянных или временных. Представители: *Chaetopterus* — тело гетерономно расчлененное, обладает способностью ярко светиться в темноте, *Arenicola* (см. рис. 211, Г) — пескожил, достигающий в длину свыше 30 см, делает норки в песке, *Serpula* и *Spirorbis* (см. рис. 211, Д, Ж) — обладают сильно разветвленными пальпами и живут в известковой трубке, вход в которую животное может закрывать особой крышечкой, представляющей видоизмененное щупальце.

ПОДТИП II. ПОЯСКОВЫЕ (CLITELLATA)

Для представителей подтипа Clitellata характерен гермафродитизм. Гонады утрачивают метамерное расположение. Имеется поясковая зона (clitellum). Развитие прямое. К подтипу относятся два класса: Малощетинковые (Oligochaeta) и Пиявки (Hirudinea).

КЛАСС I. МАЛОЩЕТИНКОВЫЕ (OLIGOSCHAETA)

Полимерные кольчатые черви, обладающие основными чертами типа Annelida, но с редуцированными пальпами, параподиями и жабрами. Щетинки параподий сохраняются, хотя и в ограниченном числе. Гермафродиты. Половая система сосредоточена в немногих сегментах передней части тела. Имеются независимые от метанефридиев половые воронки. Живут в пресных водах или в почве. Насчитывается 3400 видов.

Строение и физиология. Тело олигохет сильно вытянуто, более или менее цилиндрическое. Мелкие формы малощетинковых едва достигают

0,5 мм, наиболее крупный представитель — земляной червь (*Megascolides australis*) длиной до 3 м. На переднем конце находится небольшая подвижная головная лопасть (простомий), лишенная глаз, антенн и пальп (рис. 229). Сегменты туловища внешне одинаковы, число их обычно велико (от 30—40 до 600), в редких случаях сегментов мало (7—9). Каждый сегмент, кроме самого переднего, несущего ротовое отверстие, снабжен маленькими щетинками, торчащими непосредственно из стенки тела. Это последние остатки исчезнувших пароподий, обычно расположенные четырьмя пучками — парой боковых и парой брюшных. Число щетинок в пучке варьирует. На конце тела находится небольшая анальная лопасть (пигидий) с порошицей.

Кожный эпителий, образующий на поверхности тонкую эластичную кутикулу, богат слизистыми железистыми клетками. Особенно многочисленны слизистые и белковые одноклеточные железы в области пояса, который в период размножения червей ясно виден. Под эпителием лежат хорошо развитые слои кожно-мышечного мешка — наружный кольцевой и более мощный внутренний продольный. Обширный целом поделен хорошо развитыми диссепиментами и брюшным мезентерием, спинной мезентерий отсутствует (рис. 230).

Пищеварительная система состоит из ряда хорошо дифференцированных отделов — глотки, пищевода (иногда также зоба) и мышечного желудка, средней и задней кишки (рис. 231). У дождевых червей в пищевод впадают три пары особых известковых желез. Они густо пронизаны кровеносными сосудами и служат для удаления карбонатов, накапливающегося в крови. Излишки известки поступают из желез в пищевод и служат для нейтрализации гуминовых кислот, содержащихся в поедаемых червями гниющих листьях. Спинная стенка средней кишки образует продольное желобовидное выпячивание внутрь просвета кишечника, или тифлозоль; развитие тифлозоля увеличивает всасывательную поверхность кишки (см. рис. 230).

Кровеносная система (рис. 231) устроена по тому же типу, что и у многощетинковых червей. Помимо пульсации спинного кровеносного сосуда кровообращение поддерживается сокращениями некоторых кольцевых сосудов в передней части тела, называемых поэтому боковыми или кольцевыми сердцами. Так как жабры отсутствуют и дыхание совершается всей поверхностью тела, то в коже развивается обычно густая сеть капиллярных сосудов.

Органы выделения представлены многочисленными сегментарно расположенными метанефридиями (рис. 231). Хлорогегенные клетки, также участвующие в выделении, покрывают поверхность средней кишки и многие кровеносные сосуды (см. рис. 230). Продукты распада хлорогегенных клеток нередко склеиваются и сливаются друг с другом в более или менее крупные «бурые тела», которые накапливаются в полости те-

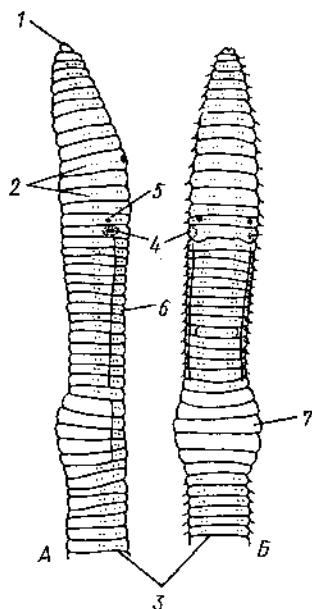


Рис. 229. Передний конец тела дождевого червя *Lumbricus* с правой (А) и брюшной стороны (Б) (из Матвеева):

1 — простомий, 2 — боковые щетинки, 3 — брюшные щетинки, 4 — мужское половое отверстие, 5 — женское половое отверстие, 6 — семяпроводящая бороздка, 7 — пояс

да, а затем выводятся наружу через особые непарные спинные поры, имеющиеся у многих олигохет.

Нервная система имеет типичное для кольчатых строение и складывается из пары надглоточных ганглиев, окологлоточных коннективов и брюшной нервной цепочки (рис. 231). Лишь у самых примитивных представителей брюшные первые стволы широко расставлены.

Органы чувств, так хорошо представленные у бродячих полихет, у малощетинковых развиты крайне слабо. Глаза почти всегда отсутствуют. Интересно, что дождевые черви обнаруживают чувствительность к свету несмотря на то, что настоящих зрительных органов у них нет; их роль играют отдельные светочувствительные клетки, в большом числе разбросанные в коже. Они представляют интерес в том отношении, что несут характер вторичного приобретения *Oligochaeta* и явно обнаруживают множественную закладку, свойственную новоприобретаемым органам.

Половая система олигохет гермафродитна, гонады локализованы в небольшом числе половых сегментов. Расположение гонад может сильно варьировать, мы ограничимся описанием их у дождевого червя (рис. 232). В 10-м и 11-м сегментах тела червя залегают 2 пары семенников, лежащих в семенных капсулах, семенники прикрыты тремя парами особых семенных мешков, последние развиваются как выпячивания диссепиментов (рис. 232). В семенные мешки половые клетки попадают из семенных капсул, после того как они отделились от семенников. В се-

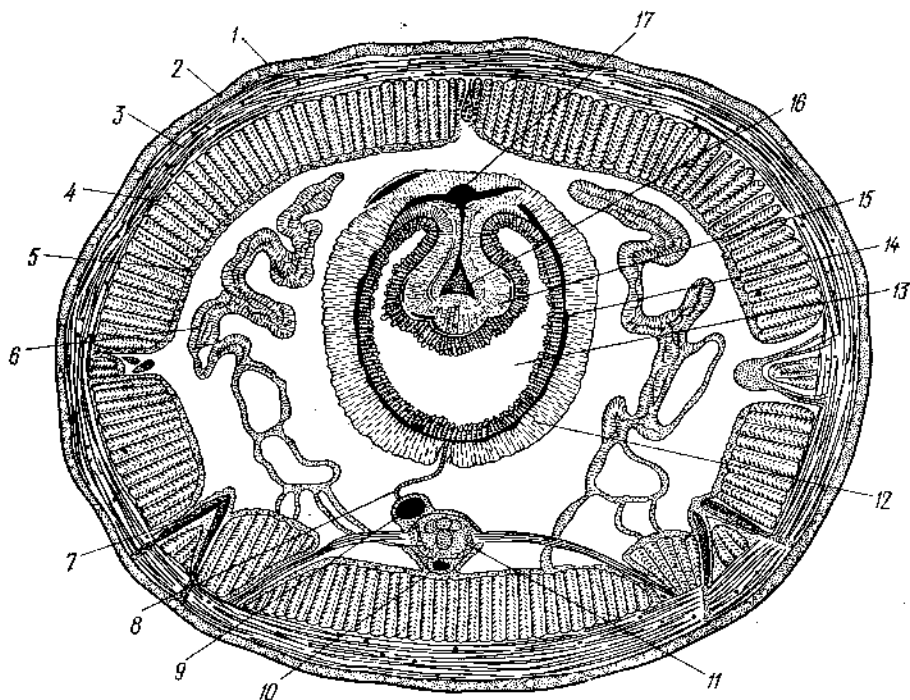


Рис. 230. Поперечный разрез из средней части тела *Lumbricus terrestris* (по Петрушевскому):

1 — кутикула, 2 — эпидермис, 3 — слой кольцевой мускулатуры, 4 — слой продольной мускулатуры, 5 — целомический эпителий, 6 — метанефридий, 7 — щетинка, 8 — мезентерий, 9 — брюшной сосуд, 10 — субнефральный сосуд, 11 — брюшная нервная цепочка, 12 — хлорогенозные клетки, 13 — полость кишки, 14 — сосудистый плексус, 15 — тифлозоль, 16 — сосуд тифлозоля, 17 — спинной сосуд

менных мешках живчики созревают, и зрелые спермии поступают обратно в семенные капсулы. Для вывода живчиков служат специальные протоки. В семени капсуле имеется по паре мерцательных воронок, от каждой из них отходит назад выводной канал. Оба канала каждой стороны сливаются в один продольный семяпровод, открывающийся на брюшной стороне 15-го сегмента. Половые воронки вместе с выводными протоками представляют настоящие целомодукты, т. е. образования мезодермальной природы.

Женская половая система образована одной парой очень мелких яичников в 13-м сегменте и парой коротких ворончатых яйцеводов, открывающихся на 14-м сегменте. Задний диссепимент женского сегмента образует яйцевые мешки, сходные с семенными мешками (рис. 232).

Кроме того, к женской системе относятся еще 2 пары глубоких кожных впячиваний, семяприемников на брюшной стороне 9-го и 10-го сегментов. Эти мешочки, не имеющие никакого сообщения с полостью тела, служат в качестве семяприемников при перекрестном оплодотворении.

Наконец, косвенное отношение к половой системе имеют еще многочисленные одноклеточные железки, образующие на поверхности тела на протяжении 32—37-го сегментов кольцевидное утолщение — пояска. Они выделяют слизь, служащую для образования яйцевого кокона, и белковую жидкость, идущую на питание развивающегося зародыша.

Оплодотворение дождевых червей перекрестное. Два животных прикладываются брюшными сторонами, головы обращены друг другу навстречу (рис. 233). Поясками обоих червей выделяется слизь, одевающая их в виде двух муфт, пояска одного червя располагается против отверстий семяприемников другого. Из мужских отверстий обоих червей выделяется сперма, которая сокращением брюшной мускулатуры проводится по его поверхности к пояску, где и попадает в упомянутую ранее слизистую муфту. Семяприемники партнера производят при этом как бы глотательные движения и воспринимают поступающее в муфту семя. Таким образом, семяприемники обоих особей заполняются чужим семенем. Так происходит копуляция, после чего черви расходятся. Откладка яиц и их оплодотворение происходят значительно позже. Червь выделяет вокруг тела, в области пояска, слизистую муфту, в которую и откладываются яйца. Затем муфта сползает через головной конец червя. Во время прохождения муфты мимо 9-го и 10-го сегментов семяприемники выдавливают в муфту находящееся в них чужое семя, которым яйца и оплодотворяются. Муфта после этого смыкается на концах, уплотняется и превращается в яйцевой кокон, под защитой которого и происходит развитие яиц.

Кроме полового размножения у олигохет

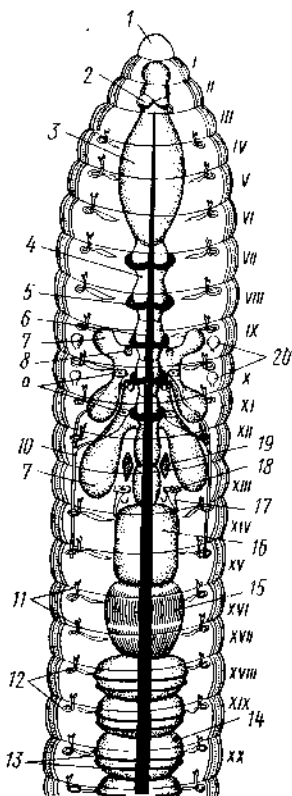


Рис. 231. Анатомия дождевого червя *Lumbricus* (по Вурмбаху);

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

наблюдается и бесполое размножение, которое протекает путем архитомии (*Lumbriculus variegatus*, *Enchytraeus*). Тело олигохеты делится на две части: у передней регенерирует задний конец тела, а у задней — головной. При архитомии деление предшествует регенерационным процессам.

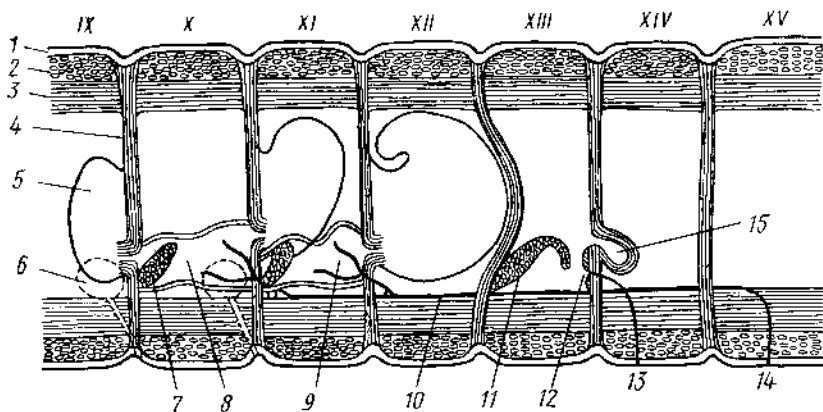


Рис. 232. Схема сагиттального разреза половых сегментов (IX—XV) *Lumbricus terrestris*:

1 — эпидермис, 2 — кольцевой мускульный слой, 3 — продольный мускульный слой, 4 — диссепимент, 5 — семенной мешок, 6 — семяприсмики, 7 — семенник, 8 — семенная капсула, 9 — мужская половая воронка, 10 — семяпровод, 11 — яичник, 12 — женская половая воронка, 13 — женское половое отверстие, 14 — мужское половое отверстие, 15 — яйцевой мешок (по Гессе)

Другой способ бесполого размножения — паратомия (с. 158) — свойствен *Stylaria lacustris* (рис. 234).

Развитие. Развитие у олигохет протекает без стадии личинки трохофоры. Яйца развиваются внутри яйцевого кокона, из которого выходит уже вполне сформированный червячок. У низших малощетинковых (отр. Naidophora) развивается несколько зародышей в одном коконе, содержащем водянистую жидкость. Яйца богаты желтком, дробление происходит по спиральному типу, причем спинной blastomer *D* четко выделяется своими размерами, что связано с резким увеличением его роли в формировании зародыша. За его счет образуются не только мезодермальные телобласты, но также 4 пары эктодермальных телобластов, которые дают начало большей части кожных покровов животного и первую систему.

У высших олигохет (отр. Lumbricomorpha) кокон содержит питательную белковую жидкость, а яйца бедны желтком и, развиваясь, дают зародыш, который активно заглатывает белок и заслуживает поэтому название «скрытой личинки» (рис. 235). Перед вылуплением зародыш испытывает род метаморфоза, превращаясь в молодого червяка.

Биология. Малощетинковые ведут пресноводный или же наземный образ жизни, лишь крайне редко встречаются в морях. Пресноводные формы либо ползают по дну, либо сидят в вырытых в иле норках, высывая из них в воду лишь заднюю половину тела, которой они

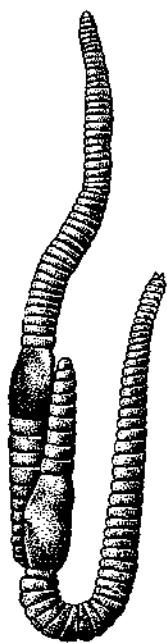


Рис. 233. Сравнение олигохет *Enchytraeus albidus* (по Михальсену)

производят быстрые колебательные движения, служащие для усиления дыхания (*Tubifex* и др.). Наземные формы, как правило, ведут роющий образ жизни, выползая из своих нор лишь ночью или в очень сырую погоду, ибо их нежная, покрытая слизистыми железами кожа не выносит подсыхания.

Как *Polychaeta*, так и *Oligochaeta* в высокой степени способны к регенерации.

Практическое значение. Дождевые черви имеют большое значение для сельского хозяйства. Еще Ч. Дарвин отметил их полезное влияние на плодородие почвы. Во-первых, они прокладывают путь корням растений для проникновения в глубь почвы. Кроме того, ходы червей способствуют проникнове-

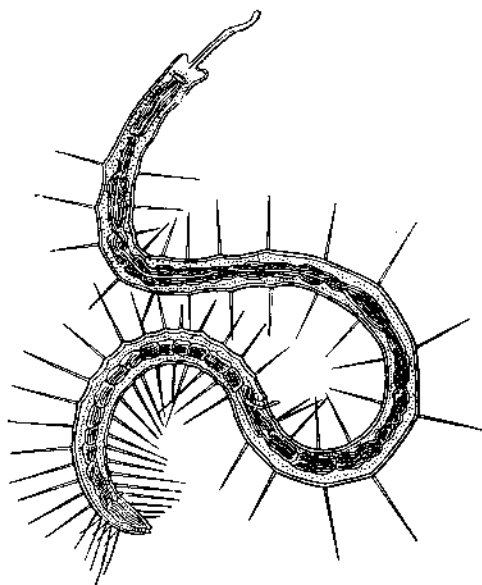


Рис. 234. Пресноводная олигохета *Styliaria lacustris* (по Малевичу)

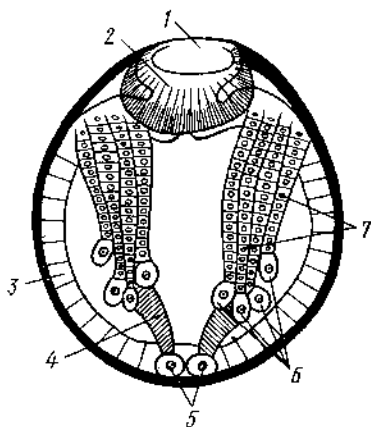


Рис. 235. Зародыш *Lumbricus* с брюшной стороны (из Давыдова): 1 — рот, 2 — глотка, 3 — энтодерма, 4 — мезодермальные полоски, 5 — мезодермальные телобласты, 6 — эктодермальные телобласты, 7 — эктодермальные полоски

нию в почву воды и воздуха, чем достигается очень важное для успешного роста растений равномерное увлажнение и вентиляция почвы. Наконец, черви постепенно проглатывают большое количество земли и разрыхляют почву. Выяснено, что черви, обитающие на площади в 1 га, выбрасывают за год на поверхность от 10 до 30 т переработанной ими почвы в виде экскрементов. В результате жизнедеятельности червей происходит перемешивание почвы, при этом поверхностные слои почвы постепенно освобождаются от небольших камней, уходящих глубже в почву. В дополнение ко всему черви удобряют почву, затаскивая в свои норки листья и другие растительные остатки и способствуя этим их быстрому разложению и образованию гумуса.

Пресноводные олигохеты играют значительную роль в экономике водоемов, будучи одним из важных объектов питания донных рыб, так как в некоторых местах биомасса бентоса на 50—60% состоит из олигохет.

В последнее время проводится массовое разведение «горшечного червя» — *Enchytraeus*, используемого как корм при выращивании рыб.

Классификация. Класс делится на два отряда: *Naidomorpha* и *Lumbricomorpha*, отличающихся среди прочих признаков особенностями развития (с. 272).

Отряд 1. *Naidomorpha* объединяет главным образом водных представителей: *Tubifex* — небольшой червь, заселяющий в огромных количествах дно пресноводных водосмов; *Stylaria* (см. рис. 234), *Aeolosoma* — планктонная форма. Из видов, обитающих в почве, можно назвать *Enchytraeus*.

Отряд 2. *Lumbricomorpha*. К нему относятся наряду с водными и наземные формы: *Lumbricus*, *Eusenia* — дождевые черви, тропическая гигантская форма *Megascolides australis*, «рачья пиявка» — *Branchiobdella* — паразит пресноводных раков.

КЛАСС II. ПИЯВКИ (HIRUDINEA)

Пиявки — сильно измененные потомки *Oligochaeta*. Это свободноживущие хищники или гораздо чаще эктопаразиты, нападающие на других передко крупных животных и питающиеся их кровью. Морские, пресноводные и в редких случаях наземные животные. Известно около 400 видов пиявок. Пиявки могут быть охарактеризованы как полимерные *Clitellata* со стабилизированным числом сегментов, без щетинок. Сегменты пиявок разделены на вторичные колечки. На переднем и заднем концах тела имеется по присоске. Ясной головной и анальной лопасти нет. Характерна сильная редукция целома и превращение его в лакунарную систему, содержащую кровь. Пространство между внутренними органами заполнено паренхимой. Гермафродиты с прямым развитием.

Строение и физиология. Тело, вытянутое в длину и явственно сплюсненное в спинно-брюшном направлении, чем пиявки напоминают плоских червей. Внешнее сходство с *Plathelminthes*, а именно с сосальщиками, еще увеличивается присутствием двух присосок (рис. 236). Передняя присоска помещается на нижней стороне головного конца и окружает рот. Задняя сильнее развитая присоска лежит на заднем конце тела; непосредственно над ней находится порошица. Параподии, щетинки, щупальца и жабры, как правило, отсутствуют. Однако у примитивной пиявки *Acanthobdella* из подкласса древних пиявок *Archihirudinea* отряда щетинконосных пиявок *Acanthobdellida* на первых пяти сегментах еще имеются щетинки, сходные с таковыми малощетинковых червей (см. рис. 243, А, Б). Тело обнаруживает очень частую рубчатость, причем имеющиеся на нем узкие колечки (рис. 236) не соответствуют настоящим сегментам, затрагивая лишь покровы и отчасти мускулатуру. Расположение внутренних органов показывает, что пиявки сегментированы, но настоящих сегментов в их теле значительно меньше, чем наружных колечек. На один настоящий сегмент приходится обыкновенно от 3 до 5 наружных колец. Количество сегментов в теле пиявок постоянно и меньше, чем у большинства *Oligochaeta*. Тело пиявок состоит из 33 (у отр. *Acanthobdella* из 30) сегментов. Из них четыре передних, сливаясь, дают переднюю присоску, задняя присоска образована семью сливающимися сегментами. Тело одето снаружи довольно плотной кутикулой; лежащий под ней эпителий очень богат слизистыми железистыми клетками, а у основания эпителиальных клеток рас-

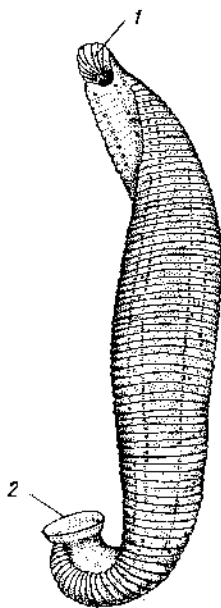


Рис. 236. Медицинская пиявка *Hirudo medicinalis* (из Матвеева):

1 — передняя присоска, 2 — задняя присоска

сеяны многочисленные пигментные клетки с зернистостью различного цвета. Присутствие этих клеток обуславливает окраску пиявок. Под эпителием располагаются кольцевые и очень сильно развитые продольные мышцы, а еще глубже промежутки между внутренними органами заполнены, как у плоских червей, паренхимой (см. рис. 241). Только у щетинокопсных пиявок (отр. Acanthobdellida) во взрослом состоянии сохраняется целом (см. рис. 240, А), у всех остальных пиявок вторичная полость тела редуцирована до степени узких каналов (лакунарные сосуды) и вытеснена паренхимой (см. рис. 240, Б, В; 241). Паренхиму во многих местах пересекают пучки спинно-брюшных мышц.

Пищеварительная система (рис. 237) у пиявок хорошо развита и состоит из передней, средней и задней кишок. Рот, лежащий в глубине передней присоски, ведет сначала в ротовую полость, а затем в глотку. Строение передней кишки имеет у пиявок большое систематическое значение и служит для диагноза двух главных отрядов. У хоботных пиявок (отр. Rhynchobdellida) глотка образует мускулистую трубку, или хоботок, способную временно высываться из рта для на-

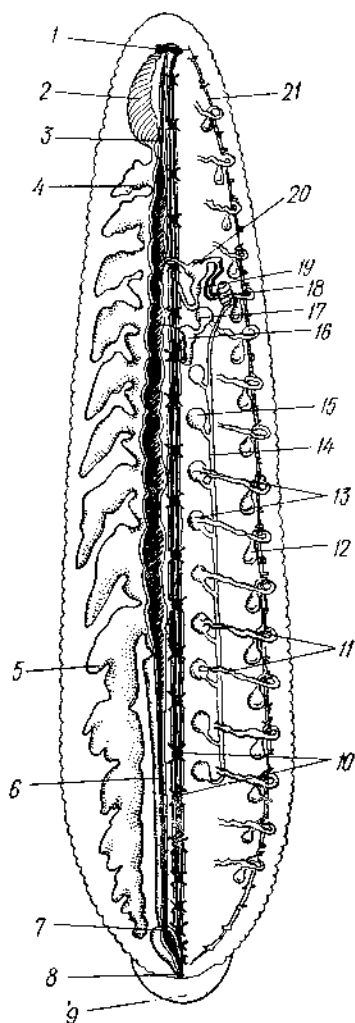


Рис. 237. Анатомия медицинской пиявки *Hirudo medicinalis* (по Вурмбаху):

1 — церебральные ганглии, 2 — глотка, 3 — пищевод, 4 — желудок, 5 — задний вырост желудка, 6 — средняя кишка, 7 — задняя кишка, 8 — анальное отверстие, 9 — задняя присоска, 10 — ганглии брюшной нервной цепочки, 11 — метанефридии, 12 — мочевой пузырь, 13 — семенные мешки, 14 — семяпровод, 15 — ресничная воронка метанефридия, 16 — яичниковый мешок с яичником, 17 — придаток семенника, 18 — мужской совокупительный орган (пенис), 19 — предстательная железа, 20 — предстательная железа, 21 — боковая лакуна

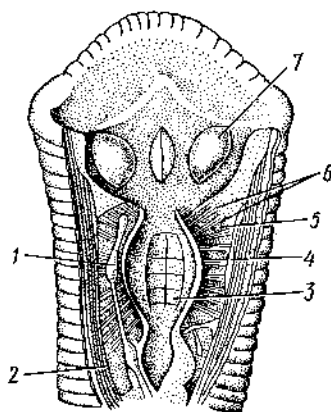


Рис. 238. Передний конец медицинской пиявки *Hirudo medicinalis*, вскрытый с брюшной стороны (по Гертеру):

1 — ганглий брюшной нервной цепочки, 2 — продольная мускулатура, 3 — глотка, 4 — лакуна, 5 — кольцевая мускулатура глотки, 6 — радиальная мускулатура глотки, 7 — челюсть

падения на добычу. У челюстных (отр. Gnathobdellida) глотка не выворачивается, но в ротовой полости имеются три мускулистых валика, 1 спинной и 2 боковых (рис. 238). По свободному краю каждого валика сидит ряд хитиновых зубчиков, совокупность которых образует зазубренную вроде пилы челюсть. Во время принятия пищи челюсти пиявки прорезают кожу хозяина: получается трехлучевая ранка, из которой пиявка и высасывает кровь. В глотку открываются одноклеточные слюнные железы. У медицинской пиявки железы эти выделяют особое белковое вещество — гирудин, обладающий свойством препятствовать свертыванию крови. Этим объясняется, почему ранки, сделанные пиявкой, долго кровоточат. Благодаря этому же обстоятельству кровь, высосанная пиявкой, в течение нескольких месяцев остается в ее кишечнике в неизменном и несквернувшемся, как бы законсервированном состоянии. Ввиду этого промежутки между двумя приемами пищи могут быть очень велики (несколько недель). Глотка ведет в узкий и короткий пищевод, который открывается в среднюю кишку. Последняя образует у пиявок несколько пар боковых выпячиваний — карманов, или мешков, число которых варьирует (у медицинской пиявки их 10—11 пар). Задняя пара мешков отличается особенно крупными размерами и доходит до заднего конца тела. Участок, несущий боковые карманы, иногда называют желудком. Между основаниями задней пары боковых мешков расположен короткий усваивающий отдел кишки, от которого берет начало задняя кишка, имеющая вид прямой тонкой трубки и открывающаяся порошицей над задней присоской. Некоторые свободноживущие пиявки питаются различными мелкими животными (червями, моллюсками), паразитические виды сосут кровь хозяина.

Нервная система построена по общему для всех кольчатых червей типу. Парный надглоточный, или мозговой, ганглий при помощи двух коннективов, огибающих глотку, связан с подглоточным, который представляет собой начало брюшной цепочки (см. рис. 237). Последняя состоит из 20 или более ганглиев, из которых каждый соответствует одному сегменту; подглоточный произошел путем слияния четырех, а задний — семи простых ганглиев, что указывает на совершившееся в указанных участках тела слияние нескольких сегментов тела, образующих переднюю и заднюю присоски.

Наиболее распространенными органами чувств у пиявок служат многочисленные «бокаловидные органы», располагающиеся правильными метамерными поперечными рядами, по одному ряду на каждом сегменте. Бокаловидные органы состоят из небольшой группы чувствительных эпителиальных клеток, очень высоких, от которых отходит к брюшной нервной цепочке пучок нервных волокон. Группа чувствительных клеток органа окружена несколькими крупными клетками со светлой прозрачной вакуолью внутри. Точная функция бокаловидных органов не выяснена, но, по-видимому, это органы химического чувства. У большинства пиявок некоторая часть бокаловидных органов, находящихся на передних сегментах, может преобразовываться в глаза, число которых варьирует от 1 до 5 пар. Под кожей в паренхиме помещается глазной бокал, окруженный снаружи скоплением черного пигмента (рис. 239). Бокал состоит из крупных клеток с округлой светлой вакуолью в цитоплазме. Основание бокала прободается пучком нервных волокон, которые перед вступлением в бокал иногда окружены кучкой нервных клеток — зрительным ганглием. Входя в бокал, нервный пучок образует осевой стержень его, от которого отходят в стороны волоконца, вступающие в связь со светочувствительными клетками. Зрительная функция таких глаз очень ограничена и, по-видимому, сводится к различению света и тьмы.

Органы дыхания. У очень немногих морских видов *Branchellion* по бокам части туловищных сегментов имеются разветвленные наружные жабры, папоминающие жабры *Polychaeta*. Другие пиявки дышат всей поверхностью тела.

Настоящая кровеносная система есть лишь у двух отрядов пиявок — *Acanthobdellida* и хоботных — *Rhynchobdellida*, у которых она имеет в общих чертах то же устройство, как у олигохет. Это замкнутая система, состоящая из двух продольных сосудов (спинного и брюшного), соединяющихся сосудистой сетью на поверхности усваивающей части кишки и кольцевыми сосудами в головном конце тела и в задней присоске.

Но уже у хоботных пиявок часть функций кровеносной системы переходит к остаткам целома, а у челюстных (*Gnathob-*

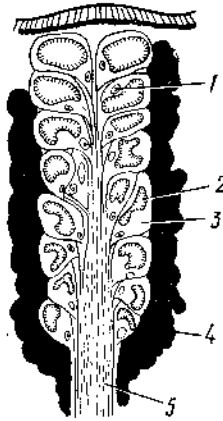


Рис. 239. Глаз медицинской пиявки (по Гессе):

1 — ядро зрительной клетки, 2 — чувствительные палочки зрительных клеток, 3 — зрительная клетка, 4 — пигмент, 5 — зрительный нерв

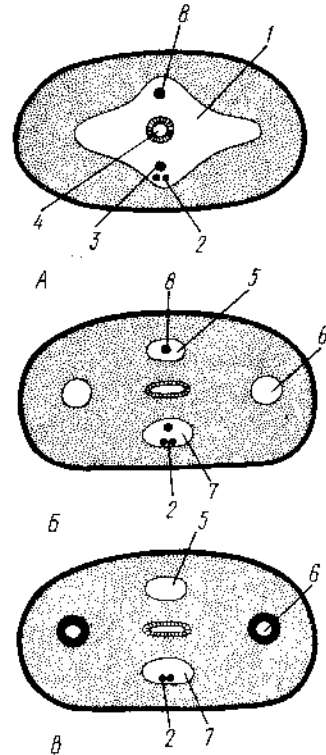


Рис. 240. Схема развития целома у пиявок. А—В — поперечные разрезы *Acanthobdella* (А); *Piscicola* (*Rhynchobdellida*) (В); *Hirudo* (*Gnathobdellida*) (В):

1 — целом, 2 — брюшная нервная цепочка, 3 — брюшной кровеносный сосуд, 4 — кишка, 5 — спинная лакуна, 6 — боковая лакуна, 7 — брюшная лакуна, 8 — спинной кровеносный сосуд

dellida) настоящая кровеносная система совершенно атрофируется и функция ее всецело принадлежит остаткам целома. Отношения между кровеносной системой и целомом могут быть представлены в следующем виде (рис. 240). У наиболее примитивных пиявок (отр. *Acanthobdellida*) закладывающиеся в зародышевой стадии целомические мешки разрастаются так же, как у *Oligochaeta*, так что вся центральная часть взрослого животного занята целомом, в котором залегают кишка, брюшная первная почка и спинной и брюшной кровеносные сосуды. У отряда *Rhynchobdellida* от целома остаются лишь 4 продольных канала, или «лакуны», — спинная, брюшная и две боковые, они соединены сетью неправильно ветвящихся поперечных каналов. В спинной лакуне залегают спинной сосуд, в брюшной — брюшной сосуд, а под ним первная почка. Боковые каналы целома, или лакуны, приобретают у хоботных

пиявок толстые мускулистые стенки и даже дифференцируются по бокам тела в два ряда сократимых пузырьков, при переходе к которым имеется сложная система клапанов. Сокращение стенок боковых лакун обуславливает циркуляцию целомической жидкости по телу. Лакуны не сообщаются с кровеносными сосудами, и даже жидкость в них иного характера.

Наконец, у представителей отряда Gnathobdellida сосуды, лежащие в спинной и брюшной лакунах, исчезают, и лакунарная система (т. е. остатки целома) замещает кровеносную (рис. 241). Жидкость системы лакун принимает характер крови — окрашена во многих случаях в красный цвет и содержит в растворенном виде гемоглобин, а также амебоидные клетки.

Итак, в отношениях между кровеносной системой и целомом у пиявок мы видим один из хороших примеров субституции, т. е. замещения одного органа другим того же физиологического значения, но иного происхождения.

Выделительная система пиявок — метанефридиального характера, но сильно изменена. Выделительные каналы (см. рис. 237) расположены метамерно, но обыкновенно отсутствуют в части передних и задних сегментов. Так, у медицинской пиявки, у которой число сегментов равно 33, нефридиев всего 17 пар. Нефридий представляет извитой канал, составленный на большем своем протяжении из одного ряда клеток, пронизанных внутриклеточным просветом. Канал открывается на боковой стенке тела выводным отверстием. Главная особенность нефридиев пиявок состоит в том, что канал их на внутреннем конце замкнут слепо. Однако в

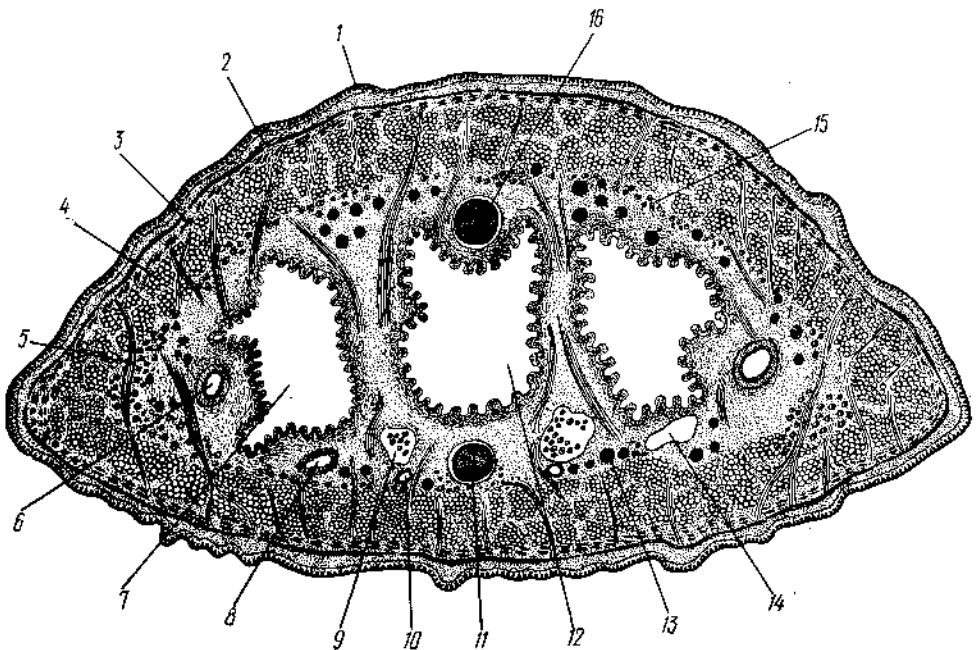


Рис. 241. Поперечный разрез медицинской пиявки *Hirudo medicinalis* (по Петрушевскому):

1 — кожный эпителий, 2 — кольцевая мускулатура, 3 — диагональная мускулатура, 4 — продольная мускулатура, 5 — dorso-вентральный пучок мускульных волокон, 6 — боковой лакунарный канал, 7 — боковой карман желудка, 8 — нефридий, 9 — семенной мешок, 10 — семяпровод, 11 — брюшной канал с брюшной нервной цепочкой, 12 — желудок, 13 — лакунарный канал, 14 — мочевой пузырь, 15 — ботриодная ткань, 16 — спинной лакунарный канал

тесном соседстве со слепым концом канала находится особая мерца-
тельная воронка, смотрящая своим широким концом в один из остатков
целома, чаще всего в узкую поперечную лауну. Суженным концом во-
ронка вдается в небольшой слепой мешочек — резервуар, примыкающий
к слепому концу нефридиального канала. Судя по всему, у пиявок про-
изошло разобщение воронки с остальной частью метанефридия. Ворон-
кой захватываются амебocyты, нагруженные продуктами обмена, и пе-
реводятся в резервуар, а через его стенки экскреты, по-видимому, осмоти-
чески просачиваются в канал нефридия.

Стенки части целомических каналов (лаун) покрыты скоплениями
зернистых клеток, совокупность которых называется «ботриоидной
тканью» (рис. 241). Эти скопления сходны с хлорогенными клетками
олигохет.

Половая система. Пиявки — гермафродиты. Половые органы у всех
пиявок устроены приблизительно одинаково. У медицинской пиявки
(*Hirudo medicinalis*) половая система состоит из 9 пар округлых семен-
ных мешков, лежащих метамерно в средней части тела. Хотя семенные
мешки множественны, но это результат вторичного расчленения одной
пары первоначально цельных мешков. От семенных мешков отходят
тонкие семявыносящие каналы, которые с каждой стороны впадают в об-
щий семяпровод. Семяпроводы идут впереди, и в передней трети тела
каждый из них скручивается в клубок — придаток семенников. По выхо-
де из этих клубков оба семяпровода сливаются в непарный семяизверга-
тельный канал. Последний залегаеt внутри мускулистого совокупитель-
ного органа, на конце которого заканчивается половым отверстием. Сове-
купительный орган может выпячиваться из тела наружу в виде трубки.
В самое начало семяизвергательного канала впадают еще особые пред-
стательные железы.

Женская половая система пиявок состоит всего из одной пары яйце-
вых мешков с яичниками внутри; отходящие от них яйцеводы сливаются
и образуют извитую, но короткую матку, переходящую в более широкое
мускулистое влагалище. Влагалище сообщается с внешней средой
брюшным женским половым отверстием, расположенным позади муж-
ского.

В общем строение половой системы пиявок сильно напоминает тако-
вое у *Oligochaeta*. В обеих группах гонады располагаются в целомиче-
ских мешках. Сходство замечается и в откладке яиц в особые коконы,
внутри которых проходит все развитие зародыша. Разница заключается
в том, что оплодотворение яиц у олигохет — наружное — совершается в
коконе, тогда как у пиявок оно внутреннее. Оплодотворение может быть
сперматофорным (*Haementaria*, *Glossiphonia*); в этом случае живчики
склеиваются в особые верстеновидные пакеты-сперматофоры, которые
выткуются одной особью прямо в кожу другой. Некоторое время они
торчат наружу на поверхности тела, причем живчики из сперматофоров
проникают через покровы внутрь другой особи, в ее паренхиму, и там
активно пробираются до женской половой системы.

У пиявок семейства *Hirudinidae* (*Hirudo medicinalis*, *Haemopsis san-
guisuga*) и других имеется копулятивный орган, который при копуляции
вводится в женские половые пути. Кокон выделяется, как и у малоще-
тинковых червей, кожными железами, сосредоточенными на определен-
ных сегментах тела (у медицинской пиявки, например, на 9—11-м). Эти
сегменты отвечают так называемому пояску малощетинковых червей.

Кокон, обладающий плотной, как бы пергаментной стенкой
(рис. 242), откладываются на дно водоема, на водоросли или же на са-
мом берегу в сырую почву.

Развитие пиявок протекает сходно с таковым у олигохст. Хоботные пиявки по эмбриональному развитию мало отличаются от видов отряда *Naidomorpha*, тогда как у челюстных пиявок развивается «скрытая личинка», как у представителей отряда *Lumbricomorpha*. Дробление очень напоминает таковое у олигохст и носит детерминативный характер. Дифференцировка зародышевых пластов и тканей имеет еще более телобластический отпечаток, чем у класса *Polychaeta*. Огромное значение приобретает макромер *D*, из которого формируются почти все органы взрослого животного, кроме эктодермы головы. Потомки этого макромера дают 5 пар крупных клеток — телобластов, которые отделяют от себя вперед по ряду клеточных элементов — получают телобластическим путем 10 полосок клеток. Полоски помещаются ближе к брюшной стороне зародыша. Две из них отвечают мезодермальным полоскам *Polychaeta*, две дают начало нервной цепочке, а прочие шесть продуцируют эктодерму туловища.

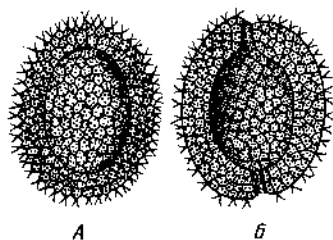


Рис. 242. Кокон медицинской пиявки. А — целый; Б — разрезанный вдоль (по Гертеру)

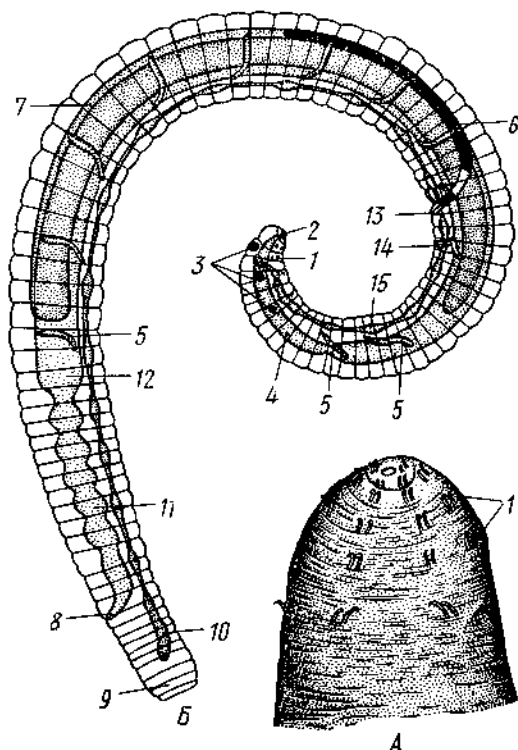


Рис. 243. Щетинконосная пиявка *Acanthobdella pelledina*. А — передний конец тела со щетинками (по Эпштейну); Б — анатомия (по Ливанову):

1 — щетинки, 2 — рот, 3 — глаза, 4 — пищевод, 5 — нефридий, 6 — яичник, 7 — семенной мешок, 8 — анальное отверстие, 9 — присоска, 10 — анальный ганглий, 11 — задняя кишка, 12 — средняя кишка, 13 — женское половое отверстие, 14 — мужское половое отверстие, 15 — брюшная нервная цепочка

Классификация. Пиявки подразделяются на 2 подкласса.

ПОДКЛАСС I. ДРЕВНИЕ ПИЯВКИ (ARCHINIRUDINEA)

Примитивные пиявки, у которых на передних пяти сомитах имеются щетинки — последние остатки параподий. Сохраняются целом и кровеносная система. Включает один отряд.

Отряд Щетинконосные пиявки (*Acanthobdellida*). Известны два представителя: *Acanthobdella pelledina* (рис. 243, А, Б) — паразит сиговых рыб, встречается в Онежском и некоторых других озерах северного края, а также в Сибири и *A. livanovi*, обнаруженный на Камчатке у гольца.

ПОДКЛАСС II. НАСТОЯЩИЕ ПИЯВКИ (EHIRUDINEA)

Щетинок нет. Целом редуцирован, кровеносная система в значительной степени или полностью редуцирована. Включает два отряда.

Отряд 1. Хоботные пиявки (Rhynchobdellida). К этому отряду относятся как свободноживущие, так и паразитические формы, обитающие главным образом на рыбах. Характерной особенностью отряда является наличие у его представителей особого мускулистого хоботка, высовывающегося наружу через рот при попадении на жертву. У видов рода *Branchellion*, живущих на коже скагов, имеются настоящие паружные жабры.

Некоторые хоботные пиявки могут причинять серьезный ущерб рыбному хозяйству; так, например, эктопаразитическая форма *Piscicola* нередко сильно истощает молодь карповых рыб, высасывая у них кровь. Иногда хоботные пиявки переходят к паразитированию и на теплокровных животных, поселяясь в различных полостях тела, связанных с внешней средой; таков, например, *Protolepsis* — паразит ротовой и носовой полостей птиц.

Как интересную биологическую особенность следует отметить, что у хоботных пиявок иногда встречается настоящая забота о потомстве. Свободноживущая хищная *Glossiphonia* и паразитирующая на черепашках *Haementaria* (рис. 244, А, Б) вынашивают вышедшую из яиц молодь на вентральной поверхности тела.

Отряд 2. Челюстные пиявки (Gnathobdellida). Хоботка нет, в ротовой полости имеются три мускулистых валика — челюсти, часто несущие хитиновые зубчики. Представитель — *Hirudo medicinalis* — медицинская пиявка (см. рис. 236). Способность этой пиявки сосать кровь, прием кровь оттекает от внутренних органов, с давних пор используется в медицине. Медицинская пиявка употребляется при заболеваниях кровеносных сосудов, сопровождающихся образованием тромбов, при начинающемся склерозе, гипертонии, предынсультных состояниях и т. д. Общее состояние больного улучшается, кровяное давление обычно падает. Кроме того, из слюнных желез пиявок добывается гирудин — ценное лечебное и профилактическое средство.

Здесь же принадлежат часто встречающиеся у нас в пресных водах хищная *Herpobdella* и более крупная, черная, очень хищная ложнопиявочная пиявка (*Haemopsis sanguisuga*). Представителем этого отряда является также *Haemadipsa ceylonica* — наземная пиявка, встречающаяся в лесах Цейлона и Зондских островов и нападающая на людей и млекопитающих, у которых она высасывает кровь и жестоко мучает своими укусами.

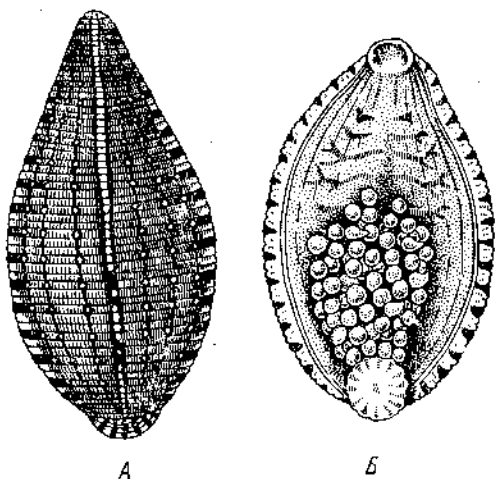


Рис. 244. Черепашья пиявка *Haementaria costata*. А — со спинной стороны; Б — с брюшной стороны (видны прикрепленные к брюху зародыши пиявок) (по Лукину)

Дополнения к тилу Annelida

КЛАСС ЭХИУРИДЫ (ECHIURIDA)

Морские, донные, роющиеся в грунте червеобразные животные с несегментированным телом, нерасчлененным целомом, обладающие, подобно аннелидам, типичной личинкой — трохофорой. Отсутствие метамерии представляет первичную черту организации эхиурид.

Это небольшая группа, насчитывающая около 150 видов.

Строение и физиология. Размеры эхиурид варьируют от 3 до 185 см (с вытянутым хоботком). Колбасовидное, несегментированное тело снабжено длинным невтяжным хоботком (рис. 245). У его основания лежит рот, а на заднем конце тела — порошица.

Хоботок иногда раздвоен на конце. Брюшная сторона хоботка несколько вогнута и покрыта ресничками, которые гонят воду с мелкими пищевыми частицами ко рту. Позади рта на брюшной стороне расположены 2 крупные щетинки, кроме того, задний конец тела опоясан иногда 1—2 венчиками мелких щетинок, напоминающих щетинки *Polychaeta*.

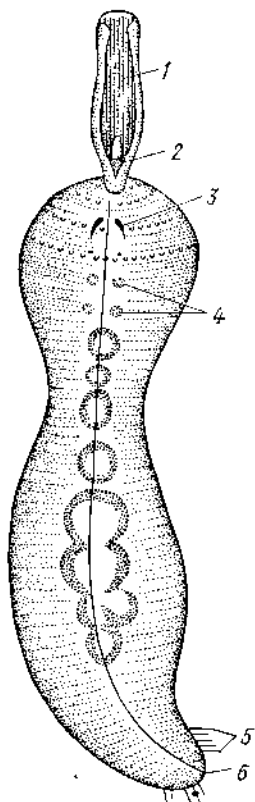


Рис. 245. *Echiurus echiurus* с брюшной стороны (по Граффу):

1 — хобот, 2 — придаток хобота, 3 — брюшные щетинки, 4 — половые отверстия, 5 — анальные щетинки, 6 — анус

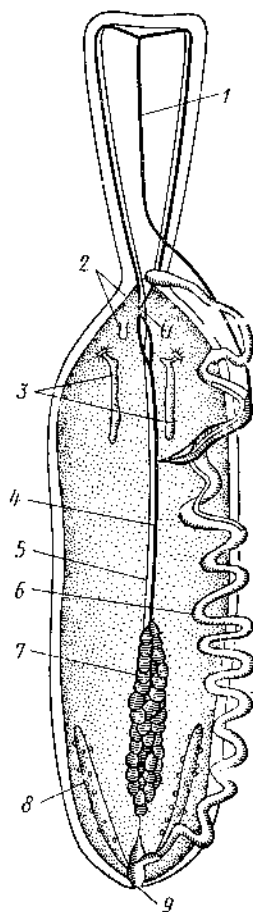


Рис. 246. Анатомия *Echiurus* (из Делаж и Эруара):

1 — спинной кровеносный сосуд, 2 — мешочки брюшных щетинок, 3 — нефридий, 4 — брюшной кровеносный сосуд, 5 — брюшной нервный ствол, 6 — кишка, 7 — половая железа, 8 — анальный мешок, 9 — анальное отверстие

Тело одето однослойным эпителием, выделяющим из своей поверхности кутикулу. Под кутикулой расположен кожно-мышечный мешок. Перитонеальный эпителий ограничивает обширную сплошную полость тела (целом).

Пищеварительная система образует длинный извитой канал, состоящий из передней, средней и задней кишки, открывающийся на заднем конце анусом (рис. 246). Благодаря извилистому ходу длина кишечника

иногда в 10 раз превышает длину тела. В заднюю кишку впадает пара ее выпячиваний: анальные мешки. Они усажены 12—300 мелкими мерцательными воронками, которые открываются в целом, а другим концом в полость анального мешка. Мешки служат для дыхания и для выделения.

Кровеносная система состоит из проходящего над передней частью кишки спинного продольного сосуда, продолжающегося и в хоботок. Этот сосуд впереди раздваивается и дает два боковых хоботковых сосудов. Последние при выходе из хоботка сливаются в общий продольный брюшной сосуд, тянущийся под кишкой до заднего конца тела. Задний конец спинного сосуда сообщается с брюшным при помощи двух попе-

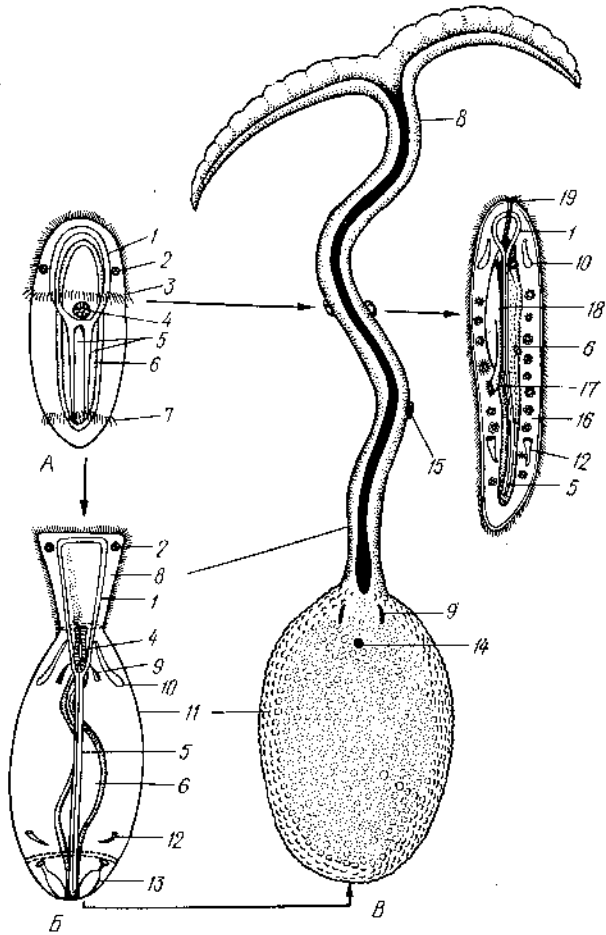


Рис. 247. Фенотипическое определение пола у *Bonellia viridis*. А — плавающая личинка; Б — женская личинка старшего возраста; В — взрослая самка; Г — самец из матки самки (по Бальтцеру):

1 — окологлоточное нервное кольцо, 2 — глазные пятна, 3 — прототрох, 4 — передняя кишка, 5 — брюшные нервные стволы, 6 — средняя кишка, 7 — анальный венчик ресниц, 8 — хоботок, 9 — щетинки, 10 — протонефриды, 11 — тело, 12 — метаефриды, 13 — анальный мешок с воронкой, 14 — женское половое отверстие, 15 — личинки на хоботке самки, 16 — целом с развивающимися семенными клетками, 17 — мужская половая воронка, 18 — семенной проток, 19 — мужское половое отверстие

речных сосудов, охватывающих кишечник. Кровь бесцветна и содержит бесцветные лейкоциты.

Нервная система развита довольно слабо. Центральная нервная система состоит из брюшного ствола (см. рис. 246), который на переднем конце туловища раздваивается, огибает кишку и образует окологлоточное нервное кольцо. Итак, общий план строения нервной системы напоминает *Polychaeta*, но нервный ствол *Echiurida* на всем протяжении усеян нервными клетками и даже окологлоточное кольцо лишено ганглиозных утолщений. Органы чувств, кроме отдельных чувствительных клеток и сосочков в коже, отсутствуют.

Выделительная система. Нефридии представлены тройного рода органами. На стадии личинки трохофоры эхиуриды обладают парой прото-нефридиев, которые во время метаморфоза редуцируются (как и у кл. *Polychaeta*). У взрослых животных для выделения служат прежде всего анальные мешки с их воронками, рассматриваемые некоторыми зоологами как метанефридии. Кроме мешков, у взрослых эхиурид имеются более или менее типичные нефромиксии, открытые в целом мертцательными воронками. Однако главное назначение их — выведение половых продуктов. Нефромиксии лежат в передней части тела и открываются наружу на брюшной стороне. Число их варьирует от 1 до 4 пар, но у некоторых форм их значительно больше. Так, например, у крупной *Ikeda tenioides* с каждой стороны брюшного нервного ствола располагается от 100 до 200 нефридиев. У громадного большинства родов происходит постепенная олигомеризация числа выделительных органов от 4 пар у *Thalassema* до 1 у самки *Bonellia*.

Половая система. Эхиуриды раздельнополы. Гонада непарная, лежит на брюшной стороне в задней трети тела. У родов *Bonellia* и *Hamingia* наблюдается крайне резкий половой диморфизм (рис. 247). Самки *Bonellia* — крупные (до 10—15 см) черви зеленого цвета с длинным, раздвоенным на конце хоботком. Самцы *Bonellia* были открыты О. Ковалевским. Это маленькие (1—3 мм) червячки, которые часто попадают в полости нефридиев самки и прежде считались ее паразитами. Самцы сплошь покрыты ресничками, напоминая этим турбеллярий, и по сравнению с самкой сильно упрощены. Ни рта, ни порошицы у них нет, так что кишечник их замкнут слепо; кровеносной системы нет. Для вывода живчиков служит особый семениш мешок, происходящий из средней кишки личинки и нефридиальной воронки. Анальных мешков нет. Образ жизни самцов оригинален. Сначала они ползают по поверхности хоботка самки; позднее проникают в переднюю кишку, потом в нефридии самки и живут там подолгу в ожидании прохождения через нефридии созревших яиц, которые оплодотворяют, выпуская живчиков.

Развитие эхиурид сначала напоминает таковое полихет. Спиральное и детерминативное дробление приводит к образованию более или менее типичной трохофоры (рис. 248). Рост трохофоры сопровождается образованием двух мезодермальных полюсок. Однако последние не сегментируются, а

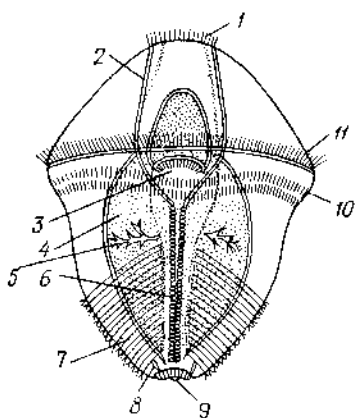


Рис. 248. Трохофора *Echiurus* с брюшной стороны (по Гатчеку):

1 — темная пластинка, 2 — глоточный коннектив, 3 — рот, 4 — кишка, 5 — прото-нефридий, 6 — брюшной нервный ствол, 7 — наружная складчатость покровов, 8 — зачаток анального мешка, 9 — анус, 10 — послеротовой венчик ресничек, 11 — прототрох

сильно разрастаясь и сливаясь воедино, образуют общий целом. Тело личинки позади прототроха равномерно растет в длину. Личинка свободно плавает в планктоне и лишь после метаморфоза оседает на дно.

Развитие *Bonellia*. Эксперименты обнаруживают очень характерное влияние условий выращивания личинок *Bonellia* на определение пола развивающихся из них особей. При воспитывании личинок *Bonellia* в одиночке из них всегда получаются самки. Если же личинки выращиваются в сосуде с взрослой самкой, то они оседают на хоботок последней, испытывают регрессивный метаморфоз и превращаются в паразитических самцов. Таким образом, *Bonellia* представляет один из редких примеров животных, у которых пол определяется в метагамный период, т. е. после оплодотворения половой клетки. Определяющее влияние на развитие личинок у самцов оказывают, по-видимому, выделения покровов хоботка самки, в которых заключается особый зеленый пигмент. Можно изготовить из тканей самки *Bonellia* экстракт, растворы которого в морской воде действуют на личинок таким же определяющим способом, как и присутствие живой самки.

КЛАСС СИПУНКУЛИДЫ (SIPUNCULIDA)

Сипункулиды — небольшая группа (250 видов) морских червеобразных животных, ведущих главным образом роющий образ жизни или прячущихся в пустых трубках и раковинах других животных. Сипункулиды прежде рассматривались как потомки аннелид, утратившие сегментацию под влиянием роющего образа жизни. В действительности, однако, ни в строении взрослых сипункулид, ни в развитии их нет никаких следов метамерии. Подобно эхиуридам, это первично несегментированные целомические животные (Coelomata).

Основные черты организации сипункулид сводятся к следующему: несегментированное тело их делится на узкий, способный вворачиваться и выворачиваться хоботок и более широкое туловище. На вершине хоботка лежит ротовое отверстие, обычно окруженное венчиком коротких щупалец, анус расположен на спинной стороне тела, несколько позади рта. Имеется хорошо развитый кожно-мускульный мешок. Вторичная полость тела имеет вид цельного несегментированного туловищного целома и несообщающегося с ним переднего целомического кольца, от которого отходят целомические каналы щупалец.

Кровеносная система отсутствует. Органами выделения служат нефромиксии. Сипункулиды раздельнополы. Яйца дробятся по спиральному типу. Из яйца выходит типичная личинка трохофора.

Сипункулиды обитают во всех морях, будучи характерными представителями донной фауны. Их средние размеры составляют несколько сантиметров, самой крупной формой является *Siphonomecus multi-cinctus*, достигающий 51 см в длину.

Строение. На переднем конце внутри венчика небольших ресничных щупалец расположено ротовое отверстие. Передний участок тела вместе со ртом может вворачиваться внутрь тела при помощи четырех специальных мускулов-ретракторов. Выворачивание переднего участка тела (хоботка) совершается при посредстве давления целомической жидкости и сокращения кольцевых мышц стенки тела. Анальное

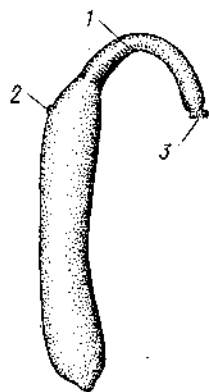


Рис. 249. *Phascolosoma margaritacea* (по Гилю):
1 — хобот, 2 — анальное отверстие, 3 — венчик щупалец

отверстие помещается на спинной стороне тела позади основания вворачивающегося хоботка (рис. 249).

Стенка тела. Под довольно плотной кутикулой лежит кожный однослойный эпителий с крупными многоклеточными железами. Кожно-мышечный мешок сплошной и состоит из наружного слоя кольцевых, среднего — кожных и внутреннего — продольных мышц. Обширная вторичная полость тела выстлана перитонеальным эпителием.

Кишечник состоит из эктодермальной глотки, длинной средней кишки энтодермальной природы и эктодермальной задней кишки. Общая длина кишечника в два раза превышает длину тела. Кишечник направляется назад, делает многочисленные волнообразные изгибы, достигает заднего конца тела, затем поворачивает обратно и таким же извилистым путем идет вперед; задняя кишка заканчивается порошницей недалеко от переднего полюса животного, несколько вперед задних концов мышц-ретракторов (рис. 250). На своем пути кишечник обвивается вокруг особой поддерживающей его связки, которая одним концом прикреплена к стенке тела в области порошницы, другим же — в области заднего полюса животного. Сипункулиды заглатывают морской песок или ил, откуда ими извлекаются органические остатки. Они поглощают большое количество грунта, масса которого может составлять свыше половины общей массы тела.

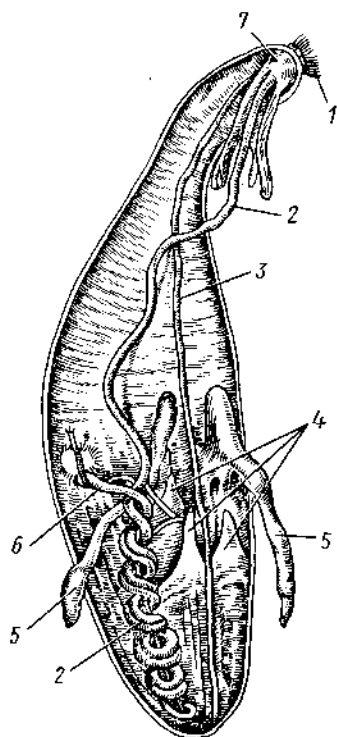


Рис. 250. Анатомия *Phascolosoma* (из Холодковского):

1 — щупальца, казади от них торчат перерезанные мышцы-ретракторы. 2 — кишечник, 3 — брюшной нервный тяж, 4 — перерезанные мышцы-ретракторы переднего конца тела, 5 — нефридии, 6 — задняя кишка, 7 — надглоточный ганглий

Первая система состоит из парного надглоточного ганглия, или головного мозга, из двух окологлоточных комплексов и из непарного, лишесного ганглиозных вздутий брюшного нервного ствола; последний лежит на внутренней стороне стенки тела, вдаваясь в целом. Единственными органами чувств служат околоротовые щупальца.

Дыхание совершается отчасти через поверхность тела, а также через стенки щупалец, которые нежнее остальных покровов.

Функции **кровеносной системы** выполняют лакуны и синусы, имеющиеся в стенке кишечника. Жидкость лакун бесцветна, со-

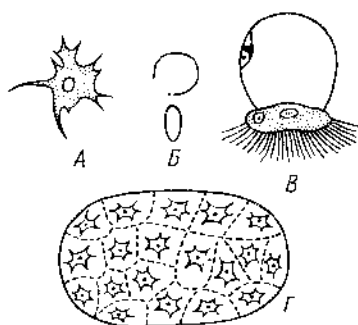


Рис. 251. Элементы крови *Sipunculus*. А — лейкоцит; Б — красное кровяное тельце с плоской стороны и в профиль; В — двухклеточная урточка; Г — загадочный диск (по Догелю)

держит лишь амебOIDные клетки и не несет дыхательной функции крови. Таковую у сипункулид выполняет жидкость вторичной полости тела — целома.

Целом разделен поперечной перегородкой на два участка. Передний участок очень мал; он охватывает в виде узкого кольца передний конец кишки и посылает от себя выпячивания вперед, внутрь щупалец, и два довольно длинных слепых выроста назад; эти выросты прилегают к кишечнику со спинной и брюшной сторон и раньше ошибочно принимались за кровеносные сосуды.

Жидкость целома розового цвета, мутная от многочисленных клеточных включений (рис. 251). Разнообразие плавающих в ней клеток чрезвычайно велико. Целомическая жидкость содержит прежде всего амебOIDные клетки с псевдоподиями. Далее, в ней имеются округлые сплюснутые клетки розоватого цвета. Окраска зависит от присутствия в них железосодержащего вещества, гемэритриша, близкого к гемоглобину. Таким образом, эти клетки можно приравнять к красным кровяным тельцам позвоночных, а сама полостная жидкость, несомненно, играет роль крови.

Особенно любопытными включениями целома являются так называемые урночки. В наиболее простом случае — это двуклеточные тельца, одна клетка которых имеет вид прозрачного купола, а другая — форму прижатой к основанию купола вогнутой лепешки, усаженной многочисленными ресничками. При помощи ресничек урночки быстро плавают в полостной жидкости. У некоторых сипункулид имеются более крупные многоклеточные урночки. Урночки формируются за счет стенок целома, его перитонеума. Сначала они сидят на стенках полости тела на ножке, а потом отрываются и уже свободно плавают в целоме. Урночки принимают участие в выделении экскретов. Их мерцательная клетка выделяет липкое вещество, которым склеиваются накапливающиеся в полости тела в виде желтых зерен продукты обмена веществ, а также нагруженные этими отбросами мелкие амебOIDные клетки. Эти кучки отбросов вместе с самими урночками спаиваются в комки более крупного калибра, так называемые желтые тела, которые, по-видимому, выводятся потом через нефридии.

Кроме урночек, в целоме плавают также диски — прозрачные овальные пластинки, состоящие из 2—64 многоугольных клеток. Судя по некоторым наблюдениям, диски служат как бы живыми пластырями, которые прикладываются к местам кишечника, поврежденным острыми обломками содержимого кишечника (песчинками и т. п.). На месте поранения скопляются десятки дисков, которые приклеиваются к стенке кишки при посредстве амебOIDных клеток целома (сами по себе диски неподвижны). Диски следует рассматривать как полезное приспособление, вызванное особым характером пищи, очень часто повреждающей кишечник. Наконец, в полостной жидкости сипункулид обыкновенно имеются еще созревающие половые клетки.

Выделительная система представлена нефромиксиями, число которых варьирует от 1 до 3. Они лежат в передней трети тела и открываются наружу несколько впереди порошницы, на брюшной стороне. Нефридии имеют вид крупных темно-коричневых мешков с мерцательной воронкой, открывающейся в полость тела. Помимо выделения, нефридии служат для выведения наружу половых продуктов.

Половая система. Сипункулиды раздельнополы. Половые железы развиваются в виде складчатых валиков из перитонеального эпителия у основания брюшных мускулов-ретракторов. Половые клетки еще на ранних стадиях отрываются от половых желез и падают в целом, где

заканчивается их созреванием. Оплодотворение происходит в морской воде.

Развитие. В эмбриональном развитии следует отметить спиральное детерминированное дробление, образование личинки трохофоры и формирование двух симметричных мезодермальных полосок из первичных мезобластов. Полоски не сегментируются, клетки их расходятся, и между ними образуется обширная общая вторичная полость тела. В развитии сипункулид, таким образом, нет никаких следов сегментации, или метамерии. Трохофора сипункулид постепенно превращается во взрослое животное, испытывая разрастание тела преимущественно в своей задней половине, в области, лежащей позади анального отверстия, которое уже у личинки сдвинуто на спинную сторону и вперед.

Экология. Взрослые *Sipunculida* ведут, как сказано, малоподвижный или скрытый образ жизни. Яйца и личинки их проходят свое развитие в планктоне, что облегчает распространение этих животных морскими течениями. Сипункулиды встречаются почти во всех морях и океанах, за исключением некоторых внутренних морей с более или менее опресненной водой (в Балтийском и Черном морях они отсутствуют).

Представители: *Phascolosoma margaritacea* — с многими ротовыми щупальцами до 19 см длиной, обитает в иле, *Sipunculus nudus* — до 25 см длиной, *Phascolion strombi* — до 2 см длиной, живет в пустых раковинах лопаточного моллюска *Dentalium*, *Siphonomecus multicingatus* — самая крупная сипункулида (до 50 см), встречается в Тихом океане у берегов Калифорнии.

Филогения. Родство сипункулид с кольчатыми червями не подлежит сомнению. О нем свидетельствуют спиральное дробление яйца, наличие трохофоры и телобластический способ развития целома. Однако старые данные о том, что у некоторых сипункулид мезодермальные полоски временно сегментируются, не подтвердились. Вероятно, класс *Sipunculida* представляет реликтовую группу, близкую к вымершим первичным *Protostomia* с общим, несегментированным целомом, от которых произошли аннелиды и связанные с ними группы (моллюски и членистоногие).

Филогения типа *Annelida*

Согласно наиболее распространенному взгляду, кольчатые черви произошли от низших несегментированных червей. Признаки становления метамерии в виде правильного повторения вдоль оси тела некоторых органов, наблюдающиеся у ряда турбеллярий и немуртин, а также сходство трохофоры с мюллеровской личинкой многоветвистых турбеллярий (с. 157) и пилидием немуртин (с. 206) подтверждают, что тип кольчатых червей сформировался именно таким образом. Характерными признаками высокой организации кольчатых червей являются наличие у них целома и кровеносной системы. Относительно происхождения целома были высказаны различные теории. Главные из них следующие:

1. Схизоцельная¹ теория утверждает, что целом кольчатых червей гомологичен первичной полости тела представителей типа *Nemathelminthes* и представляет собой простое ее усовершенствование. Эта теория не может объяснить, почему при эмбриональном развитии у многих животных целом формируется за счет стенок кишечника.

¹ Схизоцелем иногда называют первичную полость тела, возникающую в результате расхождения или распада клеток внутренних тканей. Первичная полость тела нематод и других представителей типа *Nemathelminthes* — типичный схизоцель.

2. Миоцельная теория — разновидность предыдущей теории. По этой теории целом образовался как полость в мускульном зачатке животного, которая заполнилась жидкостью. Целом имел сначала чисто опорное значение для окружающей его мускулатуры. Положительная сторона этой теории заключается в признании важности опорной функции целома. Миоцельная теория, однако, не объясняет других функций целома.

3. Согласно гоноцельной теории целом возник из половых желез низших червей. Полость каждого целомического мешка соответствует полости гонады турбеллярии или немертины, перитонеальный эпителий происходит из стенки половой железы, а целомодукты — из половых протоков. Действительно, у всех целомических животных целом всегда несет половую функцию. Однако выведение стенки целома из стенки гонады является явной натяжкой, ибо тогда следует допустить, что часть половых клеток стала простыми соматическими клетками.

4. По энтероцельной теории целом берет начало от гистоваскулярной системы кишечнополостных и гребневиков, которые рассматриваются как отдаленные предки целомических животных. Так как у высших кишечнополостных под энтодермой гистоваскулярных каналов развиваются гонады, то энтероцельная теория хорошо объясняет половую функцию целома. Она, по существу, включает в себя и гоноцельную теорию. Кишечные поры гребневиков (с. 144) и целомодукты вторичнополостных животных, с точки зрения энтероцельной теории, могут считаться очень близкими образованиями.

Энтероцельная теория подтверждается способом формирования целома во время развития вторичноротых — Deuterostomia, у которых целомические мешки возникают как боковые выпячивания энтодермального кишечника, т. е. энтероцельно (с. 555). Таким образом, во всяком случае в отношении вторичноротых животных, энтероцельная теория не вызывает сомнений.

У Protostomia, однако, как мы видели, имеет место иной способ формирования мезодермы и целома. Последний во время эмбрионального развития образуется путем расхождения клеток мезодермальных полосок, а сами полоски формируются из двух первичных мезодермальных клеток (потомков бластомера 4d).

На первый взгляд, различия между телобластическим и энтероцельным способами закладки и формирования целома столь велики, что можно допустить независимое происхождение последнего у Protostomia и Deuterostomia. Однако необходимо помнить, что бластомер 4d принадлежит к четвертому квартету, все остальные клетки которого идут на построение энтодермальной средней кишки. Можно поэтому допустить, что бластомер 4d первоначально также принадлежал энтодерме и что мезодермальные полоски сначала были разрастаниями энтодермы. Затем уже вторично, как упрощение самого способа эмбрионального развития, они стали развиваться только из двух клеток, рано отделяющихся от энтодермы. С этой точки зрения между телобластическим способом развития целома (у первичноротых) и энтероцельным (у вторичноротых, а также плечеподых и щетинкочелюстных — с. 516, 576) нет принципиальных различий.

Что касается кровеносной системы, то полости сосудов возникли в процессе эволюции как щелевидные или каналобразные пространства в основном веществе паренхимы. Стенки кровеносных сосудов произошли путем уплотнения вокруг этих каналов основного вещества, а кровь представляет собой соединительную ткань с разжиженным основным веществом.

Итак, кольчатые черви — большая филогенетическая ветвь, поднимающаяся от низших червей. Центральную группу ветви составляет класс Polychaeta. От них в одну сторону при переходе к пресноводному и наземному образу жизни произошли малощетинковые черви, а через них и пиявки. Как это часто наблюдается, при переходе в пресные воды в развитии утрачивается метаморфоз, и оно становится прямым. Это линия в своих крайних представителях, а именно пиявках, в связи с полупаразитическим, а в некоторых случаях и паразитическим образом жизни ведет ко вторичному вытеснению целома соединительной тканью — паренхимой и к конвергенции ряда признаков с таковыми плоских червей.

Примитивные полимерные полихеты обладают неопределенно большим количеством сегментов, которые к тому же чрезвычайно сходны друг с другом (гомономная сегментация). Соответственно параподии и многие внутренние органы также многочисленны и однородны — особенность, обусловленная способом образования постларвальных сегментов во время метаморфоза личинки трохофоры. Из зоны роста формируются один за другим многочисленные сегменты, т. е. происходит множественная закладка одинаковых участков тела.

Проследившая эволюцию отдельных филогенетических ветвей типа Annelida, мы видим характерный процесс дифференциации сегментов, параподий и внутренних метамерных органов, общее сокращение числа сегментов и органов, а часто и стабилизацию их количества. В частности, явную олигомеризацию обнаруживают перегородки целома, метанефридии и целоמודукты, вследствие чего усиливается гетерономность сегментов путем выпадения части нефридиев и целоמודуктов у многих Sedentaria. Не менее обычна и частичная редукция гонад у многих полихет. Еще резче она выражена у Oligochaeta, где обычно имеется всего 1—2 пары мужских и близкое к этому число пар женских гонад. Не менее сильно выражена олигомеризация и у кл. Hirudinea, характеризующихся стабилизацией числа сегментов.

ТИП ЧЛЕНИСТОНОГИЕ (ARTHROPODA)

Тип членистоногих (Arthropoda) несравненно богаче всех остальных типов животных и содержит свыше 1 500 000 видов. Водные и сухопутные формы, обладающие членистыми конечностями и сегментированным телом.

Все Arthropoda характеризуются следующими основными признаками:

1. Членистоногим присуща гетерономность сегментации. Вместо гомономных, равнозначных сегментов большинства кольчатых червей сегменты Arthropoda обладают различным строением в разных участках тела. Группы сходных сегментов выделяются в особые отделы тела, или тагмы. Чаще всего различают три тагмы: голову, грудь и брюшко. Сегменты в пределах тагм, так же как и сами тагмы, могут сливаться друг с другом.

Количество сегментов, составляющих тело членистоногих, сильно варьирует в различных систематических группах. При этом проявляется тенденция к уменьшению и стабилизации числа сегментов. Наиболее постоянна сегментарная состав головного отдела (не всегда обособленного в виде самостоятельной тагмы), который состоит из головной ло-

пасти, или акрона, и четырех следующих за ней сегментов¹. Акрон гомологичен простому полихету, а его придатки, антеннулы, или усики, соответствуют пальпам последних. Грудь и особенно брюшко в этом отношении более изменчивы. Заканчивается тело анальной лопастью — тельсоном, гомологичной пигидию кольчатых червей.

2. Конечности членистоногих, филогенетически развившиеся из пароподий полихета, подвижно соединяются с телом при помощи суставов и состоят из нескольких члеников. Конечности представляют собой многоколенный рычаг, способный к сложным движениям в отличие от пароподий кольцецов, совершающих однообразные взмахи в одной плоскости.

Конечности, расположенные на разных тагмах, зачастую специализируются для выполнения несхожих функций — захвата и измельчения пищи, движения, дыхания и т. п. Конечности брюшных сегментов у многих *Arthropoda* исчезают.

3. Тело членистоногих покрыто хитиновой кутикулой, образующей наружный скелет, в котором различают твердые пластинки — склериты и мягкие сочленовные мембраны. Каждый сегмент тела, как правило, покрыт 4 склеритами: дорзально располагается спинная пластинка — тергит, вентрально — брюшная пластинка, или стернит, и по бокам между ними — боковые пластинки.

Химический состав кутикулы сложен. Она включает липоиды, протеины и хитин, азотистое органическое эластичное вещество, стойкое химически. Затвердение кутикулы связано с тем, что хитин бывает пропитан углекислой известью (у ракообразных и многоножек) или инкрустирован задубленными белками (паукообразные, насекомые).

Ввиду того что тело животного одето неподатливым наружным скелетом, рост членистоногих сопровождается линьками. Старая кутикула периодически отстает от тела, а кожным эпителием выделяется новая очень мягкая кутикула; при этом старая кутикула лопается, и животное вылезает из нее, оставляя пустой чехол. В тот короткий период, пока новая кутикула мягка, и происходит увеличение размеров тела. После затвердения кутикулы, на что уходит от нескольких часов до нескольких дней, животное сохраняет приобретенные им размеры до следующей линьки.

В теле *Arthropoda* отсутствует мерцательный эпителий — особенность, определяемая отчасти сильной кутикуляризацией членистоногих, у которых не только покровы, но и часть кишечника, половых протоков и других органов выстлана кутикулой, исключающей возможность развития ресничек.

4. Мускулатура *Arthropoda* представлена отдельными мышечными пучками — мышцами, не образующими сплошного кожно-мышечного мешка. Мышцы имеют поперечнополосатую структуру.

Полость тела всех *Arthropoda* имеет двойственное происхождение. Во время эмбрионального развития у них в большинстве случаев закладывается сегментированный целом. Впоследствии стенки целомических мешков разрушаются, и целомические полости сливаются как друг с другом, так и с остатками первичной полости тела. Таким образом формируется смешанная полость тела, или миксоцель, в которой и располагаются внутренние органы.

¹ По некоторым данным, в состав головы членистоногих входит не 4, а 5 или даже 6 сегментов (кроме акрона). Однако лишь наличие 4 задних головных сегментов не вызывает никаких сомнений. Они имеются у всех членистоногих и их судьба может быть прослежена во всех группах. В дальнейшем изложении мы будем учитывать только эти 4 сегмента.

5. Пищеварительная система членистоногих состоит из трех отделов — передней, средней и задней кишок. Передний и задний отделы кишечника, будучи эктодермальными, несут кутикулярную выстилку. С разными отделами кишечного тракта связаны железы, секретирующие пищеварительные ферменты.

6. Кровеносная система членистоногих характеризуется появлением центрального пульсирующего органа — сердца, который отсутствует у кольчатых червей. Вместе с тем кровеносная система становится незамкнутой: имеются лишь главные кровеносные сосуды — аорта и артерии, из которых гемолимфа (см. ниже) изливается в полость тела и омывает внутренние органы. Затем она вновь поступает в сосуды и сердце.

Гемолимфа — жидкость двойственной природы, она частично соответствует настоящей крови, заполняющей кровеносную систему большинства кольчатых червей, а частично — целомической жидкости. Функции гемолимфы в основном соответствуют функциям крови.

7. Органы дыхания членистоногих разнообразны. В одних случаях конечности целиком или только их части преобразуются в органы водного дыхания — жабры. Органы воздушного дыхания наземных форм — легкие — также представляют видоизмененные конечности. И, наконец, у высших членистоногих для дыхания служит особая трахейная система (с. 336).

8. Нервная система построена по типу таковой кольчатых червей и складывается из парного головного мозга, окологлоточных коннективов и брюшной нервной цепочки. Головной мозг большей частью состоит из трех отделов — протоцеребрума, дейтоцеребрума и тритоцеребрума (с. 303). Часто наблюдается концентрация ганглиев брюшной нервной цепочки и образование за счет их слияния крупных нервных узлов.

9. Выделительная система членистоногих представлена видоизмененными целомодуктами — коксальными железами или же особыми органами, возникшими в пределах типа членистоногих, а именно мальпигиевыми сосудами (с. 352).

10. Членистоногие обладают только половым способом размножения, причем они, как правило, раздельнополы. Нередко имеется явственный наружный половой диморфизм.

Мы примем деление членистоногих на 4 подтипа: жабродышащих (Branchiata), трахейных (Tracheata), хелицеровых (Chelicerata) и трилобитообразных (Trilobitomorpha).

ПОДТИП ЖАБРОДЫШАЩИЕ (BRANCHIATA)

К жабродышащим относятся первичноводные членистоногие или же формы, филогенетически тесно связанные с предками, которые вели водный образ жизни. Их сегментарный состав, строение и биология разнообразны. К этому подтипу принадлежит всего один класс — Ракообразные (Crustacea).

КЛАСС I. РАКООБРАЗНЫЕ (CRUSTACEA)

Ракообразные составляют существенную часть водной фауны. Общее число известных видов не менее 20 000. Ракообразные населяют главным образом моря и пресноводные водоемы различного типа, в том числе и подземные воды. Встречаются как планктонные, так и бентосные формы. Некоторые раки ведут сидячий образ жизни; известно также немало паразитов. Наконец, в разных группах раков совершался переход к наземной жизни.

От других членистоногих ракообразные отличаются некоторыми характерными особенностями. Во-первых, это одновременное присутствие двух пар усиков: придатков акрона — антеннул и видоизмененных конечностей 1-го сегмента тела — антенн¹. Усики ракообразных часто обозначаются, как антенны I и антенны II соответственно. Во-вторых, только у ракообразных ножки во многих случаях сохраняют примитивное двуветвистое строение. В процессе эволюции, однако, этот исходный тип конечности подвергся сильным изменениям: конечности вторично становятся одноветвистыми.

Дыхание ракообразных осуществляется при помощи жабр, представляющих особые выросты ножек — эпиподиты.

Строение и физиология. Сегментация ракообразных характеризуется наибольшим среди прочих членистоногих разнообразием. Как правило, у них выделяются три отдела тела — голова, грудь и брюшко. Однако у некоторых самых примитивных форм гомономность сегментов бывает столь выражена, что грудь и брюшко почти не отличимы друг от друга (см. рис. 280, 281). Подобные исключения, правда, немногочисленны, и у большинства раков эти два отдела хорошо дифференцированы. Количество сегментов, входящих в состав тела ракообразных, подвержено сильным вариациям: от 5—8 (см. рис. 256) до 50 (см. рис. 278). В процессе эволюции ракообразных, как и других групп членистоногих, происходило уменьшение числа сегментов. Об этом говорит более богатое расчленение примитивных видов по сравнению со специализированными.

Головной отдел обладает постоянным сегментарным составом, и у всех раков включает в себя акрон с хорошо развитыми антеннулами и 4 сегмента. Первый из них — антеннальный — несет вторую пару усиков — антенны. Три же последующих сегмента снабжены видоизмененными конечностями, служащими, как правило, для захватывания и перетирания пищи.

В состав груди и брюшка у различных форм входит неодинаковое число сегментов. У высших раков (подкл. Malacostraca) количество сегментов становится постоянным: в состав груди у них всегда входит 8, а в состав брюшка (за одним исключением) — 6 сегментов. Следовательно, общее число их, считая с головными сегментами, равно 18 (рис. 252). Заканчивается брюшко ракообразных анальной лопастью или тельсоном, несущим анальное отверстие. У многих примитивных форм на тельсоне часто располагаются парные придатки, образующие вилочку, или фурку (см. рис. 277).

У более примитивных форм сегменты каждого отдела тела остаются свободными и явно отграничены друг от друга; у других же они сливаются воедино. При этом часть сегментов одного отдела может присоединяться к соседнему. В этом отношении большое разнообразие наблюдается в строении головы раков. Довольно часто сохраняется еще очень древнее расчленение головного отдела — самый передний его участок, состоящий из слившихся акрона и первого антеннального сегмента, он резко отделен от остальных сегментов. Этот участок, называемый первичной головой, или протоцефаломом, несет глаза и обе пары антенн (рис. 253, А, Б).

Противоположную картину можно наблюдать у некоторых специализированных форм (рис. 253, В), у которых головные сегменты не только

¹ У представителей подтипа Chelicata полностью исчезают придатки акрона — антеннулы (антенны I) (с. 401); характерным признаком форм, относящихся к подтипу Tracheata (с. 331), является отсутствие у них конечностей 1-го сегмента — антенн (антенны II).

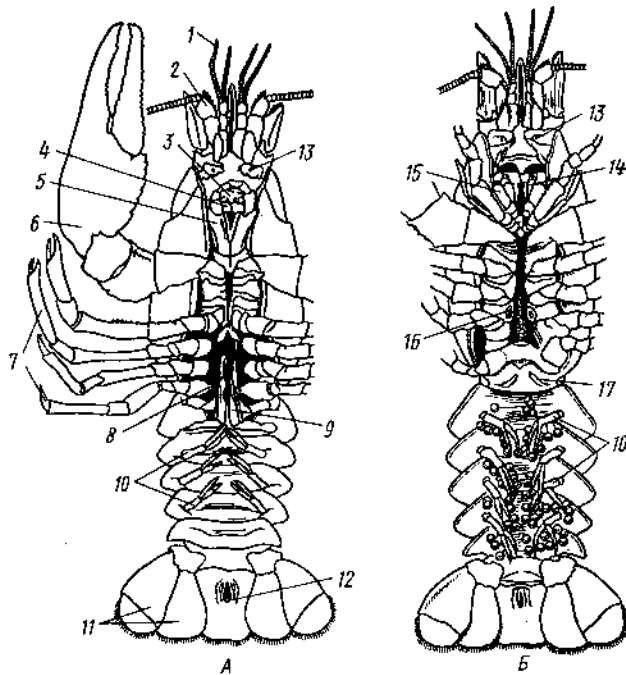


Рис. 252. Речной рак *Potamobius astacus* с брюшной стороны (из Резелера и Лампрехта). А — самец; Б — самка: 1 — антеннула, 2 — антенна, 3 — верхняя губа, 4 — мандибула, 5 — ногощель III, 6 — клешня, 7 — грудные ходные ноги, 8 — мужское половое отверстие, 9 — совокупительные ножки, 10 — брюшные ножки, 11 — плавательная хвостовая железа, 12 — анальное отверстие, 13 — отверстие антеннальной железы, 14 — максиллы II, 15 — ногощель II, 16 — женское половое отверстие, 17 — рудиментарная ножка

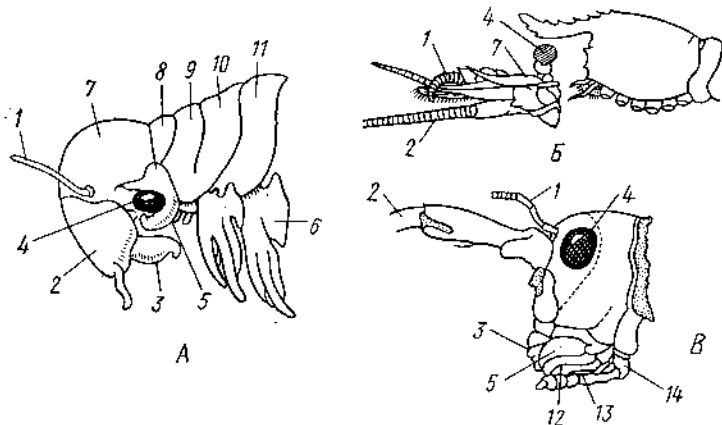


Рис. 253. Расчленение головы ракообразных (по Снодграссу). А — жабраног *Eubranchipus vernalis* (подкл. Branchiopoda), протоцефалон обособлен; Б — креветка *Spirontocaris polaris* (отр. Decapoda), протоцефалон отпрепарирован; В — бокоплав *Orchestoidea californica* (отр. Amphipoda), голова сложная:

1 — антеннула, 2 — антенна, 3 — верхняя губа, 4 — сложный глаз, 5 — мандибула, 6 — грудные ножки, 7 — протоцефалон, 8 — 2-й сегмент головы, 9 — 3-й и 4-й сегменты головы, 10 — 1-й грудной сегмент, 11 — 2-й грудной сегмент, 12 — максиллы I, 13 — максиллы II, 14 — ногощель, принадлежащая первому грудному сегменту, вошедшему в состав головы

сливаются друг с другом, но к ним присоединяются еще 1 или 2 грудных сегмента. Все вместе они образуют единое компактное целое.

Голова ракообразных несет ряд придатков, имеющих различное происхождение, к которым иногда присоединяются также особые непарные выросты ее стенок.

Ротовое отверстие спереди прикрывается особой непарной кутикулярной складкой — верхней губой (рис. 253, А, В). Очень часто спинной и боковые края заднего сегмента головы сильно выдаются в виде плоских выростов, образуя так называемый головной щит, или карапакс. Во многих случаях карапакс сильно разрастается назад и может более или менее полно закрывать со спинной стороны и с боков сегменты туловища, а иногда образует даже двустворчатую раковину, в которой помещается все тело (см. рис. 256, 279). У высших раков подкласса Malacostraca карапакс срастается с сегментами груди.

Парные придатки головы представлены антеннулами и четырьмя парами видоизмененных конечностей. Антеннулы, или антенны I, принадлежат головной лопасти — акрону — и гомологичны пальпам Polychaeta. Они иннервируются от средней части мозга — дейтоцеребрума и расположены на передней стороне головы, впереди ротового отверстия. Антеннулы обычно одноветвистые. Лишь у некоторых высших раков они вторично расщепляются на две (например, у речного рака) или даже на три ветви. Чаще всего антеннулы функционируют как органы осязания и обоняния, хотя иногда служат и для плавания (см. рис. 282).

На следующих за акроном сегментах располагаются уже настоящие конечности, гомологичные параподиям кольчатых. Из всех членистоногих у раков сохраняется наиболее примитивный тип строения ножек, которые во многих случаях двуветвистые (рис. 254), чем они напоминают параподии полихет. Такая конечность состоит из расчлененного основания — протоподита, от конца которого отходят 2 ветви: внутренняя, более близкая к медианной линии тела — эндоподит, и наружная — экзоподит. Кроме того, протоподит несет особые выросты — эпиподиты, выполняющие функцию органов дыхания — жабр (рис. 254).

Этот исходный тип конечности претерпевает, однако, значительные изменения, связанные, в первую очередь, с дифференциацией функций: питание, передвижение и т. п. Последнее обстоятельство является причиной того, что конечности, расположенные на разных отделах тела, иногда довольно сильно отличаются друг от друга.

Антенны вторые, или просто антенны, представляют конечности первого головного сегмента. Они иннервируются от тритоцеребральной части мозга, а у очень примитивных раков — даже от окологлоточных коннективов. Антенны играют различную роль. У водяных блох (рис. 255), относящихся к листоногом ракам (отр. Phyllozoa), они служат для плавания. У большинства высших раков — это органы чувств. Так, у речного рака эндоподит антенны образует длинный членистый чувствительный «бич», тогда как экзоподит имеет вид короткой защитной пластинки (см. рис. 252).

За антеннами II следуют три пары конечностей остальных сегментов головы. Вторая пара головных конечностей, жвалы или мандибулы, иг-

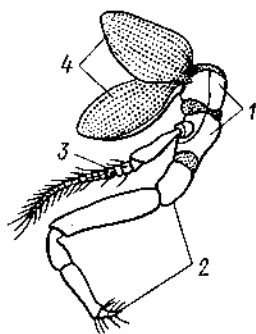


Рис. 254. Схема строения примитивной конечности ракообразных (по Снодграссу): 1 — протоподит, 2 — эндоподит, 3 — экзоподит, 4 — эпиподиты — дыхательные придатки

рает главную роль в размельчении пищи. У характерной личинки многих ракообразных — науплиуса (с. 309) — это типичная двуветвистая конечность, основание которой обладает, однако, особым жевательным отростком. Во взрослом состоянии такая форма мандибул сохраняется редко. Обычно обе ветви редуцируются (или эндоодит сохраняется в виде короткого шупика), а протоодит вместе с его жевательным отростком образует толстую зазубренную верхнюю челюсть, к которой прикрепляются мощные мышцы. За мандибулами располагаются конечности третьего и четвертого головных сегментов — две пары нижних челюстей, или максиллы первые и максиллы вторые. Они чаще всего имеют вид нежных листообразных пожек с несколько редуцированными ветвями и с жевательными отростками на члениках протоподита.

Грудные конечности раков очень разнообразны и зачастую выполняют различные функции. Во многих случаях, однако, они являются органами движения (плавание, передвижение по твердому субстрату). Часто конечности бывают двуветвисты, но нередко экзодит редуцируется (например, у речного рака; см. рис. 252). У большого числа форм ножки одного — трех передних грудных сегментов принимают участие в поддержании пищи и ее размельчении. В этом случае они становятся более или менее похожими на нижние челюсти и соответственно называются погочелюстями.

Ерюшные конечности имеются только у высших раков (подкл. Malacostraca) и большей частью двуветвисты. Эти придатки нередко несут не двигательную, а какую-нибудь иную функцию: дыхательную, органов совокупления и т. д. У многих десятиногих раков (отр. Decapoda) последняя пара брюшных двуветвистых конечностей превратилась в мощные пластинчатые хвостовые ноги (см. рис. 252), играющие вместе с уплощенным тельсоном важную роль при плавании задом наперед. У некоторых паразитических ракообразных конечности туловища сильно редуцируются вплоть до полного исчезновения (*Sacculina*, самки *Dendrogaster*; см. рис. 289; 290, Б и др.).

Покровы ракообразных состоят из кутикулы и подлежащих слоев: гиподермального эпителия (гиподермы) и базальной мембраны. Кутикула, выделяемая клетками гиподермы, представляет собой сложное образование, состоящее из нескольких слоев. В периферических слоях кутику-

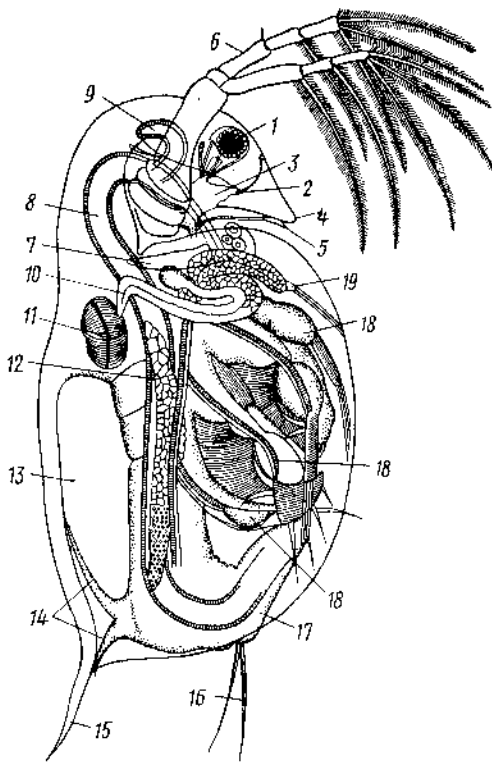


Рис. 255. Самка водяной блохи *Daphnia pulex* (из Лилиенборга):

- 1 — сложный глаз, 2 — науплиальный глаз, 3 — мозг, 4 — брюшной край головы, 5 — антсннула, 6 — антенна, 7 — верхняя челюсть (мандибула), 8 — кишка, 9 — печеночный вырост, 10 — максиллярная выделительная железа, 11 — сердце, 12 — яичник, 13 — выводковая камера, 14 — спинные выросты брюшка, закрывающие выход в выводковую камеру, 15 — задний вырост, 16 — щетинки, 17 — брюшко, 18 — грудные ножки, 19 — 1-я пара грудных ножек

лы откладывается известь, в результате чего покровы у многих видов становятся более жесткими и прочными. Внутренний слой состоит в основном из мягкого и эластичного хитина. У Crustacea в отличие от паукообразных и насекомых отсутствует самый наружный слой кутикулы, препятствующий испарению воды из организма (с. 350), что связано с первичноводным образом их жизни. Эта особенность сохраняется и у тех форм, которые перешли к жизни на суше (мокрицы, см. рис. 295,А; некоторые сухопутные крабы и т. п.). Поэтому обитают они только в тех местах, где влажность воздуха близка к полному насыщению.

Кутикула выполняет функций наружного скелета. У мелких низших форм скелет этот большей частью остается довольно мягким и прозрачным, у высших передко кутикула становится более толстой и превращается в твердый панцирь. Скелет имеет двойное значение: во-первых, он защищает животное от внешних воздействий, и, во-вторых, дает точки опоры для прикрепления различных мышц. Местами на внутренней поверхности скелета образуются отростки в виде гребней и перекладин, которые служат специально для прикрепления мускульных пучков.

Мускулатура ракообразных, как и у всех членистоногих, состоит из поперечнополосатых волокон. Она не образует сплошного кожно-мускульного мешка, но распадается на отдельные более или менее мощные мышечные пучки, соединяющие между собой различные точки внутренней поверхности скелета. Мышцы располагаются чаще всего так, что один конец мускула прикрепляется к стенке одного сегмента тела или членика конечности, другой — к стенке другого. У раков, обладающих двустворчатым панцирем (подкл. ракушковые раки — Ostracoda; рис. 256), имеется особая замыкательная мышца, идущая от одной створки к другой, поперек тела. Полость тела представлена миксоцелем.

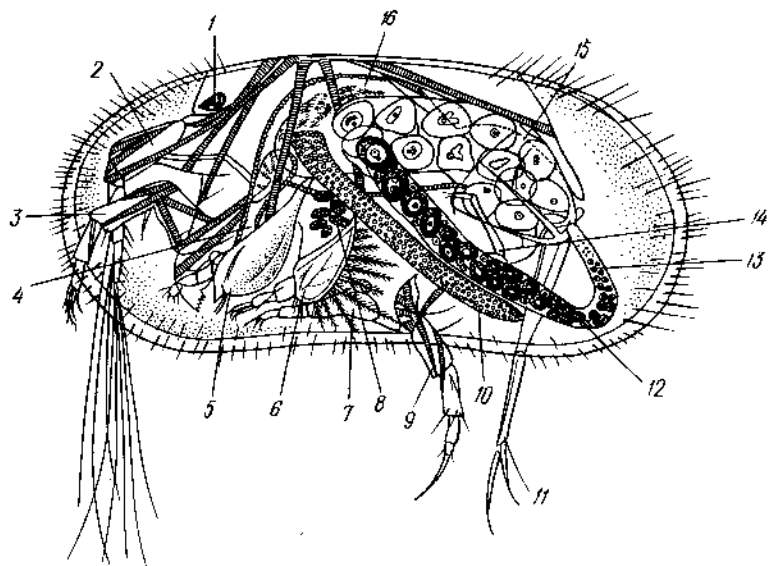


Рис. 256. Ракушковый рачок *Heterocypris reptans* (по Волтереку):
 1 — глаз, 2 — антеннула, 3 — антенна, 4 — пищевод, 5 — мандибула, 6 — максилла, 7 — 1-я грудная конечность, 8 — запирательный мускул, 9 — 2-я грудная конечность, 10 — печеночный вырост кишки, 11 — вилочка, 12 — яичник, 13 — зачатковая зона яичника, 14 — 3-я грудная конечность, 15 — яйцевод, наполненный яйцами, 16 — средняя кишка

Пищеварительная система развита хорошо (рис. 257). Кишечный канал имеет вид прямой или слегка согнутой трубки и состоит из передней, средней и задней кишок. Порошица открывается на брюшной стороне

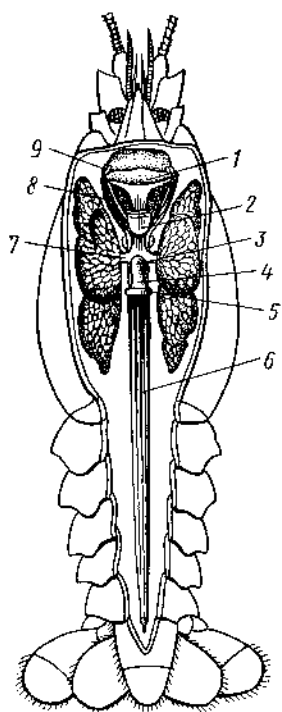


Рис. 257. Пищеварительный канал речного рака (по Гексли):

1 — желудок, 2 — пилорическая часть желудка, 3 — слепой дорзальный вырост средней кишки, 4 — средняя кишка, 5 — валик, отделяющий среднюю кишку от задней, 6 — задняя кишка, 7 — проток печени, 8 и 9 — гребни на стенке желудка

анальной лопасти (тельсона). Передняя и задняя кишки выстланы продолжением общей кутикулы, покрывающей тело снаружи. Во время линьки выстилка этих частей кишечника тоже линяет, выходя изо рта и порошицы в виде двух кутикулярных трубок. Кутикула, выстилающая стенки передней кишки, может образовывать местные утолщения, служащие для перетирания пищи. У некоторых форм эти утолщения имеют вид волосков и шипиков, но особенно сильно развиты к отр. Decapoda. Так, у речного рака передняя кишка в своей копечной части образует большое расширение — желудок, который подразделяется на два отдела — кардиальный, или жевательный, и пилорический (рис. 258). На спинной и боковых стенках кардиальной части желудка кутикула утолщается в три мощные, пропитанные известью жевательные пластинки, сильно зубчатые по свободному краю. В пилорической части желудка тонкие кутикулярные выросты образуют подобие фильтра, через который проходит только сильно измельченная пища.

Средняя кишка иногда (отр. Soropoda) имеет вид простой трубки, но чаще образует боковые выпячивания, обладающие железистой природой. В этих выростах не только выделяются пищеварительные ферменты, но и переваривается жидкая пищевая кашка.

Большой частью бывает пара таких выростов, причем каждый из них может болсе или мене сильно вствиться. Это так называемые печеночные придатки, образующие в случае сильного развития массивную печень. В зачаточном состоянии они имеются у некоторых водяных блох Cladocera (см. рис. 255). У бокоплавов

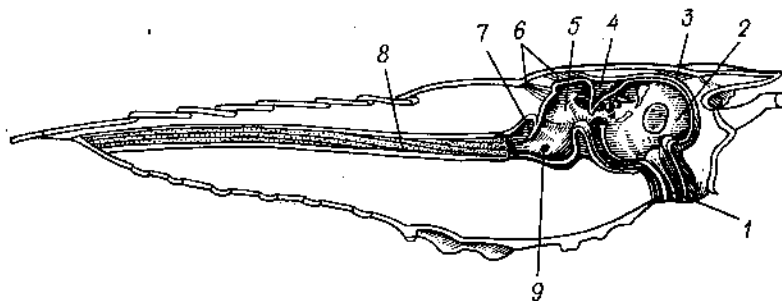


Рис. 258. Продольный разрез речного рака, показывающий расположение основных частей пищеварительной системы (по Гексли):

1 — пищевод, 2 — кардиальная часть желудка, 3 — передние мышцы желудка, 4 — срединный зуб желудка, 5 — пилорическая часть желудка, 6 — задние мышцы желудка, 7 — слепой дорзальный вырост средней кишки, 8 — задняя кишка, 9 — отверстие протока печени

и равноногих раков (отр. Amphipoda и отр. Isopoda) они имеют характер двух пар длинных трубчатых мешков (рис. 259). У речного рака крупная двухлопастная печень состоит из множества мелких трубочек, собирающихся с каждой стороны в один проток, впадающий в среднюю кишку. Секрет печени у речного рака поступает затем из средней кишки в жевательный желудок. Физиологические исследования секрета «печени» раков показывают, что название ее не совсем правильно; функционально ее можно сравнивать только с совокупностью печени и поджелудочной железы позвоночных. Секрет печени рака может не только подобно желчи расщеплять жиры, переводя их в состояние эмульсии, но и расщепляет белки и углеводы. Кроме секреторной функции печень раков способна к фагоцитозу, ее клетки захватывают мелкие частицы пищи и переваривают их внутриклеточно. Часто можно наблюдать известную корреляцию между размерами печеночных придатков и длиной средней кишки. Чем слабее печеночные придатки (например, у водяных блох), тем длиннее средняя кишка, и наоборот, например, у речного рака средняя кишка составляет 1/20 часть всей длины кишечника.

Задняя кишка образует прямую трубку, лишенную всяких придатков.

У некоторых паразитических раков (*Sacculina* и др.) кишечник полностью атрофирован.

Пищей ракам служат чаще всего различные более мелкие животные или же разлагающиеся животные и растительные остатки.

Дыхательная система ракообразных, как и у класса Polychaeta, находится обыкновенно в тесной связи с конечностями. У многих мелких ракообразных специальные органы дыхания отсутствуют (подкл. Ostracoda, Maxillopoda и др.) — дыхание совершается всей поверхностью тела. У других раков для дыхания служат кожные жабры. Это эпиподиты, пластинчатые или ветвистые тонкостенные выросты, отходящие от протоподитов ног. Чаще всего они развиты на грудных конечностях. У представителей отряда Decapoda жабры сидят под боковыми краями головного щита внутри особой жаберной полости; развиваясь сначала на протоподитах грудных ног, они впоследствии частью переходят и на боковую стенку самого тела (рис. 260). При этом жабры Decapoda располагаются продольными рядами. Жабры одного ряда сохраняют первичное положение на протоподитах ног, жабры другого помещаются на местах соединения протоподитов с телом, тогда как в третьем ряду они сидят уже на боковой стенке тела. Вода входит в жаберные полости с одного конца через щель между головным щитом и телом, а выталкивается из них с другого, причем направление тока воды (спереди назад или обратно) может меняться. Проведению воды через жаберные полости способствует движение особого отростка максилл вторых, который производит до 200 машущих движений в 1 мин. В жабрах продолжается полость тела, в которую попадает гемолимфа; кутикула жабр очень нежна, и через нее легко происходит газообмен.

Интересные изменения дыхательного аппарата

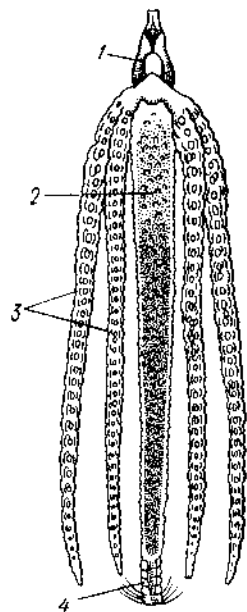


Рис. 259. Изолированная пищеварительная система водяного ослика *Asellus aquaticus* (из Carpa):

1 — жевательный желудок, 2 — средняя кишка, 3 — печеночные выросты, 4 — задняя кишка

наблюдаются у некоторых раков, перешедших к наземному образу жизни. У части наземных Isopoda, а именно у мокриц (см. рис. 295, А), на пластинчатых брюшных ногах имеются глубокие ветвящиеся впячивающие покровы. Полость конечности заполнена гемолимфой, омывающей впячивания. Внутрь впячиваний входит воздух и диффундирует в окружающую гемолимфу. Эти органы сильно напоминают трахеи, т. е. органы дыхания типичных сухопутных членистоногих (с. 336).

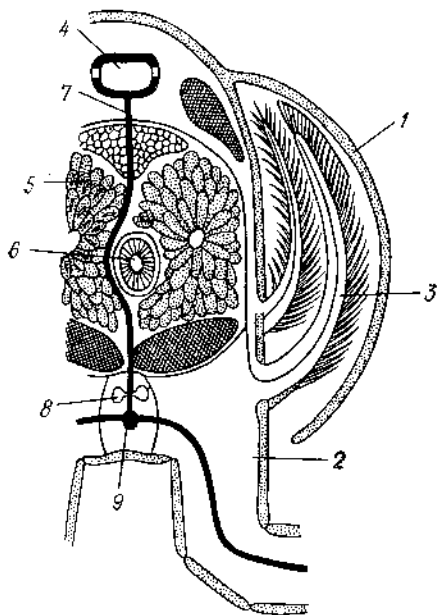


Рис. 260. Схема поперечного разреза через челюстегрудь речного рака в области сердца (из Матвеева):

1 — жаберная крышка — боковой край карапакса, 2 — основные ноги, 3 — жабра, 4 — сердце, 5 — печень, 6 — кишка, 7 — нисходящая артерия, 8 — нервная цепочка, 9 — поднервная продольная артерия

Кровеносная система ракообразных (рис. 261), как и прочих членистоногих, не замкнута: частично гемолимфа движется внутри сосудов, выстланных собственным эпителием, частично же в участках полости тела, не ограниченных специальными стенками, — синусах.

Кровеносная система находится

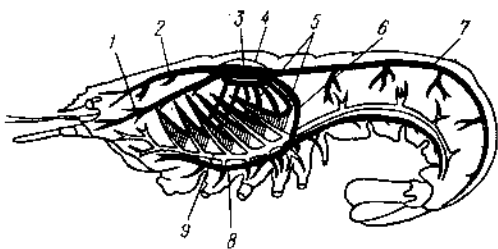


Рис. 261. Схема кровеносной системы речного рака (по Гегенбауэру):

1 — антеннальная, сяжковая артерия, 2 — передняя аорта (глазная артерия), 3 — сердце, 4 — перикардий, 5 — жаберносердечные каналы, 6 — нисходящая артерия, 7 — задняя (верхняя брюшная) артерия, 8 — поднервная артерия, 9 — брюшной венозный синус

в известной зависимости от степени развития органов дыхания. Обычно кровеносная система довольно сложна, но там, где дыхание совершается через всю поверхность тела, от нее сохраняется только сердце (см. рис. 255) или же кровеносная система исчезает целиком.

У более примитивных форм сердце имеет метамерное строение: оно образует трубку, идущую по спинной стороне вдоль всего тела (у некоторых жабероногих раков) и снабженную в каждом сегменте парой остий. Однако у водяных блох (из отр. Phyllopoda) наблюдается укорачивание сердца до степени бочонковидного мешочка всего с одной парой остий, служащего лишь для перемешивания гемолимфы. Среди высших раков также имеются формы как с длинным трубчатым сердцем (отр. Amphipoda и особенно ротоногие раки — отр. Stomatopoda), так и с укороченным. У представителей отр. Decapoda это небольшой мешочек с тремя парами остий.

Зависимость кровеносной системы от дыхательной ярче всего сказывается в относительном положении сердца и жаберных придатков. В тех случаях, когда жабрами служат эпиподиты грудных ног, сердце целиком залегает в груди, когда же для дыхания приспособлены эпиподиты брюшных конечностей, сердце располагается в брюшке.

От переднего, а нередко и от заднего конца сердца отходит по крупному сосуду — передняя и задняя аорты. Дстали кровообращения сильно варьируют. Примером хорошо развитой кровеносной системы может служить таковая речного рака (рис. 261), у которого от сердца, лежащего в перикардии, отходят несколько крупных сосудов: передняя аорта, антеннальные, или сажковые, артерии, верхняя брюшная и нисходящая артерии и т. д. Сосуды, отходящие от сердца, сначала ветвятся, потом обрываются, так что гемолимфа изливается прямо в полость тела и там постепенно отдаёт кислород. Из полости тела гемолимфа по хорошо развитой системе венозных синусов течет в жабры, где и обогащается кислородом. Оттуда по особым жаберно-сердечным каналам она направляется в перикардий. Последний, как и у других Arthropoda, представляет собой обособленный участок полости тела, окружающий сердце. У речного рака перикардий замкнут, и в него вливаются лишь жаберно-сердечные сосуды, у других же представителей ракообразных он широко соединяется с остальной полостью тела. Из перикардии гемолимфа через остии поступает в сердце. Гемолимфа ракообразных во многих случаях бесцветна, но у многих окрашена в красный цвет гемоглобином, растворенным в плазме. У некоторых десятиногих раков (часть крабов) гемолимфа синеватая или же синее при соприкосновении с воздухом: это связано с присутствием в гемолимфе дыхательного пигмента — гемоцианина, осуществляющего транспорт кислорода и содержащего медь.

Нервная система раков напоминает таковую кольчатых червей. Она состоит из парного головного мозга, окологлоточных коннективов и пары брюшных нервных стволов с ганглиями в каждом сегменте. Именно такова

очень примитивная нервная система многих представителей подкл. жаберноногих раков — Branchiopoda (рис. 262, А), у них оба брюшных ствола еще далеко отставлены друг от друга, как у многих полихет.

У большинства раков изменение нервной системы происходило в двух направлениях. Во-первых, брюшные нервные стволы сблизались, правый и левый ганглий каждого сегмента слились, вследствие чего поперечные комиссуры между ними исчезли, и только двойственность продольных перемычек между ганглиями соседних сегментов напоминает о парном происхождении брюшного нервного ствола. Образовалась так называемая брюшная нервная цепочка (рис. 262, Б). Второе изменение —

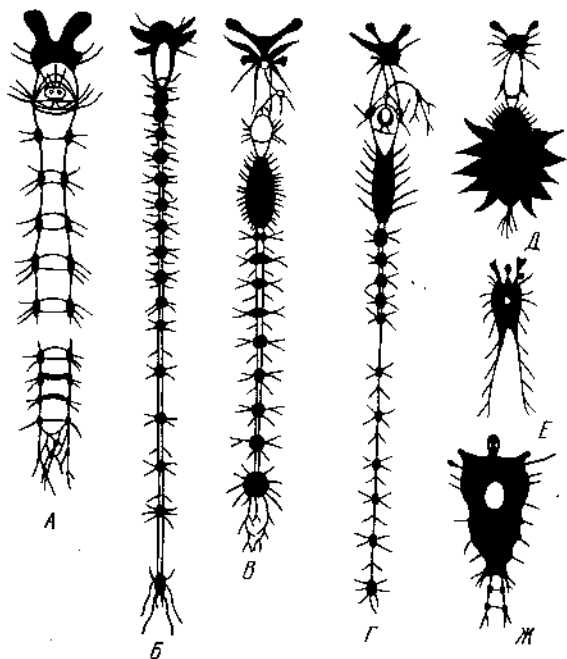


Рис. 262. Типы строения центрального нервного аппарата ракообразных (по Гизбрехту). А — отр. Anostraca; Б — отр. Euphausiacea; В — отр. Stomatopoda; Г — отр. Decapoda — длиннохвостые Macruga; Д — отр. Decapoda — крабы; Е — отр. Soropoda; Ж — подкл. Ostracoda

продольная концентрация нервной цепочки. По мере наступающего у разных групп раков тесного слияния отдельных сегментов тела друг с другом произошло сближение ганглиев в продольном направлении, укорачивание продольных стволов и слияние воедино нервных узлов, принадлежащих разным сегментам (рис. 262, Б, В). Так, у речного рака, несмотря на состав тела из 18 сегментов, вне головного мозга, иннервирующего антеннулы и антенны, т. е. в составе брюшной нервной цепочки, остается всего 12 нервных узлов, а именно: подглоточный узел (продукт слияния ганглиев, отвечающих трем парам ротовых конечностей и трем парам ногочелюстей), 5 грудных узлов (отвечающих такому же числу сегментов ходных ног) и 6 брюшных ганглиев, причем последний из них иннервирует не только свой сегмент, но и тельсон (рис. 262, Г). Очень далеко заходит концентрация нервной системы у крабов (рис. 262, Д); у них имеются лишь две нервные массы — головной мозг и общая масса в груди, образовавшаяся в результате слияния всех первых узлов брюшной цепочки. Значительная степень концентрации нервной системы свойственна также веслоногим ракам (отр. Coeperoda) и ракушковым ракам (подкл. Ostracoda), у которых образуется ком-

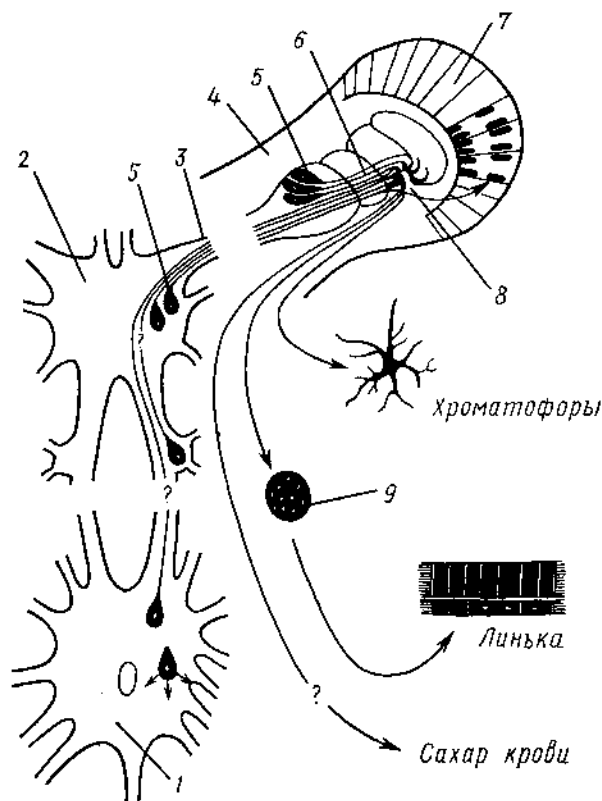


Рис. 263. Схема нейросекреторной системы синусовой железы краба (из Велша):

1 — брюшная ганглиозная масса, 2 — головной мозг, 3 — зрительный нерв, 4 — глазной стебелек, 5 — нейросекреторные клетки, 6 — отростки нейросекреторных клеток, 7 — сложный глаз, 8 — синусовая железа, 9 — эндокринная железа

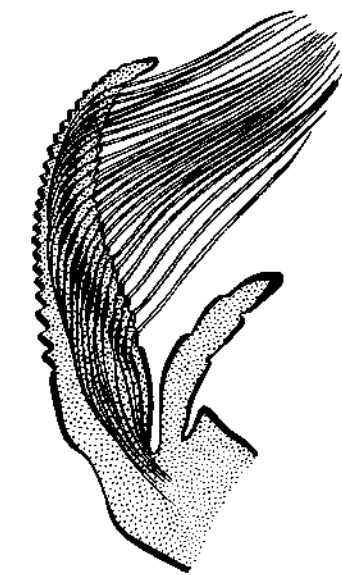


Рис. 264. Продольный разрез через антеннулу глубоководного краба *Geryon affinis* (из Дофлейна).

Каждый волосок получает нервное волокно от нервной клетки у своего основания

пактная ганглиозная масса, пронизанная каналом пищеварительной системы (рис. 262, Е, Ж).

Строение головного мозга раков довольно сложно: он состоит из парных долей — протоцеребрума и дейтоцеребрума. Обычно с головным мозгом сливаются и смещающиеся вперед ганглии сегмента антенн II. В этом случае образуется третий отдел мозга — тритоцеребрум. От протоцеребрума к глазам направляются зрительные нервы. По ходу последних выделяются ганглиозные скопления нервных клеток. Антеннулы иннервируются от дейтоцеребрума. Нервы к антеннам II чаще всего отходят от окологлоточных коннективов. У раков имеется хорошо развитая симпатическая нервная система, главным образом иннервирующая кишечник. Она состоит из церебрального отдела и непарного симпатического нерва. По ходу последнего располагается несколько ганглиев.

У ракообразных, как и у других членистоногих, в состав нервной системы входят специальные клетки, способные выделять особые гормоны — нейросекреты. Последние поступают в гемолимфу и влияют на деятельность отдельных органов, обмен веществ, процессы линьки, метаморфоза и т. д. Нейросекреторные клетки раков расположены в различных частях протоцеребрума, тритоцеребрума и ганглиев брюшной нервной цепочки. Важную роль играют нейросекреторные клетки, образующие группы по ходу зрительного нерва (рис. 263). Секрет этих клеток по отросткам поступает в особое образование — синусовую железу, а отсюда в гемолимфу.

Органы чувств хорошо развиты. Чувство осязания приурочено только к определенным точкам покровов, а именно к части волосков и щетинок на поверхности антеннул, антенн и других конечностей. У основания таких чувствительных волосков под гиподермальным эпителием лежат биполярные нервные клетки. Несколько измененные, отличающиеся особенно проницаемой кутикулой волоски на антеннулах многих раков являются органами химического чувства (рис. 264). Органы равновесия встречаются у ракообразных сравнительно редко. Однако у большинства десятиногих раков в основном членике антеннул имеется статоцист — глубокое впячивание покровов, усаженное внутри нежными перистыми чувствительными волосками (рис. 265). Чаще всего впячивание непосредственно сообщается с внешней средой, в него легко попадают мел-

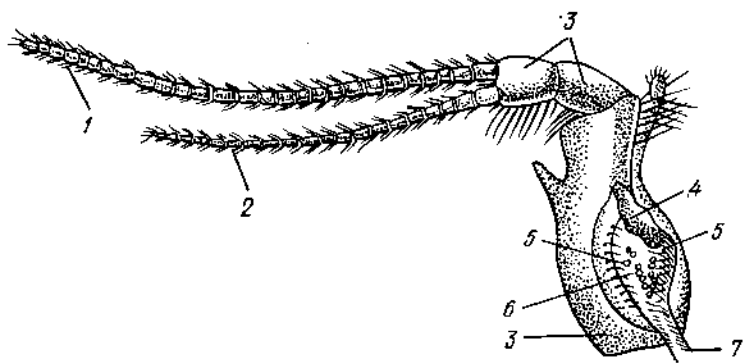


Рис. 265. Антеннула речного рака (из Шимкевича):

1 и 2 — два жгута усика, 3 — основные членики, 4 — отверстие ямки статоциста, 5 — чувствительные волоски на дне статоциста, 6 — песчинки внутри статоциста, 7 — нерв. Оба жгута усажены осязательными и обонятельными волосками

кие песчинки, играющие роль «слуховых камешков», или «статолитов». При линьке хитиновая выстилка и статолиты открытых впячиваний удаляются, и животное набирает новый запас песчинок либо при помощи клешней, либо засовывая голову многократно в песок. Кроме декапод статоцистами обладают и некоторые другие высшие раки.

Особенно интересны у ракообразных глаза, встречающиеся в двух формах. Во-первых, нередко имеется непарный лобный глаз, называемый часто науплиальным глазом потому, что он характерен для личинки науплиуса, хотя встречается и у взрослых раков. Науплиальный глаз лежит между основаниями антеннул и представляет собой продукт слияния 2 или даже 4 глазных бокальчиков, состоящих из одного слоя ретиальных клеток (рис. 266, А). Каждый бокальчик окружен как бы шапочкой темного пигмента. Выемку бокала, обращенную к поверхно-

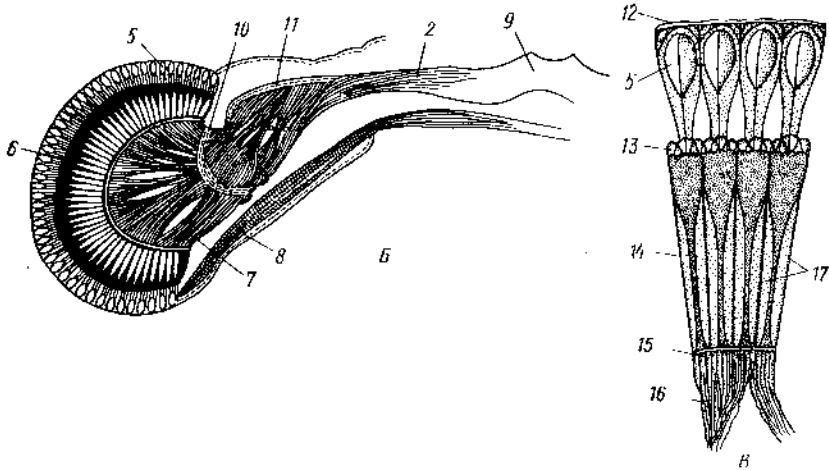
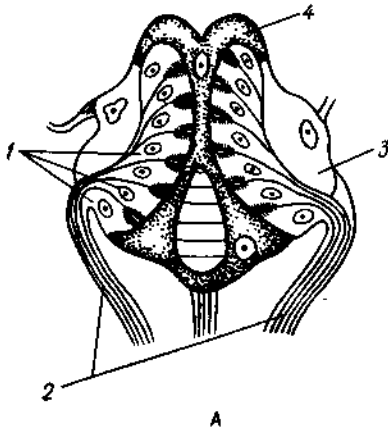


Рис. 266. Органы зрения ракообразных. А — схема строения непарного глазка *Cypris* (из Бючли); Б — разрез через сложный глаз жабронога *Branchipus* (из Клауса); В — участок разреза через сложный глаз:

1 — ретиальные клетки, 2 — зрительный нерв, 3 — хрусталик, 4 — пигментные клетки, 5 — хрустальные конусы, 6 — слой ретиальных и пигментных клеток, 7 — нервные волокна, 8 — мускул глазного стебелька, 9 — мозг, 10, 11 — ганглиозные скопления нервных клеток, 12 — хитиновая прозрачная кутикула, 13 — дистальные части ретиальных клеток, 14 — ретиальные клетки, 15 — базальная мембрана, 16 — нервные волокна, отходящие от базальной части ретиальных клеток, 17 — прослойки пигмента между отдельными омматидиями

сти тела, занимает светопреломляющий хрусталик. Глаз имеет инвертированное строение, так как нервные волокна отходят от концов ретиальных клеток, обращенных в полость глазного бокала.

Во-вторых, большинство раков обладает парой сложных, или фасетированных, глаз (рис. 266, Б), очень характерных для большинства членистоногих. Каждый такой глаз содержит множество мелких глазков, или омматидиев (у речного рака их больше 3000), тесно сближенных и отделенных друг от друга лишь тонкими прослойками пигмента.

Омматидий (рис. 266, В), в свою очередь, состоит из сложно устроенного светопреломляющего аппарата, группы чувствительных ретинальных клеток, от которых отходят нервные окончания, дающие начало зрительному нерву, и экранирующих пигментных клеток¹.

Сложные глаза часто сидят на особых подвижных выростах головы, стебельках. У различных представителей раков могут быть во взрослом состоянии следующие комбинации глаз: 1) только науплиальный глаз

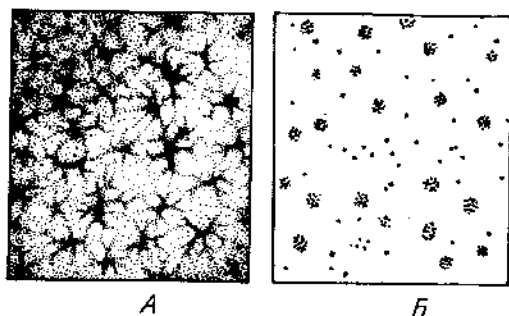


Рис. 267. Действие гормона синусовой железы на хромотофоры креветки *Leander*. А — пигментные клетки; В — посветлевшие под влиянием гормонов пигментные клетки (из Ганшт-рема)

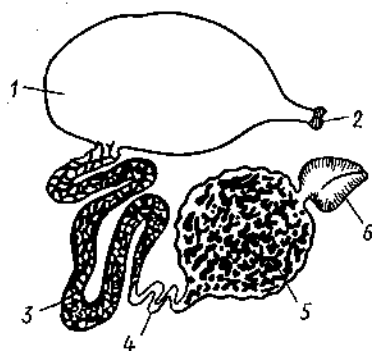


Рис. 268. Антеннальная железа речного рака (из Бальса):

1 — мочевого пузыря, 2 — выделительная пора, 3, 4, 5 — различные участки канала, 6 — целомический мешочек

(отр. *Soropoda*, большинство представителей подкл. *Ostracoda*), 2) только сложные глаза (многие высшие раки), 3) и те и другие вместе (многие листоногие раки и др.).

Интересно, что у некоторых ракообразных зрительные восприятия определенных световых раздражений необходимы для побуждения нейросекреторных клеток к выделению гормонов, влияющих на окраску тела. Давно известна способность некоторых креветок и крабов временно изменять цвет тела в зависимости от фона окружающей среды. Способность эта зависит от перемещения зерен окрашенного пигмента в цитоплазме особых крупных клеток-хромотофоров, находящихся под покровами. Когда зерна равномерно рассеяны по всей клетке, она окрашена в тот или иной цвет в зависимости от цвета пигмента, при концентрации последнего в центре клетки она бледнеет (рис. 267). Деятельность пигментных клеток регулируется нейросекретом, продуцируемым синусовыми железами (см. рис. 263). Таким образом, зрительные раздражения через нервную систему действуют на работу синусовых желез, а выделяемые ими гормоны распространяются кровью по всему телу и вызывают (на светлом фоне) концентрацию пигментных зерен в хромотофорах, приводящую к общему посветлению тела. Такое изменение окраски — приспособление защитного характера.

Выделительная система раков почти утратила метамерный характер. Имеются 2 пары выделительных железистых органов — видоизмененных целомодуктов. Строение обеих пар приблизительно одинаково. Каждый орган состоит из концевой мешочки и отходящего от него извитого канала с железистыми стенками; канал делает несколько петлеобразных

¹ Более подробно вопрос о строении сложного глаза и его функциональных особенностях будет рассмотрен в главе о насекомых — с. 360.

изгибов и затем открывается наружу, иногда образуя перед этим заметное расширение — мочевого пузырька (рис. 268). Одна пара открывается у основания антенн (антеннальные железы), другая — у основания второй пары нижних челюстей (максиллярные железы). Установлено, что концевой слепо замкнутый мешочек представляет собой сохранившийся от эмбрионального состояния участок целома, а отверстие, сообщающее пузырек с каналом, — воронку целомодукта, только лишенную мерцательных ресничек. Лишь в очень редких случаях (отр. *Leptostraca*) обе пары выделительных желез присутствуют одновременно. Обыкновенно же одна из них функционирует на личиночных стадиях и потом редуцируется, заменяясь во взрослом состоянии другой. При этом все раки, кроме подкл. *Malacostraca*, во взрослом состоянии имеют максиллярные железы, а *Malacostraca* — антеннальные железы.

Половая система. Громадное большинство раков раздельнополы. Нередко имеется явственный половой диморфизм. Так, у самцов либо антеннулы, либо антенны могут превращаться в хватательные органы для удерживания самки (см. рис. 277, Б). Конечности, расположенные близко к половым отверстиям, становятся копулятивными органами: таковы I и II пары брюшных ножек речного рака (у самки I пара рудиментарна) (см. рис. 252). У низших форм самцы нередко значительно мельче самок. Иногда разница столь велика, что можно говорить о карликовых самцах, например, у некоторых паразитических форм, а также у ряда представителей отряда усоногих раков *Cirripedia*, ведущих сидячий образ жизни. Кроме того, у последних часто развивается настоящий гермафродитизм (с. 319).

В наиболее примитивных случаях половые железы парны: это два мешка, сообщающиеся с внешней средой при помощи половых протоков. Гораздо чаще обе гонады полностью или частично сливаются, но протоки их всегда остаются парными (рис. 269). Яйцеводы имеют вид коротких трубок с железистыми стенками, выделяющими вокруг яиц плотную скорлупу. Нередко у самок имеются еще особые семяприемники, лежащие вблизи, но независимо от женских половых отверстий. Через специальное копулятивное отверстие в семяприемники вводится при половом акте семя самца и хранится там до момента выхода яиц из женских половых отверстий, когда, собственно, и наступает оплодотворение. Семяпроводы иногда расширяются в семенные пузырьки и тоже обладают железистыми стенками. Выделениями последних живчики склеиваются в большие, одетые оболочкой пакеты — сперматофоры. При копуляции сперматофоры или вводятся самцом в половые отверстия самки, или только подвешиваются к ним. Положение половых отверстий у раков варьирует: у всех высших раков они находятся у самок на 6-м, а у самцов на 8-м грудном сегменте (см. рис. 252).

Большинство раков обнаруживает заботу о потомстве, вынашивая яйца приклепными либо к половым отверстиям (яйцевые мешки отр. *Soropoda*; см. рис. 282), либо к конечностям брюшка (отр. *Decapoda*) и т. п. Плодовитость раков различна.

У раков, обладающих типичными живчиками, оплодотворение совершается обычным путем. Отметим колоссальную длину сперматозоидов у некоторых раков; у представителей отр. *Ostracoda* длина живчиков достигает 6 мм (самые длинные сперматозоиды во всем животном мире), превышая в 10 раз длину самого животного.

У многих *Malacostraca*, однако, сперматозоиды имеют причудливую форму и совершенно неподвижны (рис. 270). Так, у *Galathea* (из отр. *Decapoda*) живчик состоит из двух овальных мешков (один из них на конце заострен), соединенных узким пояском, от которых отходят в одну

сторону 3 длинных отростка. Головке обыкновенных спермиев отвечает вздутая и заостренная половина, хвостовому отделу — другой овальный мешочек, или «хвостовая капсула». Попадая в половые протоки самки, живчики зацепляются за проходящие мимо яйца своими отростками и устанавливаются на поверхности яйца, как на треножнике, направляясь

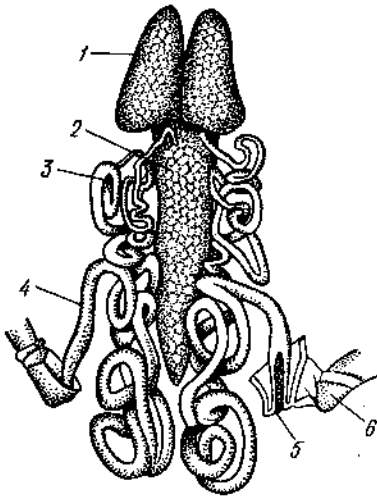


Рис. 269. Мужской половой аппарат реинового рака (из Гексли):

1 — парная часть семенника, 2 — непарная часть семенника, 3 — семяпровод, 4 — семявыносящий канал, 5 — половое отверстие, 6 — основание задней грудной ноги

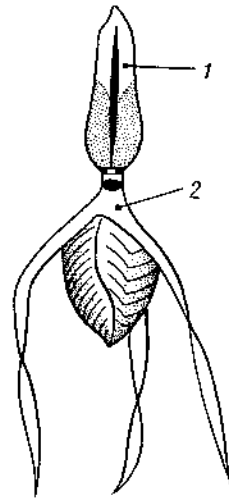


Рис. 270. Живчик десятиногого рака *Galathea*. Головка живчика обращена книзу (по Кольцову):

1 — хвостовая капсула, отвечающая хвостовой нити обыкновенных живчиков, 2 — шейка с тремя отростками

головкой в сторону яйца. В это время на заднем конце хвостовой капсулы открывается особое отверстие, через которое окружающая жидкость проникает внутрь капсулы. Внутри нее находится студенистое вещество, которое жадно впитывает влагу, разбухает и в конце концов с силой выстреливается из заднего отверстия, не помещаясь более внутри капсулы. Это важный момент: вследствие происшедшего «взрыва» капсулы живчик получает обратный толчок и вонзается заостренной головкой в яйцо. После этого хвостовая капсула и отростки отбрасываются, головка же целиком проникает внутрь яйца.

Развитие. Яйца ракообразных обычно богаты желтком (рис. 271). Когда желтка мало (некоторые *Soropoda* и др.), дробление бывает полное, неравномерное и детерминированное, чем напоминает дробление кольчатых червей. В таких случаях еще на очень ранних стадиях одна из клеток, делясь, дифференцируется на клетку, дающую начало энтодерме, и на мезодермальный телобласт.

Однако у большинства раков обилие желтка изменяет характер дробления; оно становится частичным и поверхностным (рис. 271). Ядро яйца последовательно делится на 2, 4, 8 и более ядер без соответствующего деления самой клетки. Эти ядра уходят затем на периферию яйца, располагаются там в один слой, и вокруг каждого ядра обособляется участок цитоплазмы в виде небольшой клетки. Центральная масса

желтка остается неразделенной, и только поверхность ее одета одним слоем клеток. Отсюда частичное дробление такого типа называется поверхностным. Такая стадия отвечает бластуле, первичная полость которой заполнена желтком. Часть клеток бластулы на будущей брюшной стороне зародыша уходит под наружный слой и дает начало энтодерме

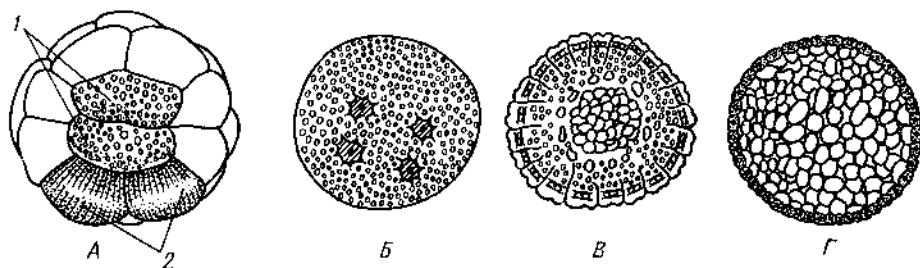


Рис. 271. Дробление яйца ракообразных (из Давидова). А — детерминированное дробление *Euphausia*; Б—Г — три стадии поверхностного дробления краба *Dromia* (Г — стадия, отвечающая бластуле, но заполненная желтком): 1 — энтодерма, 2 — первичные мезодермальные клетки

и мезодерме. Вследствие этого на брюшной стороне получается многослойная клеточная пластинка — зародышевая полоска. Поверхностный слой ее образован эктодермой, более глубокие слои представляют мезодерму, а самый глубокий слой, прилегающий к желтку, — энтодерму.

Формирование зародыша происходит главным образом за счет зародышевой полоски, начинающей сегментироваться, причем самый передний и мощный участок ее дает начало парным головным долям, за счет которых возникают сложные глаза. Позади долей первыми заклады-

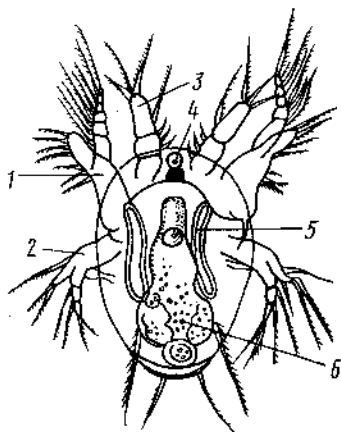


Рис. 272. Личинка науплиус циклопа *Cyclops* (отр. Сорерода) (по Клаусу):

1 — антенна, 2 — мандибула, 3 — антеннула, 4 — науплиальный глаз, 5 — антеннальная выделительная железа, 6 — кишечник

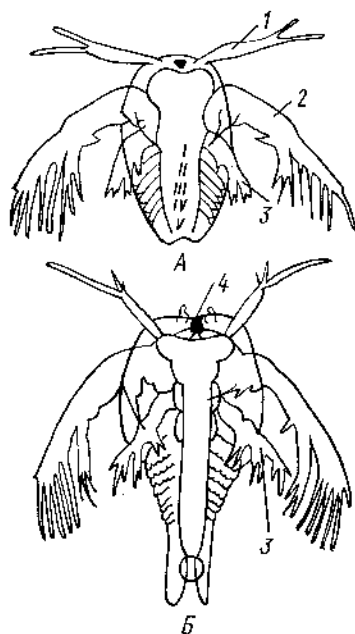


Рис. 273. Личинка щитня *Aphis*. А — науплиус с зачатками пяти сегментов (I—V); Б — личинка с семью еще безногими сегментами (по Клаусу):

1 — антеннула, 2 — антенна, 3 — мандибула, 4 — науплиальный глаз

ваются зачатки головной лопасти (акрона) и двух передних сегментов: антеннального и мандибулярного. Мезодерма зародыша в некоторых случаях складывается в два ряда целомических мешков (как у кольчатых червей), которые впоследствии, однако, разрушаются. Клетки их идут на построение мезодермальных органов (мышц, сердца и т. д.), а полости сливаются с остатками первичной полости тела, образуя полость смешанного происхождения — миксоцель. Иногда сегментация мезодермы у раков утрачивает свою отчетливость, а формирования ясного целома вообще не происходит.

Дальнейшее развитие у большинства ракообразных сопровождается метаморфозом различной сложности. У многих низших форм, например у листоногих раков — *Phyllopora*, дело идет так. Зародыш развивает часть конечностей и выходит из яйцевой оболочки в виде личинки. Типичная исходная стадия метаморфоза — планктонная личинка науплиус (рис. 272), столь же характерная для раков, как трохофора для *Polychaeta*. Овальное тело науплиуса обнаруживает свою метамерию присутствием трех пар придатков: антеннул, антенн и жвал. Принадлежащие головной лопасти антеннулы с самого начала простые, тогда как прочие две пары, представляющие конечности, снабжены двумя ветвями. Антенны у науплиуса лежат еще на брюшной стороне тела, по бокам рта, и своими основаниями участвуют в собирании пищи; на переднюю сторону головы они перемещаются позднее, чем доказывается их происхождение от обыкновенных ходных конечностей, постепнно передвинувшихся вперед и изменивших также и функцию. Жвалы лежат позади антенн и сначала служат почти исключительно для плавания. Тело личинки, следовательно, слагается из головной лопасти (акрона), несущей глаз и антеннулы, и двух сегментов: антеннального и мандибулярного. Кроме того, сзади лежит еще анальная лопасть с порошицей.

Личинка имеет кишечник, головной мозг и два брюшных ганглия, науплиальный глаз и одну пару выделительных органов (чаще — антеннальные железы). Между сегментом мандибул и анальной лопастью находится также несегментированная зона роста. За счет этой зоны идет образование недостающих сегментов тела. Науплиус растет в длину.

В зоне роста в направлении спереди назад намечаются границы между новообразующимися сегментами (рис. 273), а затем закладываются в виде бугорков и их конечности. Так, сначала обособляются сегменты обеих пар

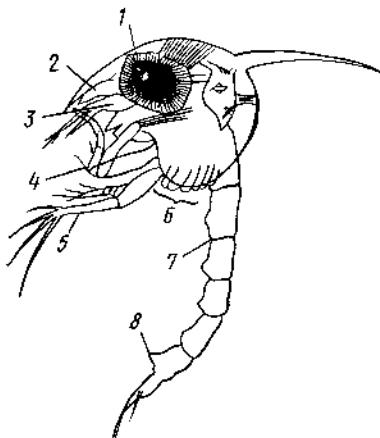


Рис. 274. Личинка зоеа краба *Maja* (по Клаусу):

1 — сложный глаз, 2 — антеннула, 3 — антенна, 4, 5 — ногочелюсти, 6 — зачатки грудных ног, 7 — брюшко, 8 — последняя пара брюшных ножек

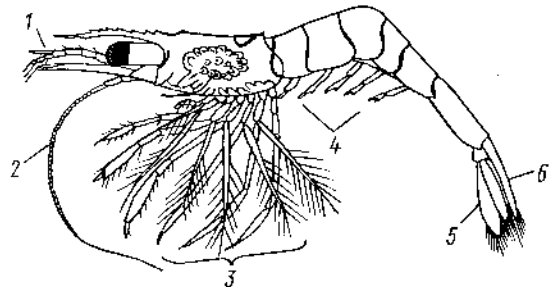


Рис. 275. Мизидная личинка креветки *Pandalus* (по Сарсу):

1 — антеннула, 2 — антенна, 3 — грудные конечности, 4 — брюшные ножки, 5 — хвостовая плавательная ножка, 6 — тельсон

нижних челюстей и передние грудные (стадия метанауплиуса), затем остальные грудные и позднее всего брюшные. Через известные промежутки времени личинка испытывает линьку, причем каждая линька приближает ее к состоянию взрослого животного. Постепенно дифференцируются парные глаза, конечности принимают окончательный вид, число сегментов становится полным, и метаморфоз заканчивается.

У высших раков в случаях наиболее примитивного и полного развития, например у некоторых креветок (из отр. Decapoda), процесс начинается так же. Из яйца выходит науплиус и постепенно превращается в метанауплиуса. Далее следует стадия, очень характерная для развития высших раков. Это зоеа (zoea). Так называют личинку (рис. 274) с развитыми ротовыми конечностями и ногочелюстями, а также с зачатками грудных ножек, сформированным брюшком, но имеющим пока лишь последнюю пару конечностей. Кроме того, стадия зоеа определяется по закладке пары фасетированных глаз. Следующая стадия метаморфоза характеризуется полным развитием грудных ног, которые имеют двуветвистую форму, и закладкой брюшных конечностей — мизидная стадия (рис. 275). После линьки мизидная личинка превращается в молодого сформированного рака.

Однако у значительного большинства представителей отр. Decapoda метаморфоз сильно укорачивается — часть его протекает внутри яйца. Так, у многих форм (например, у крабов) из яйца вылупляется прямо зоеа, а у речного рака и многих других пресноводных высших раков метаморфоз подавляется и все развитие зародыша протекает внутри яйцевой оболочки. Из яйца выходит миниатюрная копия материнского организма. Развитие в этом случае становится прямым и сводится к постепенному росту организма, протекающему с помощью линек.

Линька раков, как и других членистоногих, — сложный процесс, включающий не только морфологические, но и физиологические изменения организма. Наиболее детально он изучен у высших раков. В период, предшествующий линьке, в тканях и гемолимфе линяющего животного накапливается ряд органических (липиды, белки, витамины, углеводы и т. д.) и минеральных соединений. У речного рака, например, в гиподерме откладывается гликоген, минеральные соли — в клетках печени и в особых образованиях, называемых «жержновками». Последние имеют вид округлых твердых бляшек и локализируются в стенках желудка. Частично все эти вещества поступают из старой кутикулы, которая постепенно истончается за счет растворения внутренних слоев. Возрастает интенсивность обменных процессов в организме, о чем свидетельствует усиленное потребление кислорода.

Одновременно клетками гиподермы начинает выделяться вещество новой кутикулы. Последняя постепенно утолщается, но сохраняет гибкость и эластичность. Необходимые для построения кутикулы материалы: некоторые углеводы, липиды и другие вещества — черпаются из гемолимфы и тканей, где их содержание непосредственно перед линькой заметно возрастает, а затем постепенно снижается. Момент линьки заключается в том, что старый кутикулярный покров лопается и через образовавшуюся щель животное выбирается наружу, оставляя пустой кутикулярный чехол — экзувий. Быстрое увеличение размеров тела у перслинявшего рака обусловлено изменениями в водном обмене, которые приводят к накоплению воды в тканях и набуханию последних. Увеличение объема тканей и органов за счет деления клеток имеет место только между линьками. Через некоторое время после сбрасывания экзувия в новых покровах откладываются минеральные соли, и кутикула быстро твердеет.

Весь процесс линьки находится под строгим контролем гормональной системы (см. рис. 263). Важную роль играют нейросекреторные клетки, связанные с синусовой железой (с. 303), и небольшая эндокринная железа, расположенная в головном отделе. Последняя продуцирует гормоны, запускающие и ускоряющие процесс линьки. В нейросекреторных клетках глазных стебельков образуются гормоны, подавляющие деятельность этой железы и тем самым препятствующие наступлению линьки. Особенно много этих «тормозных» гормонов вырабатывается в постлиночный и межлиночный периоды. В последующем, однако, количество их уменьшается, деятельность головной эндокринной железы активизируется и начинается подготовка к очередной линьке.

В регуляции и координации всех процессов, связанных с линькой, помимо гормонов, принимают участие и другие гормоны.

Классификация и биология. Класс Ракообразные — Crustacea делится на 5 подклассов: жаброногие раки — Branchiopoda, цефалокариды — Cephalocarida, максиллоподы — Maxillopoda, ракушковые раки — Ostracoda, высшие раки — Malacostraca.

ПОДКЛАСС I. ЖАБРОНОГИЕ РАКИ (BRANCHIOPODA)

Наиболее примитивные ракообразные с непостоянным числом сегментов. Голова с грудными сегментами не срастается. Листовидные грудные ножки служат для движения, дыхания и направления пищи ко рту. У большинства гетерономность сегментации выражена относительно слабо. На конце брюшка имеется хорошо развитая вилочка.

Подкласс распадается на два отряда: жаброноги — Anostraca и листоногие раки — Phyllopoda.

Отряд I. Жаброноги (Anostraca). Примитивные ракообразные с длинным, почти гомономно сегментированным телом без головного щита — карапакса (рис. 276). Имеют первичную голову — протоцефалон (с. 293) и свободные челюстные сегменты. Голова несет науплиальный и фасетированные глаза. Грудь из 11—19 сегментов, снабженных одинаковыми двуветвистыми листовидными ножками. 8-члениковое брюшко лишено конечностей и заканчивается хорошо развитой вилочкой. Нерв-

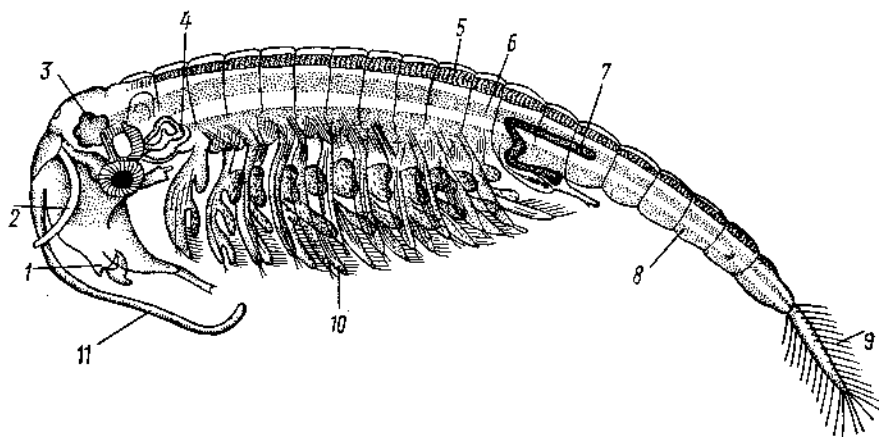


Рис. 276. Самец жабронога *Branchipus stagnalis* (из Гештекера и Ортмана): 1 — антенна, 2 — антеннула, 3 — печеночный вырост кишки, 4 — максиллярная железа, 5 — сердце, 6 — кишка, 7 — семеник, 8 — брюшко, 9 — вильчатая вилочка, 10 — грудные ножки, 11 — головной придаток

ная система в виде брюшной нервной лестницы. Сердце длинное, с многочисленными остиями.

Около 180 видов жаброногов (размеры их не превышают 2 см) обитают почти исключительно в пресных водах. Характерные представители — виды родов *Branchipus* (рис. 276), *Pristocephalus* и т. д. Часто встречаются во временных лужах, остающихся на полях после таяния снега. Лишь *Artemia salina* (рис. 277) обитает в осолоненных водоемах степной и полупустынной зон: лиманах, соленых озерах.

Яйца большинства жаброногов поступают в особый яйцевой мешок, а затем выбрасываются в воду. Они отличаются высокой устойчивостью к неблагоприятным условиям среды. Жизнеспособные яйца могут разноситься ветром на большие расстояния.

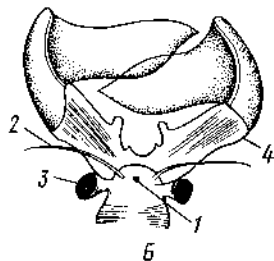
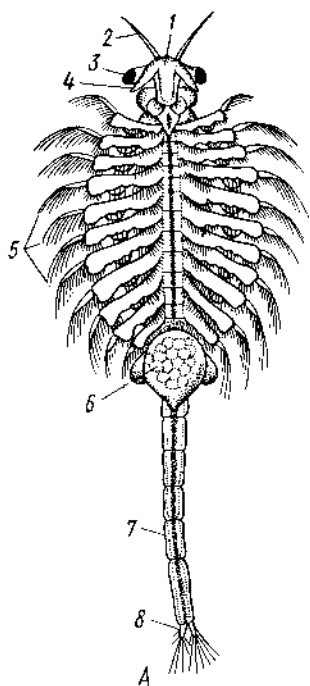


Рис. 277. Жаброногий рак *Artemia salina*. А — внешний вид самки (из Бронштейна); Б — головка самца (из Дэдэй):

1 — науплиальный глаз, 2 — антеннула, 3 — фасетированный глаз, 4 — антенна, 5 — грудные ножки, 6 — яйцевой мешок, 7 — брюшко, 8 — вилочка

Отряд 2. Листоногие раки (Phyllopoda). По общему уровню организации листоногие раки близки к предыдущему отряду, но отличаются слитной головой и развитием мощного карапакса, имеющего вид плоской двускатной крыши или двустворчатой раковины и закрывающего все или почти все тело. Грудь у примитивных представителей состоит из многочисленных сегментов, несущих одинаковые двуветвистые ножки, но у специализированных форм испытала значительное сокращение числа сегментов. Листовидные конечности служат одновременно для плавания, дыхания и препровождения пищи ко рту. Брюшко обнаруживает тенденцию к редукции. Имеется науплиальный глаз и фасетированные глаза.

Отряд Phyllopoda объединяет 3 подотряда: щитни — Notostraca, раковинные листоногие раки, или конхостраки, — Conchostraca и ветвистоусые раки, или водяные блохи, — Cladocera.

Подотряд 1. Щитни (Notostraca). Карапакс в виде плоского крышеобразного щита, оставляющего значительную часть брюшка свободным. Грудь состоит из многих (до 40) сегментов, первые 10 грудных сегментов несут по паре ножек, причем первая и в меньшей степени вторая пары ног резко отличаются от прочих тем, что на них располагаются длинные питевидные придатки, несущие чувствительную функцию. Следующие грудные сегменты несут каждый от 4 до 6 пар ножек. Это удивительное явление у других членистоногих не встречается. Общее число грудных ног достигает 70 пар. Брюшко состоит из нескольких лишенных конечностей сегментов и заканчивается вилочкой с двумя длинными чувствительными жгутами.

Щитни питаются кусочками детрита, который они взмучивают со дна, и мелкими животными. Пища захватывается жевательными отростками всех ножек и передается затем по брюшному желобку, расположенному между

ножками, ко рту. Этот древний способ питания характерен также для трилобитов (с. 399). Щитни размножаются партеногенетически. Они обитают в мелких, хорошо прогреваемых пресноводных водоемах и часто появляются внезапно в больших количествах после обильных дождей.

Яйца щитней, так же как и у жаброногов, легко переносят высыхание, промерзание и переносятся ветром.

Известно 9 родов *Nostraca*. В СССР обычны *Triops cancriformis* (рис. 278) и весенний щитень *Lepidurus apus*.

Подотряд 2. Раковинные листоногие раки (*Conchostraca*). Мелкие ракообразные. Карапакс в виде обызвествленной двустворчатой раковины, закрывает все тело. Обе створки соединяются с телом животного в области сегмента максилл II, в этой же области лежит мускул-замыкатель. Антеннулы малы, антенны снабжены двумя длинными ветвями. Грудь состоит из 10—32 сегментов, несущих двуветвистые конечности. Брюшко рудиментарно.

Известно около 150 видов *Conchostraca*; в большинстве это обитатели мелких пресноводных, часто пересыхающих водоемов. Конхотраки — плохие пловцы и большей частью роются в грунте.

Обычно в природе встречаются и самки и самцы, однако у всех видов семейства *Limnadii-*

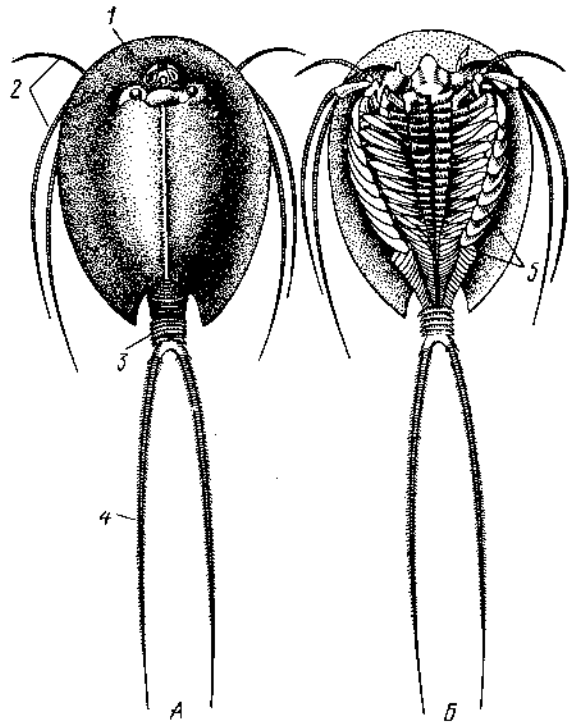


Рис. 278. Щитень *Triops cancriformis* (из Бирштейна). А — вид со спинной стороны; Б — вид с брюшной стороны:

1 — глаз, 2 — нитевидные придатки первой пары грудных ножек, 3 — брюшко, 4 — вилочка, 5 — грудные ножки

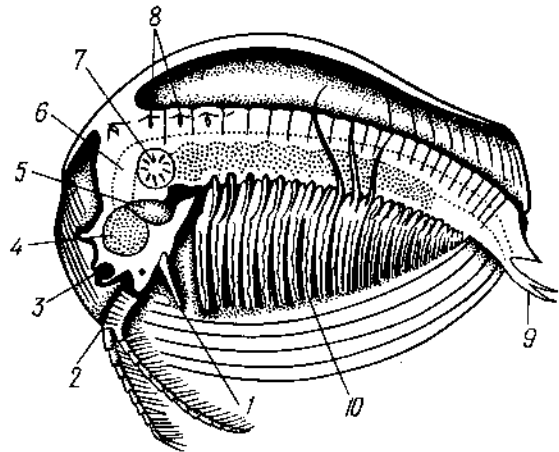


Рис. 279. Листоногий раковинный рачок *Limnadia lacustris*. Левая створка раковины и левая антенна удалены (по Новикову):

1 — антеннула, 2 — антенна, 3 — сложный глаз, 4 — железистый придаток кишки, 5 — мандибула, 6 — кишка, 7 — мускул-замыкатель, 8 — остии сердца, 9 — вилочка, 10 — грудные ножки

дае, например у обычной *Limnadia lacustris*, известны только партеногенетические самки (рис. 279). Яйца вынашиваются самкой между спинной стенкой тела и раковиной; они покрыты толстой оболочкой и стойки к промерзанию и высушиванию.

Подотряд 3. Ветвистоусые раки, или водяные блохи (*Cladocera*). Ветвистоусые раки — мелкие планктонные организмы.

У большинства ветвистоусых тело заключено в двустворчатую раковину, уплощенную с боков, голова выдается вперед, нередко образуя, например у дафнии — *Daphnia* (см. рис. 255), направленный на брюшную сторону клювообразный вырост. На голове находится непарный крошечный паупляльный глаз, а также большой фасеточный глаз, образовавшийся слиянием пары сложных глаз. Антеннулы небольшие, но антенны сильно развиты, двуветвистые и служат для плавания. Грудь сильно укорочена и состоит из 4—6 сегментов. Грудные ножки листовидны. У большинства ветвистоусых ножки служат для отфильтровывания мелких пищевых частиц из воды и снабжены многочисленными перистыми щетинками. На ножках расположены жаберные лопасти, выполняющие дыхательную функцию. Брюшко не расчленено, подогнуто вперед и заканчивается двумя когтевидными щипами.

К ветвистоусым ракам относится около 400 морских и пресноводных видов. Наиболее распространены: обыкновенная дафния — *Daphnia pulex* (см. рис. 255), босмина — *Bosmina longirostris* и др.

Весной из покоящихся яиц дафний выходят партеногенетические самки, которые девственным путем производят только самок, продолжающих размножаться партеногенетически. Последнее поколение девственных самок производит самцов и покоящиеся яйца, пущающиеся в оплодотворении и дающие после известного периода покоя первое поколение нового цикла, т. е. снова партеногенетических самок. Неоплодотворенные яйца, дающие самок, одеты нежной оболочкой и выплываются самкой в особой выводковой камере, которая помещается между спиной стороной туловища и раковиной животного. Покоящиеся яйца сначала вынашиваются там же, но потом окружаются по одному или по два очень плотной оболочкой (эфиппий). Затем эфиппии откладываются самкой и, если дело происходит осенью, перезимовывают. Таким образом, жизненный цикл дафний очень напоминает таковой колора-ток и так же, как у них, протекает по типу гетерогонии.

У поколений водяных блох, живущих в разное время года, наблюдаются и сезонные (цикломорфические) изменения, выражающиеся в изменении формы головы, длины «клюва», щипов и т. д.

Ветвистоусые имеют большое практическое значение. Это очень важный источник пищи не только для более крупных беспозвоночных, но и для молоди рыб, а также для некоторых ценных пород планктоноядных рыб, например сегов. В связи с этим в последнее время на рыболовных заводах нашей страны практикуется массовое разведение дафний и других ветвистоусых на корм молоди рыб.

ПОДКЛАСС II. ЦЕФАЛОКАРИДЫ (CERHALOCARIDA)

Особую, очень примитивную группу ракообразных составляют открытые лишь в 1957 году обитающие в морском или очень мелкие (до 2,8 мм) цефалокариды.

Эти ракообразные обладают вытянутым телом, состоящим из слитой головы, 10-сегментной груди с ножками и 9-членикового безногого брюшка (рис. 280); на конце тела находится вилочка с двумя длинными

щетинками. Глаз нет, что связано с роющим образом жизни. На голове расположены антеннулы и антенны, причём они лежат позади рта, как простые конечности и как антенны у науплиуса. Мандибулы очень малы. Замечательно, что следующие головные конечности — максиллы I и II — ни строением, ни функционально не отличаются еще от грудных ножек, представляющих типичные двуветвистые конечности. Ножки служат для передвижения, дыхания и проталкивания пищевых частиц к ротовому отверстию.

Самка откладывает яйца в яйцевой мешочек. Из яиц выходит науплиус; лишь после 18 линек достигается взрослое состояние.

В настоящее время известно 4 вида целофалокарид, принадлежащих к 3 родам. Первый представитель *Hutchinsoniella* найден у берегов США в Атлантическом океане, другие виды обнаружены у восточных и западных берегов Северной Америки и у Японских островов.

Целофалокариды сохранили ряд примитивных особенностей, характерных для предков всех ракообразных. Положение антенн позади рта и отсутствие признаков превращения конечностей двух задних сегментов головы в ротовые органы — замечательные и очень древние черты организации. Из конечностей целофалокарид легко выводятся все типы конечностей ракообразных.

ПОДКЛАСС III. МАКСИЛЛОПОДЫ (MAXILLOPODA)

Объединяет свободноживущих, ведущих сидячий образ жизни, и паразитических ракообразных, грудь которых состоит из 6 сегментов и лишь иногда — из пяти или четырех. Ротовые конечности хорошо развиты и часто используются для отфильтровывания пищевых частиц. Грудные ножки служат для передвижения или для создания токов воды, подносящих пищевые объекты к ротовому отверстию. Они никогда не несут дыхательной функции и не обладают жевательными отростками. Брюшные ножки отсутствуют. К максиллоподам относятся пять отрядов: Мистакокариды (*Mystacocarida*), Веслоногие (*Copepoda*), Карпоеды (*Branchiura*), Усоногие (*Cirripedia*) и Мешкогрудые (*Ascothoracida*).

Отряд I. Мистакокариды (*Mystacocarida*). Эти очень своеобразные и примитивные во многих отношениях крошечные ракообразные были открыты лишь в 1943 г. Обитают в узких пространствах между песчинками пропитанного водой морского песка. Известно всего 3 вида из рода *Derocheilocaris*.

Тело мистакокарид (длиной 0,5 мм) сильно вытянутое, цилиндрическое, складывается из протоцефалона, перасчлененного участка, состоящего из челюстных и двух грудных сегментов, четырех свободных грудных сегментов и сегментирован-

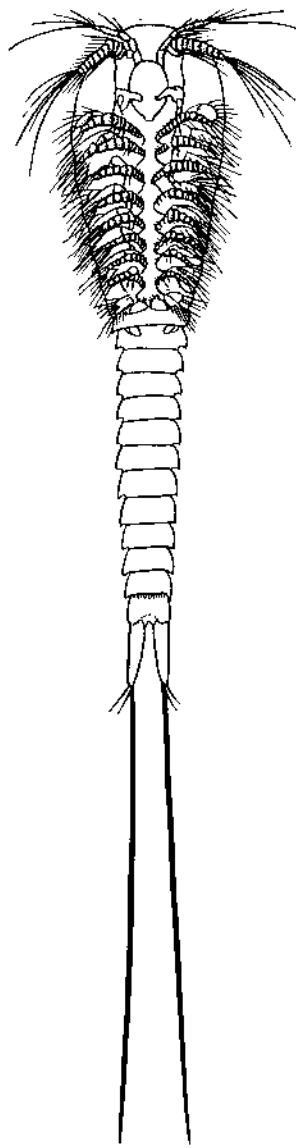


Рис. 280. Целофалокарида *Hutchinsoniella*. Вид с брюшной стороны (из Бирштейна)

ного брюшка (рис. 281). На протоцефалоне расположены обе пары усиков. Нерасчлененный отдел несет ротовые конечности и две пары ногочелюстей. Грудные сегменты снабжены нерасчлененными рудиментарными ножками, шесть брюшных сегментов безногис.

Самая замечательная особенность мистакокарид заключается в необычайно сильном развитии и в примитивном строении головных конеч-

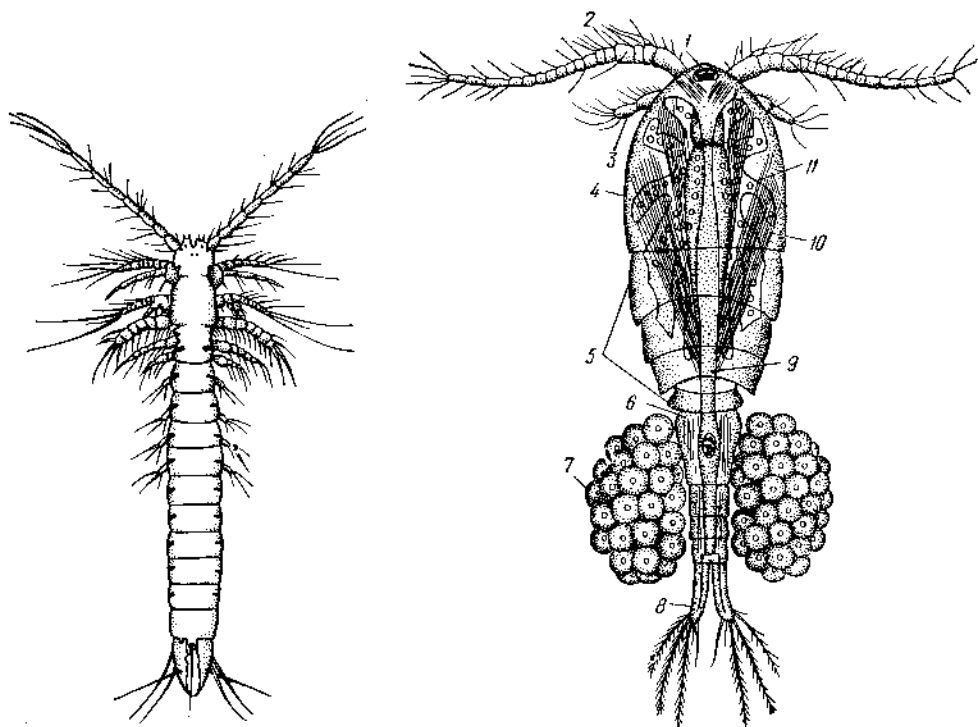


Рис. 281. Мистакокарида *Derocheilocaris remanei* (по Деламару и Шапюи)

Рис. 282. Самка циклопа *Cyclops strenuus* (из Клауса):

1 — глаз, 2 — антеннула, 3 — антенна, 4 — сложная голова, 5 — четыре свободных грудных сегмента, 6 — половой сегмент брюшка, 7 — яйцевой мешок, 8 — вылочка, 9 — кишечник, 10 — продольные мышцы груди, 11 — яичник

ностей. Антенны, верхние и нижние челюсти представлены большими двуветвистыми ножками, которые вместе с ногочелюстями используются для передвижения. При ползании рачок перебирает всеми конечностями, отталкиваясь ими от субстрата.

Питаются мистакокариды мелкими органическими частицами, направляемыми в рот щетинками внутренних краев челюстей и ногочелюстей.

Из яйца выходит науплиус, обладающий уже сегментами нижних челюстей и ногочелюстей, еще лишенных, однако, конечностей. Личинка линяет 9 раз, постепенно превращаясь во взрослое животное.

Отряд 2. Веслоногие (Copepoda). Известно около 1800 видов. Это мелкие, большей частью планктонные рачки с телом, состоящим из сложной головы, в состав которой сзади вошел передний грудной сегмент (нередко этот отдел не совсем точно обозначается как головогрудь), пятичлениковой груди и четырехчленикового брюшка. Антеннулы часто

длинные, иногда длиннее тела, и обычно активно участвуют в плавании, что следует рассматривать как вторичное приспособление к планктонному образу жизни. На сложной голове находится рот, науплиальный глаз, все головные придатки и пара ногочелюстей. Грудные ноги сохраняют примитивную двуветвистую форму и несут плавательные щетинки. Безногое брюшко кончается анальной лопастью с вилочкой.

Отложенные самкой яйца склеиваются в один, чаще в два яйцевых мешка, прикрепленные у основания брюшка. Из яйца вылупляется науплиус, который многократно (до 12 раз и больше) линяет, постоянно приобретая черты взрослого ракообразного.

Многие представители отряда Соперода паразиты (поселяются на различных животных, чаще на рыбах); в таких случаях строение их может подвергаться сильным изменениям.

Веслоногие живут как в пресных водах, так и в морях, нередко составляя существенную часть планктона. Служат пищей для многих водных животных, например планктоноядных рыб.

В пресных водах особенно часты циклопы — представители рода *Cyclops* (рис. 282). Циклопы служат промежуточными хозяевами для паразитов человека, а именно для широкого лентеца и ришты (с. 192, 224).

Паразитические Соперода, например живущий на жабрах пресноводных рыб, похожий на циклопа *Ergasilus* (рис. 283, А), сохранившая еще частично сегментацию *Lamproglena* (рис. 283, Б) и более крупный, но утративший сегментацию *Achteres* (рис. 283, В) — серьезные вредители рыб. Некоторые из паразитических

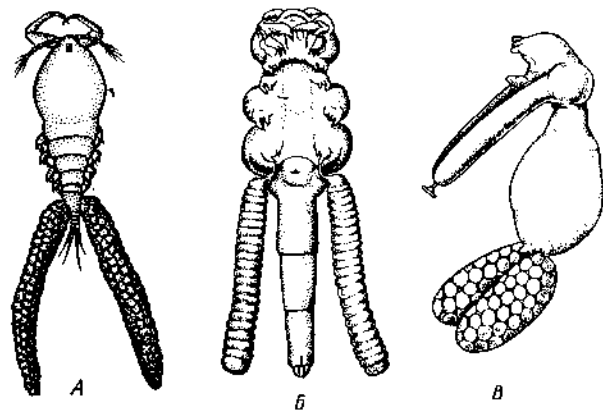


Рис. 283. Самки паразитических веслоногих рачков Соперода с пресноводных рыб. А — *Ergasilus peregirinus*; Б — *Lamproglena compacta* с частичной сегментацией тела и рудиментарными конечностями; В — *Achteres* с несегментированным телом (по Марксвичу)

Соперода, например *Lernaeocera branchialis* (рис. 284), во взрослом состоянии настолько изменяются, что совершенно утрачивают вид ракообразного. Только присутствие двух яйцевых мешков и история развития, содержащая стадию науплиуса, а в дальнейшем стадии, сходные с обыкновенными свободноживущими Соперода, убеждают в том, что *Lernaeocera* — представитель веслоногих.

Отряд 3. Карпоеды (Branchiura). Очень маленький отряд эктопаразитических рачков, живущих на коже рыб. Сильно сплюснены в спинно-брюшном направлении, вся брюшная сторона несколько вогнута. Тело состоит из слитной головы, четырех грудных сегментов и очень короткого цельного брюшка. Антеннулы и антенны образуют небольшие крючко-видные придатки. Мандибулы дают начало тонкому колющему хоботку, а первая пара нижних челюстей преобразуется в две мощные присоски, служащие для прикрепления к хозяину. Наиболее типичное строение сохраняет вторая пара нижних челюстей. Кроме трех науплиальных глазков есть пара сложных глаз.

Большинство усоногих — гермафродиты. Гермафродитизм вызван, очевидно, прикрепленным образом жизни. Вторичность гермафродитизма у Cirripedia доказывается тем, что некоторые виды, например *Alcippe* (рис. 287), еще и теперь раздельнополы, причем самцы их очень малы и сидят в мантийной полости самки, т. е. в пространстве между мантийными складками и собственно телом. Еще интереснее ряд других Cirripedia (*Ibla*, некоторые *Scalpellum*), у которых наряду с крупными гермафродитными особями имеются карликовые «дополнительные» самцы. Они подверглись сильному регрессу (вроде самцов *Rotatoria*), утратили скелет, конечности и сидят в мантийной полости гермафродитных особей. На основании этих фактов можно представить следующую картину становления гермафродитизма у Cirripedia. Сначала Cirripedia были раздельнополы, причем самцы были значительно мельче самок. Затем самки превратились в гермафродитов, но самцы еще сохранились в виде дополнительных самцов. Наконец, у большинства Cirripedia самцы вовсе исчезли и остались только гермафродитные особи.

Усоногие встречаются только в морях. Примерами свободноживущих усоногих служат морские уточки (*Lepas*) и морские желуди (*Balanus*). Морские уточки (см. рис. 286) сидят на длинном мясистом стебле и обладают сплюснутой с боков раковиной, содержащей 5—6 правильно расположенных пластинок. Морские желуди (рис. 288) прикрепляются ко дну широкой подошвой и имеют вид низкой башенки, одетой значительным числом известковых пластинок.

Некоторые виды Cirripedia поселяются на коже акул и китов (*Coronula*), превращаясь в их «квартирантов». Это как бы первый шаг к паразитизму, которым характеризуется особая группа так называемых корнеголовых раков. Последние очень интересны глубоким упрощением строения, вызванным паразитизмом, в частности, исчезновением сегментации, конечностей, органов чувств и кишечника. Характерные представители корнеголовых — саккулина (*Sacculina*) и пельтогастер (*Peltogaster*) — паразиты десятиногих раков.

Взрослая саккулина (рис. 289) встречается на нижней стороне брюшка крабов в виде большого, подвешенного к телу хозяина овального мешка, лишённого не только всяких следов сегментации и конечностей, но и кишечника. Паразит прикреплен к крабу при помощи стелецка, который проходит через покровы брюшка и богато ветвится внутри краба, заходя своими концевыми отростками вплоть до концов ножек хозяина. Это орган, при помощи которого паразит высасывает соки краба. Внутри саккулины имеются небольшой ганглий и гермафродитные железы; прочие внутренние органы отсутствуют. Из яиц саккулины выходят науплиусы, дающие циприсовидных личинок, как это имеет место у всех

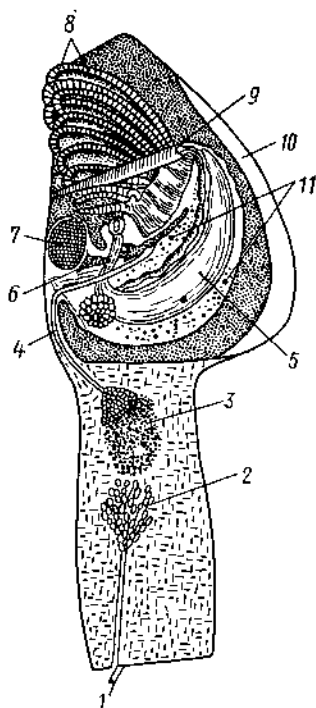


Рис. 286. Строение морской уточки *Lepas*. Вид слева, левые скелетные пластинки и мантия удалены (из Кюксталя):

1 — антеннула, 2 — цементные железы, 3 — яичник, 4 — яйцевод, 5 — кишка, 6 — надглоточный ганглий, 7 — замыкательный мускул, 8 — грудные ножки, 9 — совокупительный орган, 10 — мантия со скелетными пластинками, 11 — семяник

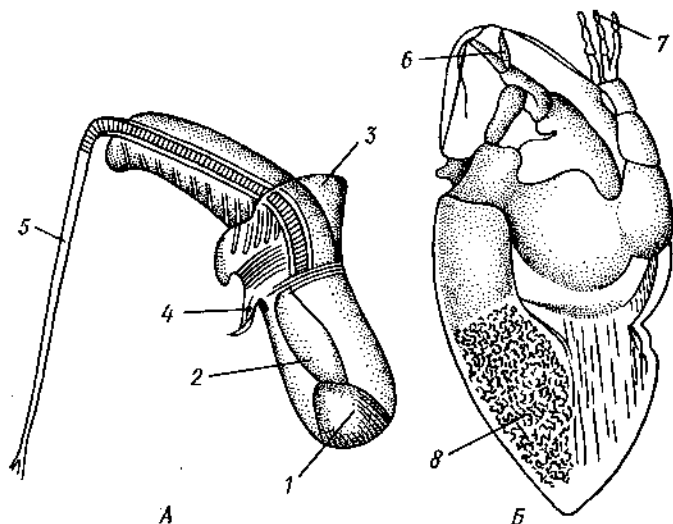


Рис. 287. Раздельнополый усногий рачок *Alcippe lampas*. А — самец, сильно увеличенный; Б — самка (по Дарвину): 1 — семя, 2 — семенной пузырь, 3 — кольцевая складка кожи, 4 — интестин, 5 — совокупительный орган, 6 — ногочелюсти, 7 — грудные ножки, 8 — яичник

Cirripedia (рис. 289). Такая циррисовидная личинка прикрепляется к телу краба (чаще всего в месте сочленения суставов ножек), отбрасывает прочь грудь и брюшко и проникает внутрь хозяина в виде неправильной клеточной массы, которая питается за счет соков хозяина и медленно смещается вдоль кишечника краба в его брюшко. Разросшийся там паразит разрывает нежные брюшные покровы краба и выпячивается наружу в виде мешкообразной половозрелой саккулины.

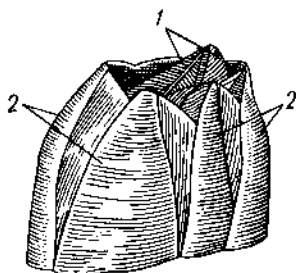


Рис. 288. Морской жемчужник *Balanus hammeri* (по Дарвину):

1 — известковые пластинки крыши, 2 — пластинки домика

Отряд 5. Мешкогрудые (Ascothoracida). Небольшой отряд паразитических ракообразных с организацией, более или менее измененной паразитизмом. Это паразиты коралловых полипов и иглокожих.

Наименее измененные паразитизмом формы — представители рода *Sinagoga*, живущие на колониях коралла *Antipates* и на теле морских лилий, могут еще ползать и даже плавать и сохраняют все характерные черты свободноживущего ракообразного. Самцы и самки их имеют сходное строение.

Сегментация и конечности хорошо развиты еще и у обитающего в половых сумках офиур *Ascothorax* (рис. 290, А), но их самки гораздо крупнее самцов. Напротив, у *Denarogaster* — эндопаразита морских звезд — произошли сильные изменения организации. Тело очень крупной (до 10 см) самки (рис. 290, Б) состоит из непарной срединной части, от которой в стороны отходят два сильно разветвленных, наподобие оленьих рогов, маптийных выроста. Непарная часть, представляющая собой собственно несегментированное туловище рачка, несет антеннулы и видоизмененные ротовые конечности. Грудные ножки отсутствуют.

Сегментация и конечности хорошо развиты еще и у обитающего в половых сумках офиур *Ascothorax* (рис. 290, А), но их самки гораздо крупнее самцов. Напротив, у *Denarogaster* — эндопаразита морских звезд — произошли сильные изменения организации. Тело очень крупной (до 10 см) самки (рис. 290, Б) состоит из непарной срединной части, от которой в стороны отходят два сильно разветвленных, наподобие оленьих рогов, маптийных выроста. Непарная часть, представляющая собой собственно несегментированное туловище рачка, несет антеннулы и видоизмененные ротовые конечности. Грудные ножки отсутствуют.

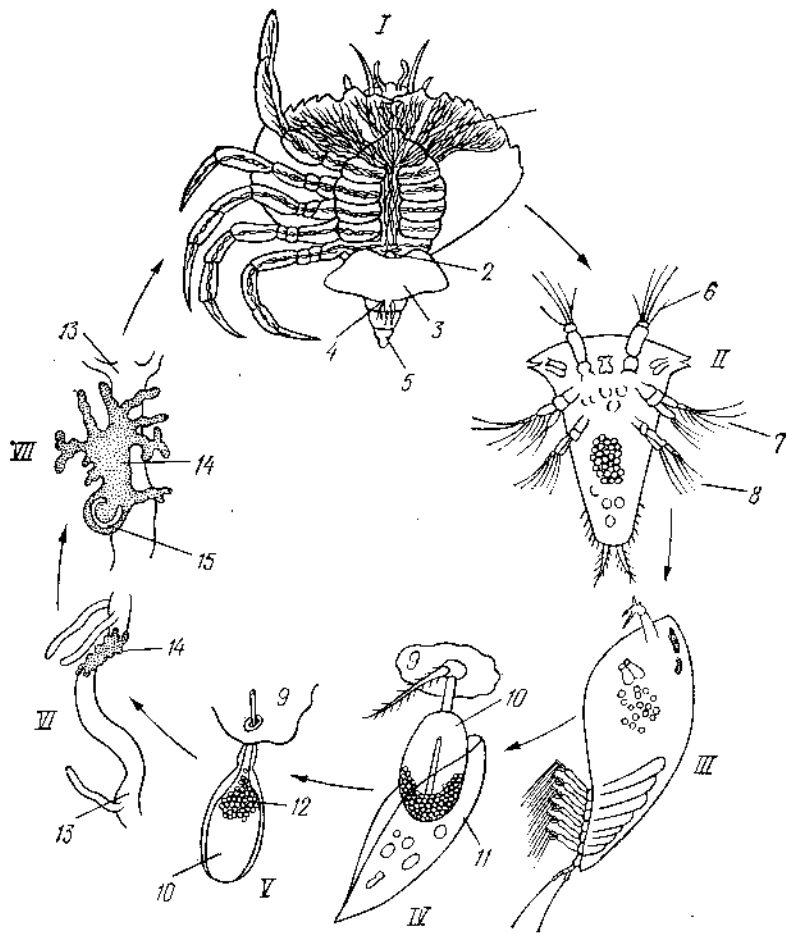


Рис. 289. Стадии развития *Sacculina* (из Арон и Грассе с изменениями). I — взрослая саккулина на брюшке краба; II — науплиус; III — инприсовидная личинка; IV — она же, прикрепившаяся у основания волоска на покровах краба (стадия кентрогон); V — висдрение в полость тела хозяина клеточной массы; VI — стадия внутренней саккулины на поверхности кишечника краба; VII — она же, образование мантии и мантийной полости:

1 — корневидные выросты саккулины, 2 — стебелек — основание корневой системы выростов, 3 — тело саккулины, 4 — отверстие мантийной полости, 5 — отогнутое брюшко краба, 6 — антеннула, 7 — антенна, 8 — мандибула, 9 — кусок хитиновой кутикулы краба, 10 — кентрогон, 11 — отбрасываемый панцирь инприсовидной личинки, 12 — клеточная масса, мигрирующая внутрь краба, 13 — кишечник краба, 14 — стадия внутренней мигрирующей саккулины, 15 — зачаток мантийной полости

В полости мантийных выростов располагаются яичники и ветви кишки. Там же помещаются и карликовые самцы *Dendrogaster*, вполне похожие на обычных ракообразных; тело самцов сегментированное, с конечностями и парой длинных мантийных выростов, в которые, как и у самок, проникают ветви кишечника и семенники.

Из яиц выходят науплиусы, которые покидают тело матери. У сильно измененных паразитизмом форм развитие продолжается в мантийных полостях самки, и в воду выходят личинки, по строению сходные с наиболее примитивными представителями мешкогрудых.

ПОДКЛАСС IV. РАКУШКОВЫЕ РАКИ
(OSTRACODA)

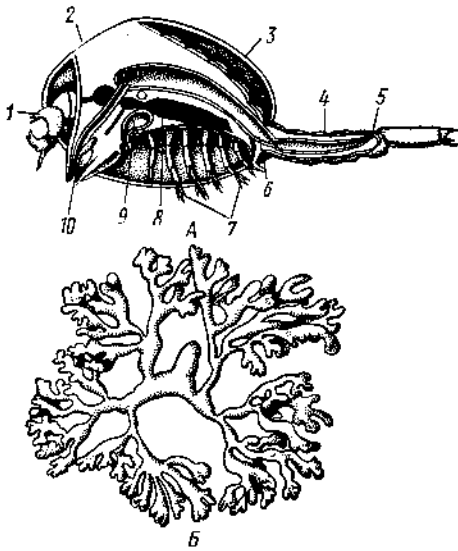


Рис. 290. Мешкогрудые раки. А — *Ascothorax ophiocentis*, самец; Б — *Dendrogaster dichotomus*, самка (по Вагину): 1 — антеннула, 2 — место основания мантийной складки, 3 — мантия, 4 — брюшко, 5 — анус, 6 — кишка, 7 — грудные ножки, 8 — нервная система (зачернена), 9 — максиллярная железа, 10 — ротовой конус

Сюда относятся мелкие, часто различные только под микроскопом морские и пресноводные ракообразные, отличающиеся крайней специализацией. Во-первых, тело их целиком заключено в двусторчатую раковину — разросшийся карапакс. Во-вторых, туловище отличается крайним уменьшением числа сегментов. Остракоды — конечный этап очень древней эволюционной линии, совершенно независимой от подкл. Branchiopoda, которых они на первый взгляд напоминают.

Туловище остракод утратило всякие следы сегментации, но, если судить по числу ножек, грудь у них состоит только из 2—3 сегментов. Имеется науплиальный глаз, сложные глаза, как правило, отсутствуют. На голове, кроме того, расположены антеннулы, антенны, мандибулы и 2 пары максилл. Затем следуют 2 пары грудных ножек и, в некоторых случаях, еще пара так на-

зываемых чистилок, которые, вероятно, представляют видоизмененные ножки. Главным органом передвижения обычно служат антенны, но у некоторых пресноводных видов для плавания употребляются одновременно обе пары усиков. Грудные ножки играют существенную роль при ползании. Сердца и жаберных придатков у большинства остракод нет.

Из яйца выходит науплиус, уже обладающий раковиной и представляющий, следовательно, хороший пример сдвига на раннюю стадию развития закладки органа, сильно развитого во взрослом состоянии.

Известно около 2000 видов ракушковых. В большинстве — это обитатели морей, но имеется и множество пресноводных видов, а южноафриканский *Mesocypris terrestris* живет даже в лесной подстилке влажного тропического леса.

Ракушковые питаются очень разнообразной пищей — растительной и животной, среди них есть даже прожорливые хищники. Они ведут плавующий (планктонный), ползающий и роющий образ жизни.

К самым обычным пресноводным формам у нас в СССР принадлежат *Cypris pubera* и *Heterocypris reptans* (см. рис. 256), встречающиеся массами в мелких водоемах и лужах. Размеры остракод колеблются у морских видов от 0,2 до 23 мм, а у пресноводных — от 0,3 до 7,3 мм.

Ископаемые остракоды встречаются начиная с кембрия. Ввиду разнообразия и многочисленности они имеют известное значение при определении местонахождений нефти наряду с фораминиферами.

ПОДКЛАСС V. ВЫСШИЕ РАКИ (MALACOSTRACA)

В противоположность остальным ракообразным подавляющее большинство представителей подкласса Malacostraca обладает постоянным

числом сегментов: 4 головных, 8 грудных и 6 брюшных (исключение составляют только тонкопанцирные раки отряда *Leptostraca*; см. ниже). Голова или образует цельную головную капсулу — сложную голову, в состав которой кроме акрона и 4 головных сегментов входит первый сегмент груди (отр. *Amphipoda*, *Isopoda*), или представлена протоцефалом (акрон + сегмент антенны). В последнем случае челюстные сегменты головы сливаются с несколькими или со всеми сегментами груди в особый отдел, называемый челюстегрудью. Брюшко снабжено 6 парами

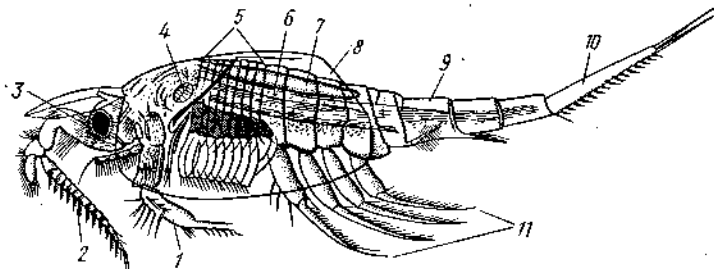


Рис. 291. Небалия *Nebalia geoffroyi*, самец (по Клаусу):
1 — антенна, 2 — антеннула, 3 — глаз, 4 — поперечная мышца, 5 — грудь,
6 — семеник, 7 — сердце, 8 — двускатный панцирь, 9 — брюшко, 10 —
тельсон, 11 — брюшные ножки

конечностей. Органами выделения во взрослом состоянии, как правило, служат антеннальные железы. Половые отверстия лежат у самки на 6-м, у самца на 8-м грудном сегменте. В развитии характерна личинка зоса.

Русское название подкласса не совсем удачно, так как некоторые черты строения, например развитие на всех брюшных сегментах двуветвистых конечностей, явно примитивнее, чем у других ракообразных. Вероятно, высшие ракообразные в процессе эволюции развились как самостоятельная ветвь независимо от других подклассов; очевидно, в каждом из подклассов *Crustacea* сохранились свои специфические примитивные особенности строения и развития.

К подклассу *Malacostraca*, объединяющему свыше 14 000 видов, относится 14 отрядов, из которых ниже рассматриваются лишь главные.

Отряд 1. Тонкопанцирные (*Leptostraca*). Небольшой, состоящий всего из 8 видов отряд мелких морских раков, обладающих некоторыми чертами низкой организации. *Leptostraca* имеют 7 (не 6) сегментов брюшка; голова, грудь и часть брюшка покрыты двускатным панцирем, между половинами которого имеется поперечная мышца (как у *Ostracoda*). Во взрослом состоянии обладают не только антеннальными, но и слегка редуцированными максиллярными железами. Представитель *Nebalia* (рис. 291).

Отряд 2. Ротонogie (*Stomatopoda*). Небольшой, но своеобразный отряд морских раков. Тело вытянутое (до 34 см длиной), с очень длинным и мощным брюшком. Имеется протоцефалон. Четыре первых грудных сегмента входят в состав челюстегруды. Передние 5 пар (в особенности же 2-я пара) грудных ног изменены в хватательные конечности. Последний членик 2-й пары ног сплюснен с боков в виде зазубренного лезвия и может, как перочинный нож, вкладываться в особый желоб предпоследнего членика. Жабры развиты на грудных и особенно брюшных конечностях.

Взрослые ротонogie раки большей частью ведут роющийся образ жизни на дне моря, личинки встречаются в планктоне. *Stomatopoda* живут

преимущественно в теплых морях. Число известных до сих пор видов около 170. Представитель — рак-богомол (*Squilla oratoria*; рис. 292) до 20 см длины. В Средиземном море, а также в Тихом и Индийском океанах существует промысел некоторых крупных ротоногих, употребляемых в пищу.

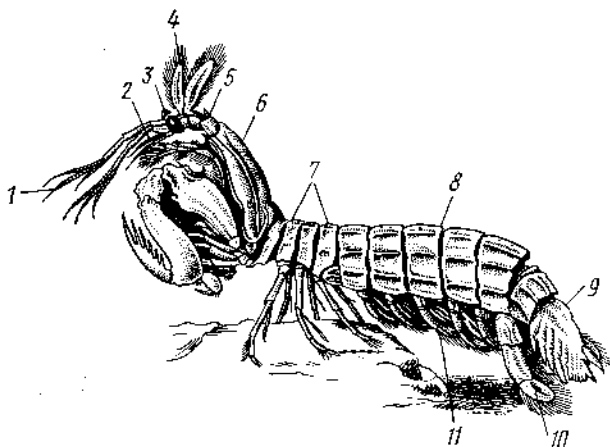


Рис. 292. Рак-богомол *Squilla oratoria* (из Бирштейна): 1 — антеннулы, 2 — антенны, 3 — глаза, 4 — наружные чешуи антени, 5 — первичная голова, 6 — карапакс, 7 — грудные сегменты, 8 — брюшко, 9 — тельсон, 10 — последняя пара брюшных ног, 11 — брюшные ноги

Отряд 3. Мизиды (Mysidacea). Ракообразные, внешне напоминающие небольших креветок (с. 328), по сходство это поверхностное и вызвано сходным образом жизни, именно приспособлением к плаванию. Длина тела в среднем от 10 до 20 мм. Известно около 500 преимущественно морских, реже пресноводных видов. Имеется протоцефалон. В состав челюстегруды входит не более трех передних грудных сегментов. Одна передняя пара грудных ножек превращена в ногочелюсти. Все грудные конечности двуветвисты. Жабр нет, газообмен совершается через стенку карапакса. Питаются мизиды мелкими частицами детрита, которые отфильтровывают щетинками обеих нижних челюстей и ногочелюстей.

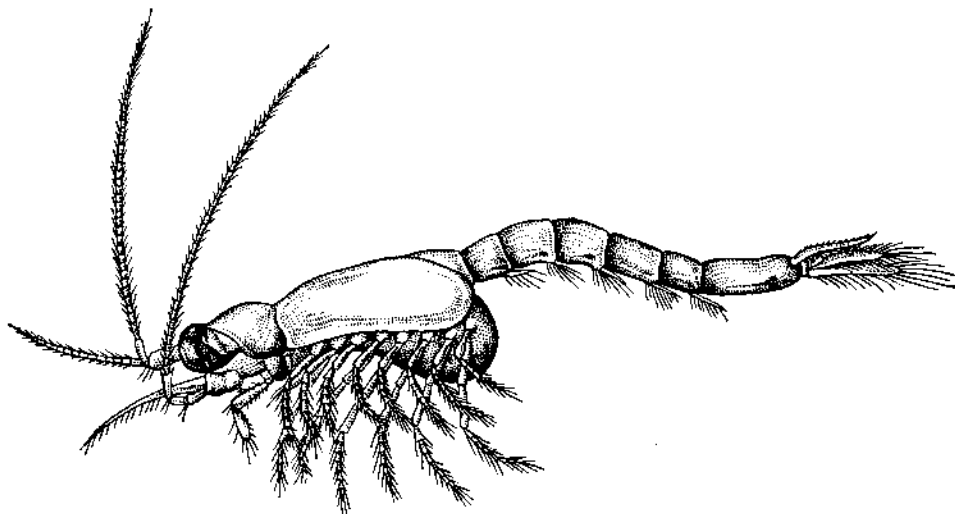


Рис. 293. Расщепленноногий рачок *Mysis relicta* (по Сарсу)

Самка вынашивает яйца в выводковой сумке, расположенной на груди. Из сумки выходит молодь, мало отличающаяся от взрослых животных.

К обычным представителям мизид относится *Mysis relicta* (рис. 293), обитающий в холодных и чистых озерах северных областей европейской части СССР, в Северной Европе и Северной Америке. Практическое значение мизид велико — они составляют существенную долю в пищевом рационе некоторых промысловых и искусственно разводимых рыб.

Отряд 4. Кумовые (Cumacea). Небольшие (от 10 до 35 мм) ракообразные, в общем близкие к мизидам, но ведут роющий образ жизни. Переднебоковые углы карапакса

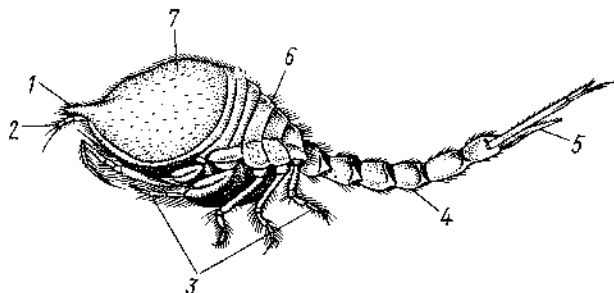


Рис. 294. Самка кумового рачка *Diastylis goodsiri* (по Сарсу):

1 — передний угол карапакса, 2 — антеннула, 3 — грудные ноги, 4 — брюшко, 5 — телсон, 6 — грудь, 7 — карапакс

вытянуты вперед, сближены и несут небольшие боковые отверстия, сообщающие пространство под панцирем с наружной средой. В остальных местах края карапакса плотно прилегают к телу. Зарываясь в грунт, рачок выставляет наружу только передний конец тела с отверстиями карапакса, через которые вода проникает под панцирь и омывает дыхательные полости.

В состав челюстегруды входят 3 передних сегмента груди, конечности которых превращены в ногощелюсти. Грудные ножки большей частью двуветвисты, брюшные конечности частично не развиты. Сложные глаза рудиментарны или отсутствуют. Яйца вынашиваются самкой в выводковой сумке на груди. Развитие без метаморфоза.

Кумовые — преимущественно морские обитатели, лишь немногие живут в пресных водах. Чисто пресноводная форма *Lamprops corroensis* живет в озерах и реках Дальнего Востока. К обычным морским представителям относятся роды *Cumopsis* и *Diastylis* (рис. 294). Кумовые — излюбленная пища некоторых рыб.

Отряд 5. Равноногие (Isopoda). Большая (4500 видов) процветающая группа ракообразных, отличающаяся высокой пластичностью организа-

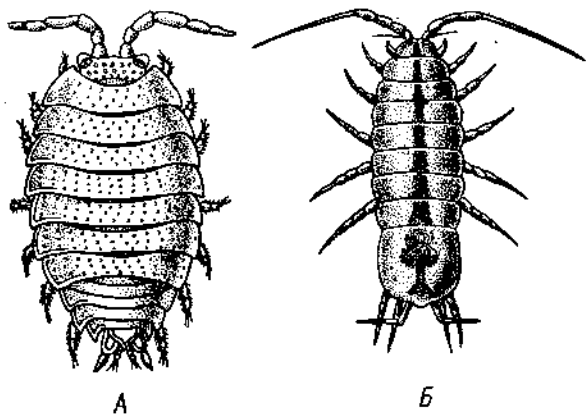


Рис. 295. Равноногие раки Isopoda. А — мокрица *Porcellio*; Б — водяной ослик *Asellus aquaticus* (из Догеля)

пии; среди равноногих немало морских, пресноводных, а также наземных и паразитических форм.

Тело обычно уплощено дорзовентрально (рис. 295). Размеры тела колеблются от 1 мм до 5 см, только глубоководный морской *Bathynomus* достигает 27 см. У равноногих раков сложная компактная голова, в состав которой кроме акрона и головных сегментов входят еще 1—2 сегмента

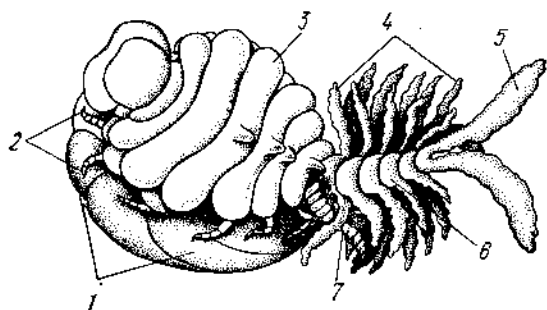


Рис. 296. Самка паразитического равноногого рака *Cancricepon elegans* (из Бириштейна):

1 — выводковая сумка, 2 — грудные ножки, 3 — грудь, 4 — брюшные ножки, 5 — уроподы, 6 — брюшко, 7 — карликовый самец, сидящий на самке

и прилегают друг к другу, как листы книги. Экзоподиты одной пары брюшных ног образуют прочную крышку, покрывающую все жаберные листочки. Такое строение дыхательного аппарата позволило некоторым представителям Isopoda приспособиться к жизни на суше. Примером могут служить мокрицы, дышащие кислородом, растворенным в тонком слое влаги, покрывающей жаберные листочки. Часть мокриц, впрочем, дышат атмосферным воздухом, у таких форм на экзоподитах передних брюшных ног имеется глубокое впячивание покровов, от которых отходят слепо замкнутые на концах дыхательные трубочки, называемые псевдотрахеями.

Среди паразитических изопод имеются временные (*Aega*) или постоянные (*Cymothoa*, *Livoneca*) эктопаразиты рыб. Некоторые формы паразитируют на ракообразных. Таков, например, *Cancricepon* (рис. 296), обитающий в жаберной полости креветок и крабов.

Яйца у изопод развиваются в выводковой камере на груди самки до личиночной стадии, называемой манкой. Манка отличается от взрослых животных главным образом недоразвитыми последними и грудными ногами, но у паразитических форм имеет ряд специальных приспособлений к подвижной активной жизни, связанной с поисками нового хозяина.

К широко распространенным представителям отряда принадлежит пресноводный водяной ослик — *Asellus aquaticus* (см. рис. 295, B), обычные мокрицы — *Porcellio* (см. рис. 295, A) и *Oniscus*.

Отряд 6. Разноногие, или бокоплавы (Amphipoda). По числу видов (4500) этот отряд не уступает предыдущему. Большинство бокоплавов обитает в море, среди них имеются как донные, в том числе роющиеся в грунте или живущие в защитных трубках, так и планктонные виды. Многие населяют пресные воды, немногие ведут паразитический образ жизни.

Тело бокоплавов большей частью сжато с боков (рис. 297). Голова, как и у равноногих, цельная, к ней присоединены 1—2 грудных сегмента. Глаза фасеточные. Карапакс отсутствует. Ножки всех грудных сегментов

устроены различно, некоторые вооружены хватательными крючками и почти все несут листовидные жаберные пластинки. Брюшные конечности хорошо развиты, три передние пары двуветвисты, снабжены плавательными щетинками и служат для плавания, задние пары направлены назад и вместе с тельсоном служат для прыгания. В период размножения у самок образуется на груди выводковая камера, в которой вынашиваются развивающиеся яйца. Из камеры выходит молодь, строением не отличающаяся от взрослых. Большинство бокоплавов всеядно, немало хищников, которые преобладают среди планктонных форм. Паразитами являются китовые вши — *Syamiidae*, грызушке кожу хозяина.

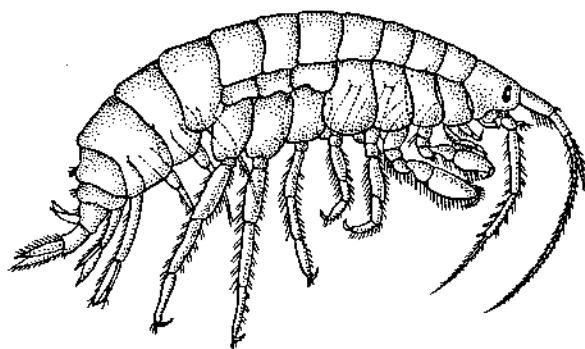


Рис. 297. Бокоплав *Gammarus lacustris* (по Сарсу)

Среди представителей Amphipoda заслуживают упоминания морские блохи — *Gammarus* и *Anisogammarus*, массами населяющие приливно-отливную зону многих морей. Особенно богато бокоплавом дно материкового склона северных морей. Так, в Чукотском море на 1 м² дна обитает около 40 000 особей. К обычным пресноводным бокоплавом принадлежит озерный бокоплав — *Gammarus lacustris*, широко распространенный в северном полушарии (рис. 297). В Байкале имеется фауна пигде более не встречающихся бокоплавов (240 видов).

Практическое значение амфипод довольно велико, поскольку они составляют излюбленный корм различных рыб. В связи с этим некоторые пресноводные бокоплавом были перенесены и акклиматизированы в ряде озер и водохранилищ.

Отряд 7. Эуфаузиевые (Euphausiacea) — небольшой отряд высших ракообразных, насчитывающий лишь около 80 видов. Это планктонные обитатели моря, внешне похожие на небольших креветок (с. 328). Характеризуются наличием протоцефалона и челюстегруды, в состав которой вошли все грудные сегменты, и развитием карапакса. Эуфаузиевые, как и креветки, имеют ряд сходных приспособлений к плаванию в толще воды. Однако эуфаузиевые легко отличимы от креветок наличием свободных, не прикрытых карапаксом жабр, сидящих на основаниях грудных ножек (рис. 298). Последние двуветвисты и в отличие от десятиногих раков не образуют погочелюстей и служат только для плавания.

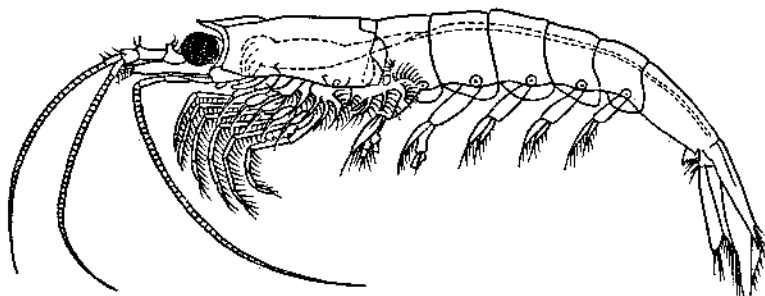


Рис. 298. Эуфаузиевый рак *Euphausia pellucida* (по Сарсу)

Характерны для зуфаузисвых хорошо развитые фасеточные стебельчатые глаза и органы свечения — фотофоры, особенно у глубоководных форм. Обычно фотофоров бывает 10 пар, расположенных на глазных стебельках, грудных и брюшных сегментах. Зуфаузные — хорошие пловцы, передвигающиеся главным образом при помощи сильных брюшных ног. Размеры тела колеблются от 7 до 96 мм.

Самка откладывает яйца в воду или прикрепляет их к брюшным ножкам. Из яйца выходит науплиус.

Зуфаузные массы размножаются в некоторых районах моря, где служат пищей различным морским млекопитающим и рыбам. Так, в антарктических водах скопления усатых китов связаны с зонами массового размножения так называемого криля — *Euphausia superba*. В Баренцевом море массовый вид *Thysanoesia raschii* — пища сельди, морского окуня, трески и других промысловых рыб.

Отряд 8. Десятиногие (Decapoda). Этот отряд объединяет крупных и во многих отношениях наиболее высокоорганизованных ракообразных. Имеется первичная голова — протоцефалоп, несущая две пары усиков и стебельчатые глаза. Все сегменты груди сливаются с челюстными сегментами головы и покрыты карапаксом. Передние три пары грудных ног превращены в ногочелюсти. Первая пара ходящих ног большей частью в виде клешней. Грудные конечности у более примитивных форм двуветвистые, гребные, у большинства же одноветвистые, ибо экзоподит исчезает. Жабры располагаются на грудных конечностях, частью же на боках самого тела. Очень разнообразны форма и строение брюшка у десятиногих. В одних случаях брюшко большое, длинное, с хорошо развитыми ножками, которые служат для плавания. Последние, однако, у ряда форм сильно уменьшаются в размерах и активного участия в движении уже не принимают. В других случаях брюшко теряет часть конечностей, становится мягким и асимметричным (раки-отшельники). Наконец, крабы обладают очень небольшим, симметричным, подогнутым впереди брюшком, которое несет рудиментарные конечности.

К десятиногим принадлежит свыше 8500 видов. Они распространены очень широко, встречаясь на всех глубинах морей и океанов. Особенно разнообразна фауна десятиногих на мелководье тропических морей. К пресноводным формам относятся речные раки и некоторые крабы и креветки. Некоторые виды крабов и раков-отшельников перешли к наземному образу жизни.

Самки десятиногих прикрепляют яйца к брюшным ножкам и выплывают их до вылупления молоди. Из яйца большей частью выходит личинка, резко отличающаяся от взрослого животного, например у крабов и раков-отшельников — зоэа, а у омаров — мизидная стадия. Только у некоторых низших креветок первая личиночная стадия представлена науплиусом. Для пресноводных и глубоководных морских форм характерно прямое развитие, когда из яйца выходит миниатюрное, почти сформированное животное.

Практическое значение десятиногих немаловажно, ибо многие из них представляют ценный продукт питания. Важное промысловое значение имеют речные раки (*Polatobius*), которые в СССР употребляются как пищевой продукт и являются ценным предметом экспорта, омары (*Homarus*), лангусты (*Palinurus*), креветки (*Crangon*, *Pandalus*), а также многие крабы (*Cancer*, *Callinectes*). В СССР высоко развита крабokonсервная промышленность, использующая «камчатского краба» — *Paralithodes camtschatica*.

Подотряд 1. *Natantia* объединяет наиболее примитивные формы десятиногих, обладающих хорошо развитым длинным брюшком, несущим конечности, используемые для плавания. Типичные представители этой группы — разнообразные креветки: *Pandalus* (рис. 229, А), *Crangon* и др.

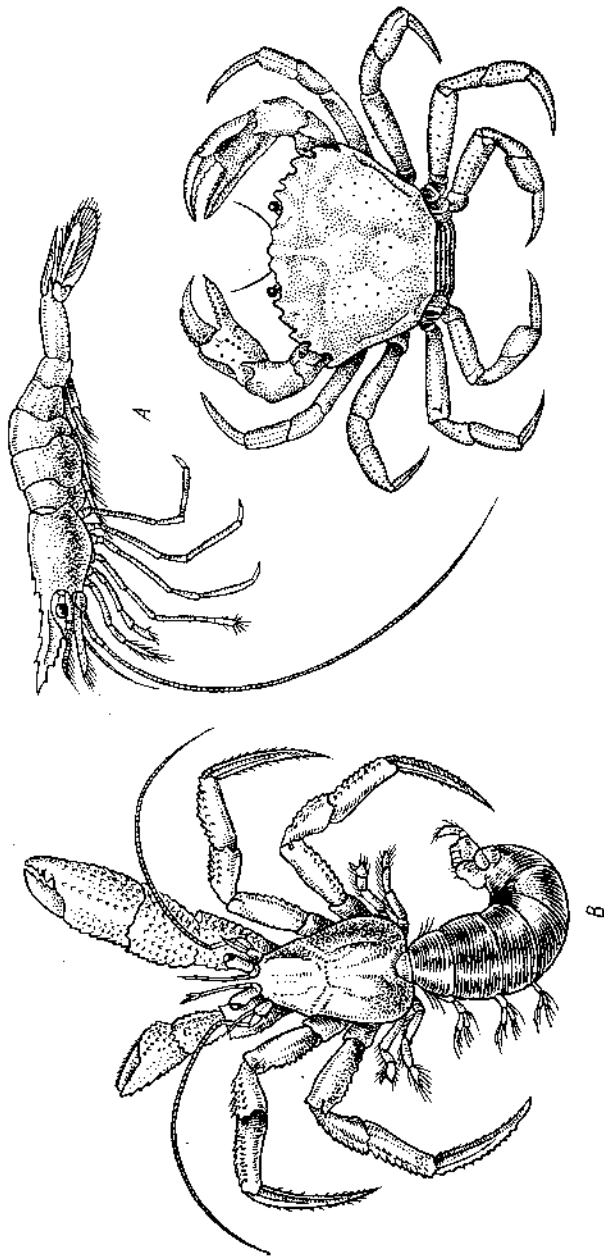


Рис. 299. Представители десятиногих ракообразных. А — креветка *Pandalus borealis*; Б — краб *Carcinus maenas*; В — рак-отшельник *Regulus vernhardus* (из Бирштейна)

Подотряд 2. *Reptantia*. По числу представителей значительно больший, включает формы, отличающиеся как по строению, так и по биологии. Общим признаком является то, что они не используют для плавания брюшные конечности. Последние развиты значительно слабее, чем у представителей подотр. *Natantia*, часто рудиментарны, а их количество уменьшено.

Reptantia подразделяются на несколько «отделов». Типичные представители отдела *Palinura* — лангусты (*Palinurus*) — довольно крупные морские ракообразные, без клешней. Широко известны и формы, относящиеся к отделу *Astacura*, — омары (*Homarus*), пресноводные речные раки (*Potamobius*; см. рис. 252) и др. У них, так же как и у лангустов, длинное симметричное брюшко с небольшими двуветвистыми конечностями, но первая пара ходячих ног несет мощные клешни. Отдел *Apotiga*, или неполнохвостые, включает разнообразных раков-отшельников (например, *Pagurus*; рис. 299, В), прячущих свое мягкое асимметричное брюшко в пустые раковины брюхоногих моллюсков. Некоторые неполнохвостые перешли к жизни на суше: наземный рак-отшельник — *Coenobita*, краб-разбойник — *Birgus latro*. Последний представляет большой интерес как форма, более или менее хорошо приспособленная к наземному образу жизни. Краб-разбойник обитает на некоторых островах Тихого и Индийского океанов вдали от моря, роет неглубокую норку, которую покидает только ночью. Питается маслянистыми плодами тропических растений. В период вылупления личинок из яйца самка уходит в море. Вышедшие личинки в течение нескольких месяцев живут в планктоне, а затем опускаются на дно. Здесь они забираются в пустые раковинки моллюсков и становятся очень похожими на типичных раков-отшельников. В таком виде они и выходят на сушу, где через некоторое время оставляют раковину и превращаются во взрослых крабов-разбойников.

К этому же отделу относится камчатский краб — *Paralithodes camtschatica* (рис. 300), внешне похожий на настоящих крабов (с. 330). Он никогда не использует раковины моллюсков, однако его маленькое подогнутое висерд брюшко сохраняет асимметричное строение.

Представители отдела *Brachyura* (короткохвостые, или крабы) отличаются маленьким, подогнутым под грудь симметричным брюшком, короткими усиками и широким панцирем. Сюда относятся морские промысловые крабы *Carcinus* (см. рис. 299, В), *Cancer* и многие другие, а также некоторые пресноводные и даже наземные формы.

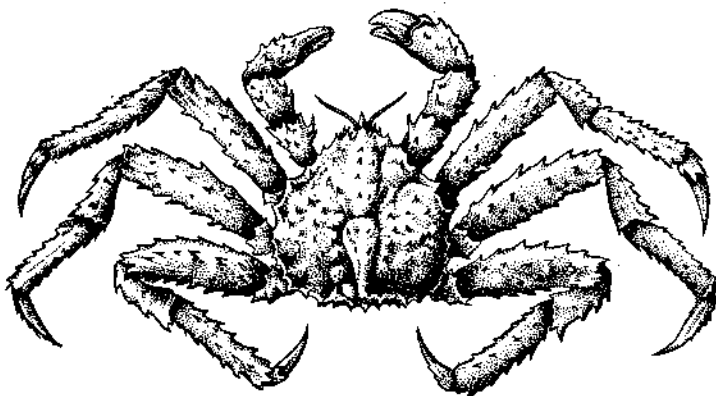


Рис. 300. Камчатский краб *Paralithodes camtschatica*. В размахе ног самец достигает 1,5 м при массе до 7 кг (по Догелю)

ПОДТИП ТРАХЕЙНЫЕ (TRACHEATA)

Подтип трахейных включает наземных членистоногих, дышащих при помощи трахей. Подавляющее большинство трахейных обладает хорошо обособленной слитной головой, состоящей из акрона и четырех сегментов. Конечности первого сегмента, соответствующие антеннам II раков, у всех Tracheata отсутствуют, а сам сегмент, называемый вставочным или интеркалярным, может подвергаться частичной редукции. Придатки головы трахейных представлены одной парой усиков, или антеннулами, и тремя парами ротовых конечностей — верхними челюстями (мандибулами) и первыми и вторыми нижними челюстями (максиллами). Сегментарный состав туловища и его подразделение на отделы сильно варьируют в пределах группы. Будучи сухо-воздушными организмами, Tracheata приобрели ряд морфофизиологических адаптаций к существованию в условиях дефицита влаги.

Подтип трахейных включает два класса: Многоножки (Myriapoda) и Пасекомые (Insecta).

КЛАСС I. МНОГОНОЖКИ (MYRIAPODA)

Класс Myriapoda включает около 10 000 видов исключительно наземных, иногда довольно крупных членистоногих. Червеобразное, вытянутое тело многоножек подразделяется на два отдела: слитную голову и чле-

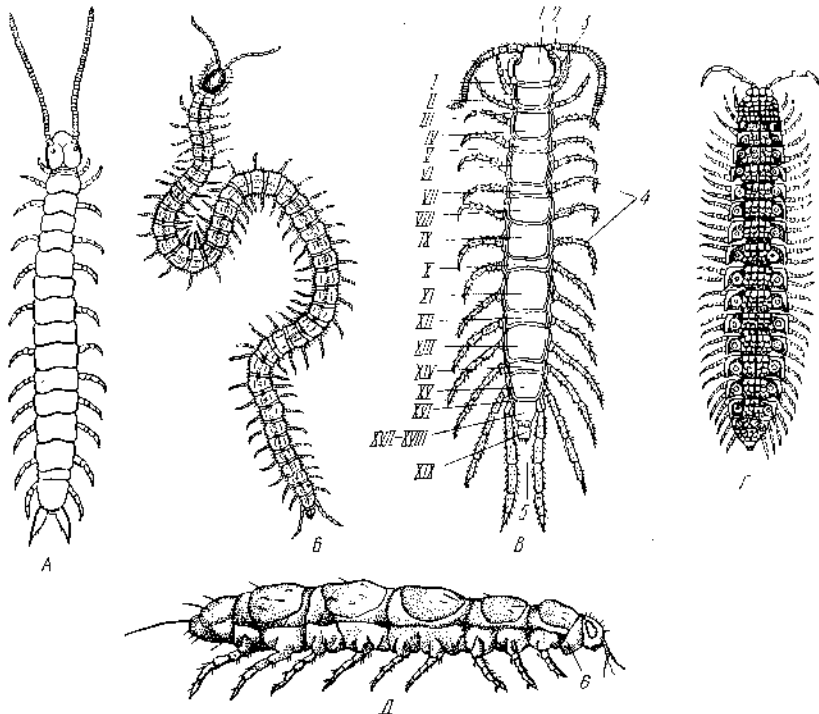


Рис. 301. Различные многоножки (из Беклемишева): А — *Scolopendrella immaculata* (подкл. Symphyla); Б — *Pachimerium ferrugineum* (подкл. Chilopoda); В — *Lithobius forficatus* (подкл. Chilopoda); Г — *Polydesmus complanatus* (подкл. Diplopoda); Д — *Pauropus silvaticus* (подкл. Pauropoda):

1 — голова, 2 — антенна, 3 — ротовые части, 4 — туловище, 5 — анальное отверстие, 6 — шейный сегмент, гомологичный сегменту максиллы II

пшное туловище, которое часто состоит из значительного числа снабженных конечностями сегментов.

Все многопожки объединяются в 4 подкласса: симфилы (Symphyla), пауроподы (Pauropoda), двунарногие, или кивсяки (Diplopoda), и губоногие (Chilopoda).

Строение и физиология. Тело многопожек (рис. 301) состоит из резко

отделенных друг от друга сегментов, число которых варьирует в широких пределах: от 18 у симфил (подкл. Symphyla) и 14 у пауропод (подкл. Pauropoda) до 181 у некоторых губоногих (подкл. Chilopoda).

Голова Myriapoda ясно обособлена от туловища. Она включает акрон и слившиеся с ним 4 (подкл. Symphyla и Chilopoda) или 3 (подкл. Pauropoda и Diplopoda) первых сегмента тела. Во втором случае последний головной сегмент остается свободным и называ-

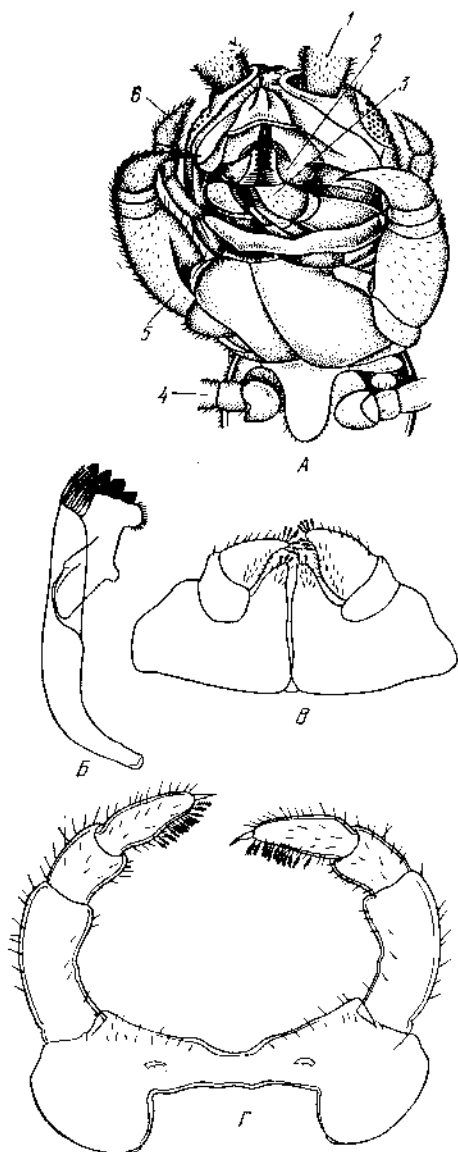


Рис. 302. Ротовой аппарат *Lithobius forficatus* (Chilopoda) (из разных авторов).

А — внешний вид головы; Б — мандибула — верхняя челюсть; В — максиллы I; Г — максиллы II;

1 — основание усика, 2 — мандибула, 3 — максилла I, 4 — основание туловищной ножки, 5 — ногочелюсть, 6 — максилла II

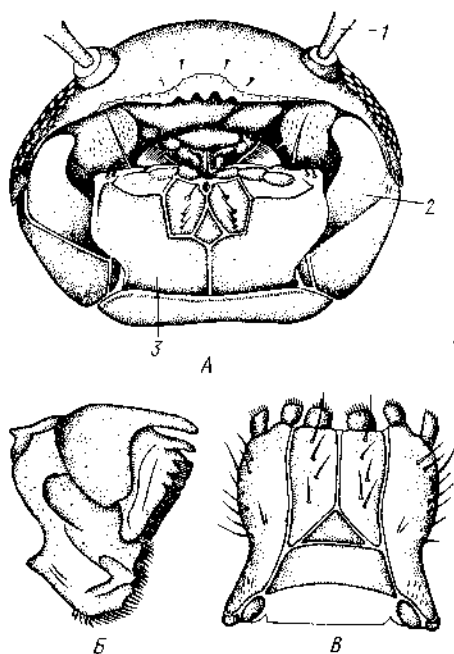


Рис. 303. Ротовой аппарат Diplopoda (из разных авторов). А —

внутренний вид головы; Б — мандибула; В — гнатохиларий;

1 — основание усика, 2 — мандибула, 3 — гнатохиларий

ется «шейным». Эта особенность строения головы части многоножек справедливо рассматривается как примитивный признак.

Голова несет усики и ротовые конечности: верхние челюсти — мандибулы, или жвалы, и нижние челюсти — максиллы, которых соответственно числу сегментов, вошедших в состав головы, может быть одна или две пары.

Усики, или антенны, многоножек отвечают антенпулам (антеннам I) раков и относятся к акрону. Они более или менее длинные, тонкие, разбиты на членики и большей частью неветвистые. По-видимому, они служат органами не только осязания, но и обоняния. Конечности, соответствующие антеннам II раков и принадлежащие первому сегменту тела, у многоножек редуцированы. Но их сегмент, называемый интеркалярным, имеется. Прочие головные конечности превращены в ротовые органы и гомологичны соответствующим ротовым частям раков. Строение их неодинаково в разных подклассах многоножек. У представителей подклассов *Symphyla* и *Chilopoda* (рис. 302) рот спереди прикрыт хитинизированной складкой покровов — верхней губой; последняя по происхождению не имеет ничего общего с конечностями. Мандибулы, конечности второго сегмента, состоят из двух коротких жевательных пластинок с зазубренным внутренним краем. Первая и вторая пары нижних челюстей (конечности III и IV сегментов соответственно) у большинства представителей состоят из основания, на котором сидят членистый членистый щупик и нерасчлененные жевательные лопасти. И щупик и лопасти могут частично редуцироваться.

У представителей подклассов *Parapoda* и *Diplopoda* (рис. 303) за верхней губой и парой мощных зазубренных мандибул располагается всего одна непарная пластинка — гнатохиларий (*gnathochilarium*) довольно сложного строения. История развития показывает, что она закладывается в виде парного зачатка и соответствует первой паре нижних челюстей губоногих. Конечности шейного сегмента редуцировались¹.

За головой следует большей частью однородно построенное туловище. Однако строго гомопланная сегментация бывает выражена только у самых примитивных форм (см. рис. 301,Б). В процессе эволюции характер сегментации заметно меняется. У некоторых многоножек (ряд губоногих) часть туловищных сегментов заметно уменьшается в размерах (см. рис. 301,В). При этом уменьшенные и нормальные сегменты довольно правильно чередуются. Иная картина наблюдается у представителей подкласса *Diplopoda*, у которых происходит попарное слияние большей части сегментов (кроме первых четырех, включая и «шейный» сегмент). Каждый такой двойной сегмент соответственно несет не одну, а две пары конечностей (рис. 304).

Подобные отступления от исходной примитивной гомопланности не ведут, однако, к подразделению туловища на тагмы. Лишь у кивсяков первые туловищные сегменты, несущие по одной паре конечностей (рис. 304) и тем отличающиеся от прочих, вместе с безногим «шейным» сегментом иногда обозначаются как «грудные», а следующие за ними двойные сегменты — «брюшные».

Однородность туловищных сегментов многоножек определяет и сходство строения их конечностей, которые имеют вид простых ходных ножек, состоящих из одного ряда члеников и заканчивающихся коготком. Примеры их функциональной и морфологической дифференциации не-

¹ Существует и другая точка зрения, согласно которой гнатохиларий *Diplopoda* образуется за счет максилл II. Шейный сегмент в этом случае рассматривается как первый туловищный сегмент.

многочисленны. Так, у губоногих характерно превращение ножек первого туловищного сегмента в ногоchelюсти (см. рис. 302, А), играющие главную роль в захвате и убивании добычи. Эта пара ножек сильно увеличивается в размерах и обладает крайне утолщенным основным члеником, тогда как концевой членик сильно заострен и загнут в виде крючка.

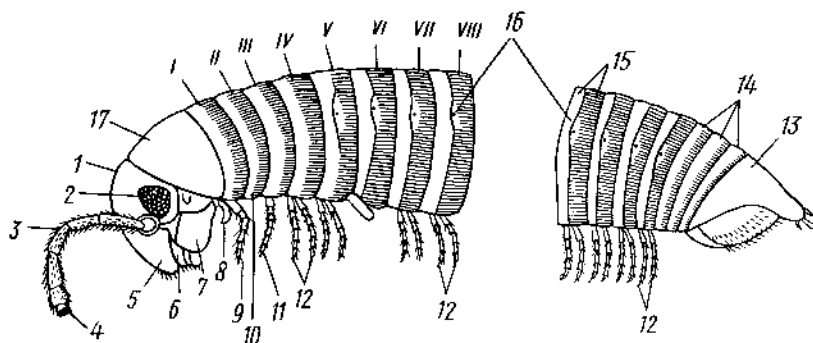


Рис. 304. Передний и задний концы тела с левой стороны самца кивсяка *Schizophyllum sabulosum* (по Иванову):

1 — голова, 2 — глазное поле, 3 — антенна, 4 — обонятельные органы, 5 — верхняя губа, 6 — верхняя челюсть, 7 — щека, 8 — видоизмененная ножка 1-го туловищного сегмента, сместившаяся вперед, 9 — ножка 2-го туловищного сегмента, сместившаяся вперед, 10 — место полового отверстия, 11 — ножка 3-го сегмента, 12 — ножки двойных сегментов, 13 — тельсон, 14 — «молодые» сегменты зоны роста, 15 — сегменты, слившиеся в двойной сегмент, 16 — отверстие ядовитых желез, 17 — «спейный» сегмент, соответствующий сегменту максиллы II; I—III — сегменты «груди»; IV, V, VI и т. д. — сегменты «брюшка»

ка. В основании конечности залегает ядовитая железа, проток которой открывается на конце крючка. Выделяемый яд сильно действует на членистоногих и позвоночных. Укус пальца крупной сколопендрой (*Scolopendra*) приводит к временному опуханию всей руки. Некоторые пары ножек, принимающие участие в копуляции, несколько изменяются в строении и называются гоноподиями.

Тело покрыто хитиновой, иногда пропитанной известью кутикулой, выделяемой однослойным гиподермальным эпителием. Последний довольно богат одноклеточными и многоклеточными кожными железами, среди которых особенно интересны защитные железы кивсяков. Они помещаются на спинной стороне части туловищных сегментов и открываются наружу оборонительными отверстиями, из которых выпрыскивается секрет. У разных видов подкласса *Diplopoda* секрет необычайно варьирует по виду и химическим свойствам. Так, секрет *Spiroboles* едок и окрашивает кожу человека в темный цвет. *Polyzonium rosalbum* выделяет млечную жидкость, имеющую запах и жгучий вкус камфоры. Тропическая *Fontaria* содержит в железах свободную синильную кислоту и пахнет горьким миндалем.

Пищеварительная система многоножек (рис. 305) имеет вид прямой трубки; лишь в области задней кишки пищеварительный канал образует петлевидный изгиб.

Рот лежит на брюшной стороне головы между ротовыми конечностями и ведет в переднюю кишку, часто называемую пищеводом. С пачальным отделом пищеварительной системы связаны слюнные железы. Кивсяки обладают тремя парами желез, открывающимися самостоятельными протоками в ротовую полость и у основания гнатохилариума. Ввиду образования их из мезодермы эти железы считают видоизмененными целомодуктами. У губоногих 3—5 пар слюнных желез с самостоятель-

ными протоками, открывающимися в ротовую полость или по бокам рта. Они, по-видимому, чисто эктодермального происхождения, т. е. представляют модифицированные кожные железы. Слюнные железы, открывающиеся на второй паре челюстей, приравнивают к придаточным желе-

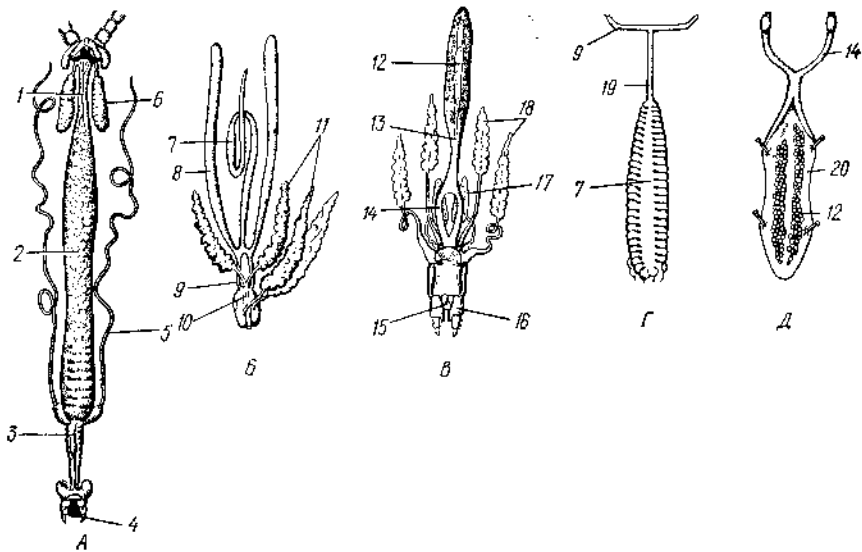


Рис. 305. Внутренние органы многоножек. А — пищеварительная система *Lithobius forficatus* (Chilopoda) (по Плате); Б — мужская половая система Chilopoda (из Шауфлера); В — женская половая система Chilopoda (из Шауфлера); Г — мужская половая система Diplopoda (по Фабру); Д — женская половая система Diplopoda (по Фабру):

1 — пищевод, 2 — средняя кишка, 3 — задняя кишка, 4 — анус, 5 — мальпигиевы сосуды, 6 — слюнная железа, 7 — семенник, 8 — семенной пузырь, 9 — парный участок семяпровода, 10 — семяизвергательный канал, 11 — придаточные железы, 12 — яичник, 13 — непарный участок яйцевода, 14 — парный участок яйцевода, 15 — половое отверстие, 16 — половая ножка, 17 — семяприемник, 18 — придаточные железы, 19 — семяпровод, 20 — вскрытый половой мешок

зам личинок пясочных, отверстия которых помещаются на той же паре ротовых конечностей.

Средняя кишка служит местом переваривания и всасывания пищи. Задняя кишка короткая.

Представители подкласса Diplopoda растительноядны и питаются главным образом гниющими листьями, растительными остатками, древесной трухой и т. п. Губоногие — хищники, питающиеся насекомыми.

Выделительная система. На границе между средней и задней кишками в кишечник впадают 1 или 2 пары (последнее у Chilopoda) длинных слепозамкнутых на свободном конце трубок — мальпигиевых сосудов (рис. 305, А). В эпителии сосудов и их просвете скапливаются конкреции мочевой кислоты; последняя у многоножек, так же как и у насекомых (с. 352), представляет собой главный продукт выделения. Кроме мальпигиевых сосудов выделительную роль играют и другие образования, прежде всего лимфатические железы в виде неправильных клеточных тяжей, расположенных либо вдоль мальпигиевых сосудов, либо вдоль брюшного кровеносного сосуда, или вдоль брюшной нервной цепочки. Они служат для захвата и накопления твердых продуктов выделения и фагоцитируют впрыснутые в полость тела твердые частицы (например, порошка туши или кармина). Кроме того, участие в выделении прини-

мает жировое тело. Полость тела — миксоцель — многоножек во многих местах заполнена неправильными тяжами и скоплениями клеток, причем эти скопления ограничены тонкой собственной оболочкой. Совокупность таких скоплений и называется жировым телом. В клетках его наблюдаются многочисленные капли жира, а также конкреции мочевой кислоты. Жировое тело служит не только для накопления запасного питательного материала, но и для выделения (мочевая кислота).

Нервная система состоит из головного мозга, окологлоточных коннективов и брюшной нервной цепочки. Головной мозг имеет довольно сложное гистологическое строение, свидетельствующее, что голова многоножек образована из сегментов, превышающих по числу количество пар головных придатков. В мозге помимо пары ганглиев, посылающих нервы к антеннам, имеются еще парные скопления нервных клеток, отвечающие вставочному (интеркалярному) сегменту.

Брюшная цепочка состоит из расположенного в голове подглоточного ганглия, который иннервирует все ротовые конечности, и из длинного ряда туловищных ганглиев, хорошо обособленных и сидящих на общем парном продольном нервном стволе. На каждый сегмент приходится обычно один парный ганглий. У *Diplopoda* такое устройство наблюдается лишь в четырех передних сегментах, прочие же содержат по два расположенных один за другим ганглия, чем доказывається сложный состав этих сегментов.

Органами осязания и обоняния служат антенны, усаженные чувствительными волосками, чувствительными колбочками и т. п. Кроме того, по бокам головы, между основными антеннами и глазами, лежат два темешваровых органа чувств (по-видимому, хеморецепторы). Это или подковообразные ямки, на дне которых имеются валки из чувствительных клеток, или же скопления чувствительных клеток, помещающиеся под покровами головы в глубине длинных узких каналов. Темешваровы органы иннервируются от головного мозга. Громадное большинство многоножек снабжено глазами, их может быть 2, 4 или много. Глаза сидят по бокам головы и носят характер одиночных, просто устроенных глазков. Только у мухоловок (*Scutigera*) на голове два больших скопления глазков, так тесно сближенных, что они соприкасаются друг с другом и напоминают сложные фасетированные глаза насекомых. Зрительные способности многоножек невелики. Многоножки предпочитают затененные участки.

Органы дыхания представлены трахеями — тонкими воздухоносными трубочками эктодермального происхождения, возникающими как губки влячивания покровов. Стенки трахей выстланы продолжением наружной кутикулы, которое на всем протяжении трахейной трубки образует спиральное утолщение, не дающее трахеям спадаться. Трахеи начинаются парными дыхальцами, или стигмами, лежащими на брюшной стороне сегментов туловища. Как исходная форма трахейной системы должна рассматриваться такая, у которой каждый туловищный сегмент несет пару стигм, а каждая стигма ведет в обособленный пучок тонких трахейных трубочек. Ближе всего к этой схеме стоит подкласс *Diplopoda*, у представителей которого почти все туловищные сегменты снабжены независимыми друг от друга парными пучками неразветвленных трахей. В связи с двойным характером туловищных сегментов последние несут не по 1, а по 2 пары дыхалец. У большинства видов подкласса *Chilopoda* стигмы расположены на туловище через сегмент, а у некоторых форм (например, *Scutigera*) животное имеет всего 7 пар стигм, но сама трахейная сеть развита у губоногих гораздо сложнее. Трахеи у некоторых из них сильно ветвятся, и между трахейными пучками соседних сегмен-

тов и одного и того же сегмента (правым и левым) устанавливаются со-общения в виде продольных и поперечных перемычек. Концевые веточки трахеи многоножек оплетают все внутренние органы. Смена воздуха в трахеях происходит вследствие изменения объема тела при сокращении и расслаблении мускулатуры.

Кровеносная система довольно хорошо развита, кроме сердца есть система периферических кровеносных сосудов. Сердце в виде нежной прозрачной трубки тянется над кишкой вдоль всего туловища и сзади замыкается слепо или же продолжается в два коротких сосуда, теряющихся в мускулатуре. Сердце соответственно сегментам поделено на камеры: каждая камера имеет две остии. У подкласса *Diplopoda*, где сегменты двойные, остий по две пары на один сегмент. Сердце продолжается в головную аорту, направляющуюся к мозгу. У губоногих кровеносная система сложно устроена: аорта отдает от себя на пути к мозгу артериальное кольцо, огибающее кишку и впадающее в брюшной продольный сосуд, лежащий над брюшной нервной цепочкой. От каждой камеры сердца отходят, кроме того, 2 боковые артерии. Сердце подвешено к стенкам тела при помощи особых крыловидных мышц. Все отходящие от сердца сосуды более или менее богато ветвятся, но затем обрываются, и гемолимфа попадает в лакуны миксоцеля, т. е. в промежутки между органами. Из лакун она поступает в околосердечный участок полости тела и оттуда вновь в сердце. Сердце гонит гемолимфу от заднего конца к переднему, в брюшном сосуде она движется в противоположном направлении.

Половая система. Все многоножки раздельнополы. Половые железы лишь в редких случаях сохраняют (некоторые пауроподы) первоначально парный характер и обычно сливаются в непарное образование различного вида. Так, семенник, например, имеет вид массивного образования с лопастями по краю или длинной тонкой трубкой, или состоит из 11—12 пар маленьких долек, соединенных общим половым протоком. Яйцевод и семяпровод у кивсяков (см. рис. 305, Г, Д) в начальной части представляют непарные протоки. Направляясь вперед, они раздваиваются и открываются наружу на брюшной стороне второго (не считая шейного) туловищного сегмента. На этом же сегменте расположено половое отверстие у симфил и пауропод.

У представителей подкласса *Chilopoda* половой проток в начальной части непарный, может образовывать две ветви, которые затем обязательно сливаются. Половое отверстие расположено на предпоследнем сегменте туловища (см. рис. 305, Б, В).

С половой системой многоножек связан ряд дополнительных образований. Так, в семяпровод часто впадают длинные мешковидные семенные пузырьки. Женская половая система может быть снабжена семяприемниками. Часто развиваются особые придаточные железы (см. рис. 305, Б, В).

Способы оплодотворения многоножек разнообразны. В более простом случае самец подвешивает на выделенную им паутину капсельку семенной жидкости или настоящий сперматофор, которые позднее подбираются самкой. Иногда происходит копуляция, причем семенная жидкость в таком случае вносится в половое отверстие самки конечностями самца (чаще всего для этого служат специализированные конечности — гоноподии).

Развитие. Яйца многоножек крупны и богаты желтком, соответственно с чем они испытывают частичное, поверхностное дробление. Постэмбриональное развитие *Megiaroda* может протекать по двум несколько различным типам.

Первый тип, или настоящее прямое развитие, встречается у части представителей подкласса Chilopoda (*Geophilus*, *Scolopendra*): молодое животное вылупляется из яйца, обладая полным числом туловищных сегментов и конечностей, т. е. вполне походит на материнский организм. Второй тип, или развитие с анаморфозом, имеется у прочих губоногих и двупарноногих. В этом случае животное вылупляется с неполным числом туловищных члеников, восполняемых при ряде линек. С каждой линькой к имеющимся сегментам прибавляются позади последнего сформированного сегмента членики, следующие за ним по порядку. Образование их идет за счет зоны роста, которая лежит непосредственно впереди тельсона (т. е. там же, где и у личинок раков). Молодь анаморфных видов подкл. Chilopoda вылупляется с 12 парами туловищных конечностей, молодь подкл. Diplopoda — всего с 3 передними парами ходных ножек, за которыми следует несколько безногих сегментов. Эта шестиногая стадия (рис. 306) напоминает личинок многих насекомых, когда они еще лишены зачатков крыльев.

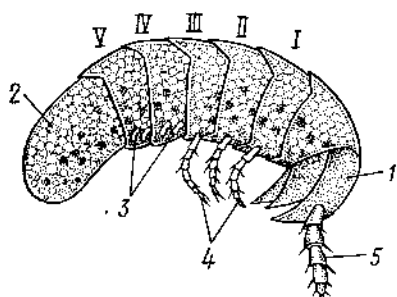


Рис. 306. Шестиногая личинка кивсяка *Julus* (*Diplopoda*) (по Ферхер):

1 — голова, 2 — тельсоп, 3 — зачаток ног, 4 — ноги, 5 — антенна; I—V — сегменты туловища

Экология. Многоножки преимущественно ночные, избегающие дневного света животные, прячущиеся под корой, камнями и т. п. Кивсяки очень неповоротливы и медлительны, тогда как губоногие, наоборот, ловки и отличаются быстротой движений.

Многие многоножки обнаруживают заботу о потомстве. Они или откладывают яйца в особые гнездышки, приготовленные из земли или другого материала, или свертываются спирально вокруг отложенной кучки яиц и остаются в таком положении по нескольку недель, не принимая пищи, пока не вылупится молодь.

На севере разнообразие многоножек невелико. На юге — в Крыму, на Кавказе, в Средней Азии количество видов их увеличивается. Самые крупные сколопендры и кивсяки — до 28 см длиной и в палец толщиной — встречаются лишь под тропиками. Наиболее мелкие многоножки имеют всего 1—3 мм в длину. Все многоножки, кроме подкл. Chilopoda, совершенно безобидны. Укусы крупных губоногих, например *Scolopendra*, могут быть болезненными.

Классификация. Многоножки делятся на 4 подкласса (иногда им придают значение самостоятельных классов): симфилы (*Symphyla*), пауроподы (*Paucipoda*), двупарноногие, или кивсяки (*Diplopoda*), и губоногие (*Chilopoda*).

ПОДКЛАСС I. СИМФИЛЫ (*SYMPHYLA*)

Около 150 видов. Мелкие животные с простыми усиками и тремя парами ротовых конечностей. Глаза отсутствуют. Стиллы в числе одной пары располагаются на голове. Конечности имеются не на всех сегментах.

Типичный представитель этой группы *Scolopendrella immaculata* — маленькая (8 мм) многоножка, встречающаяся в лесной полосе Средней и Южной Европы (см. рис. 301, А).

ПОДКЛАСС II. ПАУРОПОДЫ (PAUROPODA)

Около 350 видов. Мелкие формы с антеннами, трехраздельными на конце, и двумя парами ротовых конечностей: мандибул и слившихся в непарную пластинку (гнатохилярий) первой парой челюстей. За головой следует безногий «шейный сегмент», соответствующий сегменту третьей пары ротовых конечностей; 10 туловищных сегментов, последний туловищный сегмент безногий. Представитель: *Pauropus silvaticus* (см. рис. 301, Д) длиной 1 мм. Широко распространены в Европе.

ПОДКЛАСС III. ДВУПАРНОНОГИЕ, ИЛИ КИВСЯКИ (DIPLOPODA)

Около 8000 видов. Тело часто цилиндрическое, усики простые короткие. Ротовых конечностей две пары: мандибулы и гнатохилярий. «Шейный сегмент» лишен конечностей: следующие за ним три первых туловищных сегмента несут по одной паре ножек. Все прочие, за исключением 1—3 последних безногих сегментов, обладают двумя парами конечностей. Представители: *Schizophyllum sabulosum* (см. рис. 304), распространен по всей Европе; *Polydesmus* (см. рис. 301, Г) и др.

ПОДКЛАСС IV. ГУБОНОГИЕ (CHILPODA)

Около 2800 видов. Тело плоское, усики простые, большей частью длинные. Ротовых конечностей три пары: мандибулы и две пары челюстей. Первая пара туловищных конечностей превращена в ядовитые ногощелюсти. Туловищные сегменты несут по одной паре ножек.

Обычным представителем губоногих служит костьяка (*Lithobius forficatus*; см. рис. 301, В) — многоножка, встречающаяся всюду — под корой, под камнями; длина 2—2,5 см; состоит из 19 сегментов (не считая головных). Другая, гораздо длиннее, желтого цвета многоножка *Geophilus* нередко попадает весной, особенно на огородах и т. п., падает не только на насекомых, но и на небольших дождевых червей. У нас на юге встречается довольно крупная *Scolopendra morsitans* (до 12 см), укусы которой очень болезненны для человека.

В ископаемом состоянии известны преимущественно представители подкл. Diplopoda; например *Archidesmus* из силурийских, *Euphoberia* из каменноугольных отложений и др. Древнейшие губоногие из сем. Euscolopendridae обнаружены в верхнекаменноугольных слоях.

КЛАСС II. НАСЕКОМЫЕ (INSECTA)

Класс насекомых включает всех трахейнодышащих членистоногих, обладающих тремя парами ног. Тело их отчетливо подразделяется на голову, грудь и брюшко. Большинству представителей класса присуща способность к полету — единственная в этом смысле группа среди всех беспозвоночных.

Класс насекомых богаче всех прочих классов по числу представителей. На долю Insecta приходится около 70% общего числа известных видов животных. По разным источникам число изученных видов насекомых колеблется от 600 000 до 1 500 000. Тем не менее и до сих пор в научной литературе ежегодно описываются новые формы. Если принять во внимание, что многие виды насекомых встречаются в громадном количестве особей, то становится понятным, какую огромную роль насекомые играют в наземных биоценозах. Естественно, что и практическое значение насекомых чрезвычайно велико.

Строение и физиология. Тело взрослых Insecta разделено на голову, грудь и брюшко (рис. 307). Сегменты головы слиты в общую массу, тогда как членики груди и брюшка бывают более или менее хорошо различимы. Голова состоит из акрона и 4 сегментов, грудь всегда из 3, брюшко же в своем наиболее полном составе содержит 11 сегментов и тельсон. Голова и грудь несут конечности, брюшко иногда сохраняет лишь их рудименты.

Голова одета обшей хитиновой капсулой, резкий пережим, или шейка, отделяет ее от груди, с которой она большей частью соединена под-

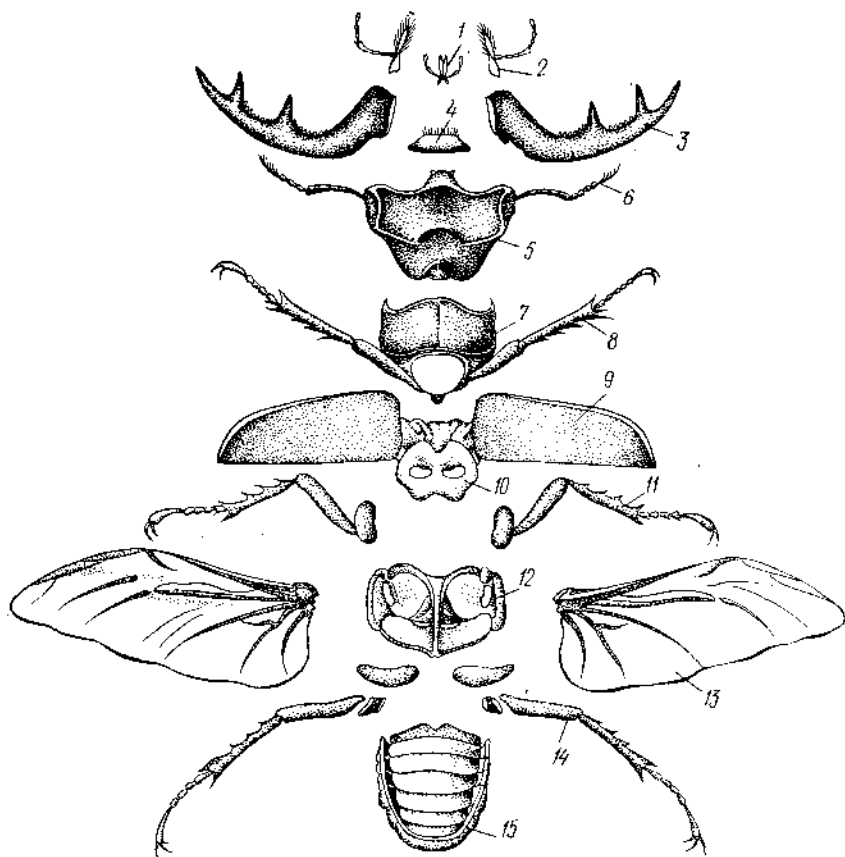


Рис. 307. Расчленение жука-олени *Lucanus cervus* (из Гилярова):

1 — нижняя губа, 2 — нижняя челюсть, 3 — мандибула, 4 — верхняя губа, 5 — голова, 6 — сяжки, 7 — переднегрудь, 8 — первая пара грудных конечностей, 9 — передняя пара крыльев — надкрылья, 10 — среднегрудь, 11 — вторая пара грудных конечностей, 12 — заднегрудь, 13 — задние крылья, 14 — третья пара грудных конечностей, 15 — брюшко

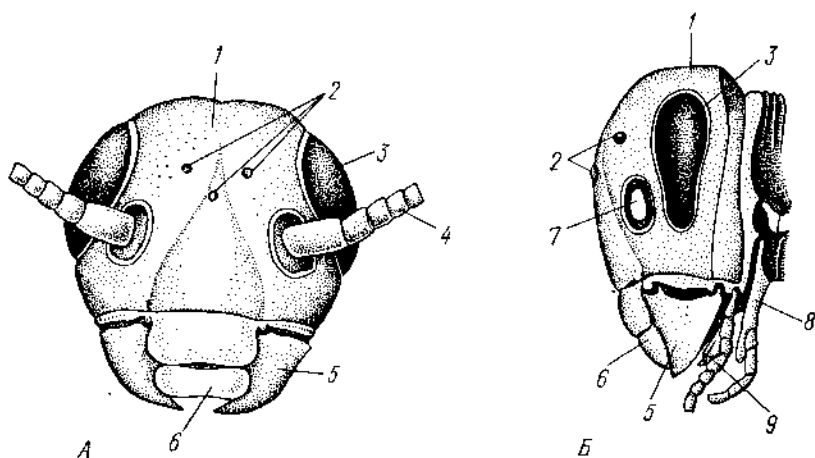


Рис. 308. Голова насекомого спереди (А) и сбоку (Б) (из Кенигсмена):
1 — головная капсула, 2 — простые глазки, 3 — фасцированный глаз, 4 — антенна (сяжки), 5 — мандибула, 6 — верхняя губа, 7 — место прикрепления сяжки, 8 — нижняя губа, 9 — нижняя челюсть

видно. На нижней поверхности головы или на ее переднем конце помещается рот. По бокам головы расположены два больших сложных глаза, между которыми могут находиться несколько мелких одиночных глазков (рис. 308).

Голова несет 4 пары придатков. От верхней стороны ее отходит пара антенн — придатков акропа. Они гомологичны таковым многоножек, но более разнообразны по форме. Их также часто называют «усиками», или «саяжками». Саяжки всегда состоят из одного ряда члеников. Различают щетинковидные саяжки, нитевидные, пильчатые, гребенчатые, перистые, коленчатые и др. (рис. 309). Усики снабжены многочисленными рецепторами, воспринимающими различные типы раздражений. Главным образом это органы осязания и обоняния.

Интеркалярный сегмент (I сегмент тела) не только не обладает никакими придатками, но и подвергается почти полной редукции. Прочие три пары придатков — конечности II, III и IV сегментов, вошедших в состав головы. Конечности располагаются вокруг ротового отверстия и в совокупности с рядом других образований, имеющих независимое от конечностей происхождение, формируют довольно сложно устроенные у насекомых ротовые аппараты; последние представляют единое функциональное целое.

В соответствии с крайним разнообразием способов питания ротовые аппараты многих групп насекомых отличаются по строению. Однако изучение морфологии и принципов действия этих образований показывает, что многообразные ротовые части Insecta — результат изменений одного общего основного типа. Последний, в свою очередь, возник путем специализации обычных конечностей членистоногих. Захват, удержание и измельчение пищи становятся их главной задачей.

Решая вопрос об исходном у насекомых типе ротовых аппаратов, естественно исходить как из строения, так и из функциональных особенностей последних. Общность плана строения ротовых конечностей и ходной ноги, легкость установления гомологий между их отдельными частями — показатели примитивности ротового аппарата в целом. О многом может сказать и характер пищи.

По-видимому, первичным для насекомых было питание более или менее твердым органическим детритом растительного или животного происхождения, что определило появление хищничества или настоящей растительоядности. Но во всех этих случаях животному необходимо захватывать и разгрызать пищевой объект. Поглощение жидкой пищи (кровь животных, соки и нектар растений, жидкие разлагающиеся органические вещества и т. п.) обусловило появление принципиально иных приспособлений.

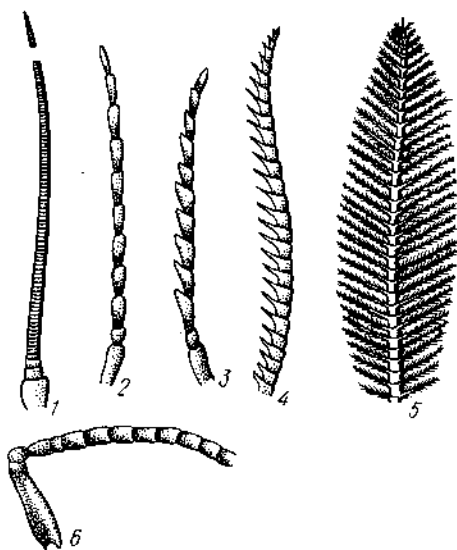


Рис. 309. Саяжки насекомых (из Кенгемена):

1 — щетинковидный, 2 — нитевидный, 3 — пильчатый, 4 — гребенчатый, 5 — перистый, 6 — коленчатый

Этим условиям полностью отвечают встречающиеся у прямокрылых, тараканов, жуков и т. п. ротовые аппараты грызущего типа. Их первичный характер доказывается наиболее богатой расчлененностью отдельных конечностей, сходством с ротовыми органами многоножек и тем, что они встречаются у личинок многих отрядов насекомых (например, чешуекрылых), у которых во взрослом состоянии ротовые аппараты других типов.

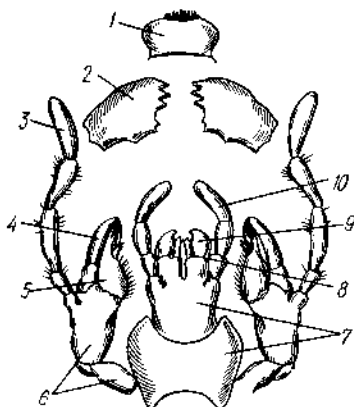


Рис. 310. Ротовой аппарат грызущего типа черного таракана (по Гертвигу):

1 — верхняя губа, 2 — верхняя челюсть — мандибула, 3 — нижнечелюстной щупик, 4 — наружная лопасть нижней челюсти, 5 — внутренняя лопасть нижней челюсти, 6 — нижняя челюсть, состоящая из створки и основного членика, 7 — нижняя губа, состоящая из подбородка и подподбородка, 8 — внутренняя лопасть нижней губы, 9 — наружная лопасть нижней губы, 10 — нижнегубной щупик

В состав ротового аппарата грызущего типа (рис. 310) входят следующие образования. Спереди рот прикрыт «верхней губой», представляющей складку покровов головы и образующей переднюю стенку ротовой полости. Верхняя губа закладывается независимо от конечностей и не гомологична им. За ней следует пара верхних челюстей — жвал, или мандибул. Это две толстые нерасчлененные пластинки, зазубренные по внутреннему краю и играющие наиболее важную роль в размалывании пищи. Мандибулы являются конечностями II сегмента головы. Конечности III и IV сегментов — максиллы, или нижние челюсти. Они членисты и этим напоминают о происхождении от ходных ног. Первая пара нижних челюстей расположена по бокам рта, причем каждая челюсть состоит из двучленикового основания и сидящих на его вершине трех придатков: двух лопастей, внутренней и наружной, и членистого челюстного щупика. Это наиболее богато расчлененные конечности насекомых, вследствие чего как раз на строении первой пары максилл базируются попытки провести гомологию между конечностями Insecta и основным двуветвистым типом конечностей другой ветви членистоногих, а именно ракообразных.

Вторая пара нижних челюстей насекомых сливается (как у многоножек *Chilopoda*, см. рис. 302) и образует непарную пластинку — нижнюю губу. Соответственно происхождению нижняя губа состоит из основной пластинки и сидящих на ней трех пар придатков. Последние представляют собой две пары нерасчлененных лопастей и пару нижнегубных щупиков. К ротовому аппарату относится также хитиновое выпячивание дна ротовой полости — гифофаринкс, или язык.

Наименьшее сравнительно с описанным основным типом изменение обнаруживают лакающие ротовые органы (рис. 311) многих перепончатокрылых (пчелы, шмели). Верхняя губа и жвалы приблизительно такого же строения, как и в грызущем ротовом аппарате. Напротив, обе пары нижних челюстей заметно изменяются по сравнению с исходным типом: сохраняя полный набор частей, входящих в их состав, они сильно вытягиваются в длину и в сложенном «рабочем» состоянии образуют довольно широкий хоботок. Подобная двойственность в строении ротового аппарата пчел и шмелей объясняется особенностями их питания. Мандибулы служат для сбора и размалывания твердой цветочной пыльцы, а хоботок, образуемый максиллами, — для всасывания нектара.

Переход многих насекомых к питанию только жидкой пищей привел к возникновению более специализированных ротовых аппаратов,

приспособленных для сосания, основу которых составляет хорошо герметизированная трубка. Последняя в разных отрядах насекомых имеет различное происхождение и строение в зависимости от особенностей источника и характера пищи.

У комаров (отр. Diptera), например, совокупность всех ротовых частей образует колющий хоботок (рис. 312), состоящий из желобовидного футляра, в котором заложены колющие щетинки. Желоб образован очень сильно вытянутой нижней губой, щупики которой почти полностью атрофируются. Сверху желоб прикрыт тоже вытянутой верхней губой, края которой смыкаются, образуя узкую трубку, служащую для всасывания крови. Жвалы, две пары нижних челюстей и гипофаринкс преобразованы в тонкие колющие стилеты, легко проникающие через покровы позвоночных животных.

Сосушие ротовые органы (рис. 313) встречаются у чешуекрылых и устроены в виде сосательного хоботка. Ротовой аппарат характеризуется необычайным развитием первой пары нижних челюстей и редукцией всех остальных частей. Верхняя губа едва различима, жвал нет. Нижняя губа образует небольшую нерасчлененную треугольную пластинку, снабженную трехчлениковыми щупиками. Нижняя челюсть каждой

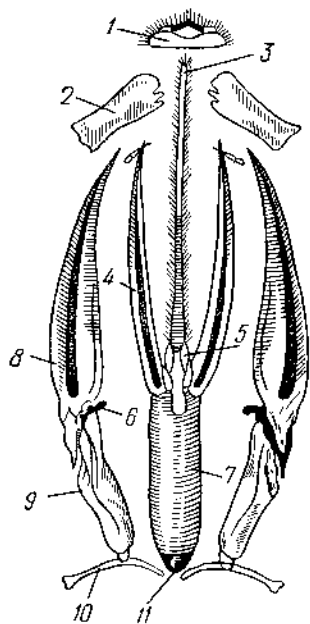


Рис. 311. Лакающие ротовые органы шмеля *Vombis* (по Богданову-Каткову):

1 — верхняя губа, 2 — верхняя челюсть, 3 — язычок — сросток внутренних лопасти нижней губы, 4 — нижнегубной щупик, 5 — наружная лопасть нижней губы, 6 — вишнечелюстной щупик, 7 — подбородок, 8 — нижняя челюсть, 9 — ствол, 10 — основной членник, 11 — подбородок

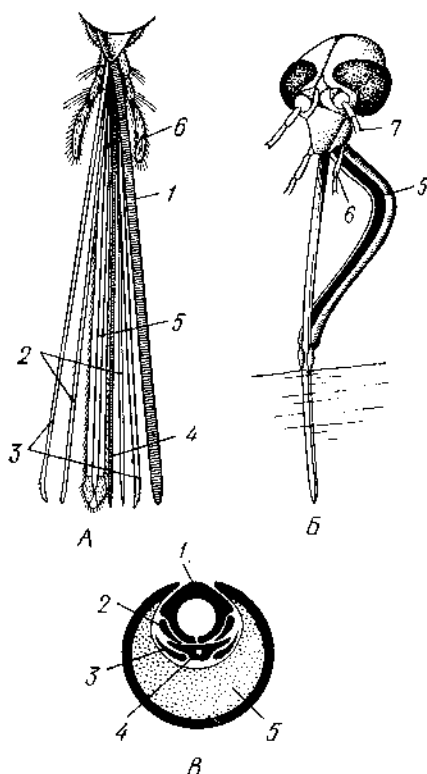


Рис. 312. Колющие ротовые органы комара. А — хоботок комара в расправленном виде (по Муру); Б — положение ротовых частей во время акта сосания крови (по Веберу); В — поперечный разрез через хоботок комара (из Зеликмана):

1 — верхняя губа, 2 — мандибула, 3 — нижняя челюсть, 4 — гипофаринкс, 5 — нижняя губа, 6 — вишнечелюстной щупик, 7 — сяжки

стороны вытянута в очень длинный желобок, вогнутость которого обращена к медианной линии тела. Желобки обеих сторон плотно прикладываются друг к другу краями, образуя трубку. В покое хоботок свернут на брюшной стороне в крутую спираль и спрятан под

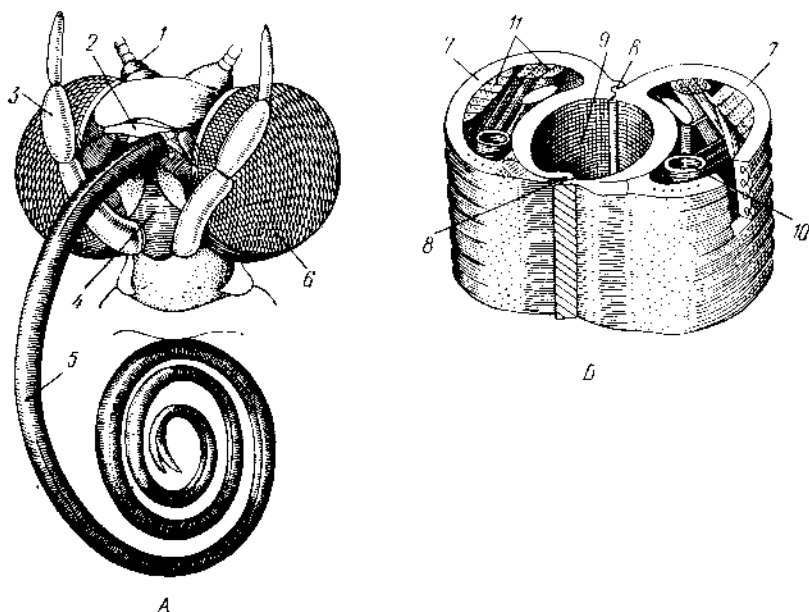


Рис. 313. Сосущий ротовой аппарат бабочки. А — голова бабочки с расправленным хоботком; Б — участок хоботка при большом увеличении (по Веберу):

1 — основание усиков, 2 — верхняя губа, 3 — нижнегубной щупик, 4 — нижняя губа, 5 — хоботок — нижние челюсти, 6 — фасетированный глаз, 7 — правая и левая нижние челюсти, 8 — места соединения челюстей, 9 — полость хоботка, 10 — трахеи, 11 — мускулатура хоботка

головой. В расправленном виде хоботок засовывается внутрь цветков при высасывании нектара.

Лижущим ротовым аппаратом (рис. 314) обладают многие мухи из двукрылых. Главная часть аппарата — мясистая нижняя губа (хоботок), заканчивающаяся двумя большими пластинчатыми выростами, последние снабжены сложно устроенным фильтрующим аппаратом. Мандибулы и первая пара нижних челюстей атрофированы, хотя челюстные щупики сохраняются. Верхняя губа и гипофаринкс, расположенные в желобообразном углублении на передней стенке нижней губы, в совокупности с ней образуют трубочку, в которую и поступает жидкая пища, слизанная и профильтрованная пластинчатыми выростами нижней губы.

В некоторых случаях может происходить вторичное упрощение или даже почти полная редукция ротового аппарата. Это главным образом характерно для форм, не питающихся на взрослой стадии (поденки, оводы). Описанные крайние ступени развития ротового аппарата связаны с основным грызущим типом ротовых конечностей рядом переходов.

Положение ротовых частей на головной капсуле имеет важное систематическое значение. У подавляющего большинства форм они расположены снаружи, на поверхности головы. Эти насекомые объединяются в подкласс Открыточелюстных (Ectognatha). У небольшого числа самых примитивных форм ротовые конечности погружены внутрь особой рото-

вой капсулы, так что наружу в лучшем случае торчат только их кончики. Подобные насекомые составляют второй подкласс — Скрыточелюстные (Entognatha).

Грудь насекомых (см. рис. 307) состоит из трех сегментов, называемых передне-, средне- и заднегрудью. Сегменты груди несут три пары двигательных конечностей, прикрепляющихся между стернитом и боковой пластинкой каждой стороны (рис. 315).

Конечности всегда состоят из одного ряда члеников, в которых мы отличаем от основания к концу ноги: 1) тазик, или ляжку, широкий основной членик; 2) вертлуг; 3) бедро, самый толстый членик ноги; 4) голень, обычно самый длинный из члеников;

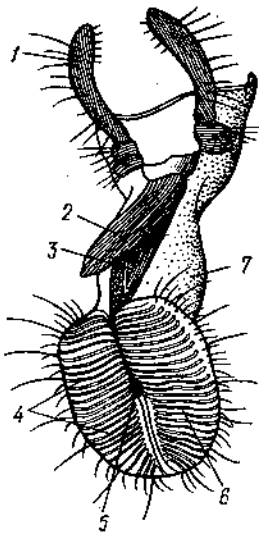


Рис. 314. Лижущий ротовой аппарат мухи *Musca domestica*. Вид спереди и снизу (из Шванвича):

1 — нижнечелюстной щупик, 2 — верхняя губа, 3 — гифофаринкс, 4 — каналы фильтрующего аппарата, 5 — ротовое отверстие, 6 — лопасти нижней губы, 7 — нижняя губа

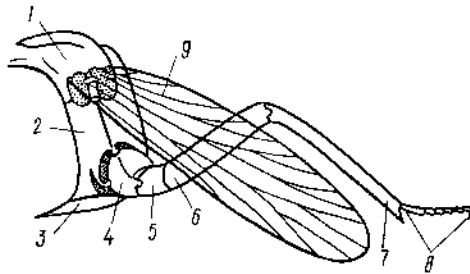


Рис. 315. Схема строения грудного сегмента (по Шванвичу):

1 — тергит, 2 — боковая пластинка, 3 — стернит, 4 — тазик, 5 — вертлуг, 6 — бедро, 7 — голень, 8 — лапка, 9 — крыло

5) лапку, состоящую из разного числа (максимально до 5) очень маленьких члеников. Последний из них несет на конце два (реже один) коготка. В связи с разными способами движения ноги испытывают модификации, иногда очень сильные (рис. 316). Ближе всего подходят к

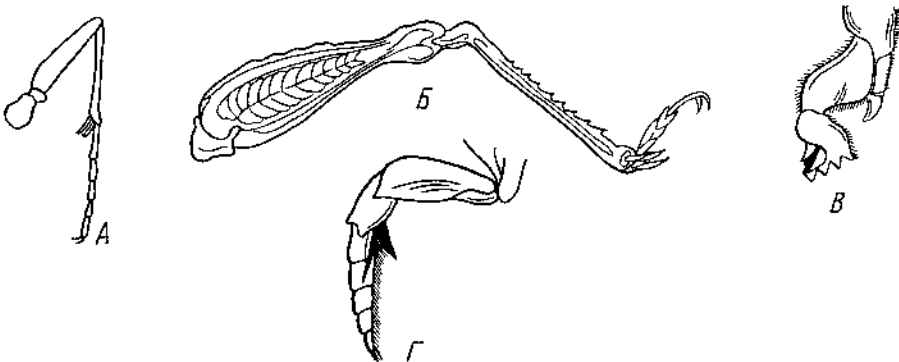


Рис. 316. Различные типы конечностей насекомых. А — бегающая; Б — прыгательная; В — копательная; Г — плавательная (из Бей-Биепко)

описанному типу бегательные ноги, которые и наиболее распространены у Insecta. У насекомых с прыгательными ногами, например у кузнечиков, бедро и голень задней пары ног сильно вытягиваются. У роющих насекомых все ноги, а в особенности передние, играющие главную роль при копании, укорачиваются, становятся массивными и приобретают мощное вооружение из хитиновых зубцов. Плавательные конечности сплющены в виде весла и снабжены густым рядом упругих гребных волосков (жуки-плавунцы).

Конечности насекомых, представляющие систему подвижно соединенных друг с другом рычагов с большим числом степеней свободы, способны к разнообразным и совершенным движениям.

Характернейшей особенностью насекомых как большой систематической группы является их способность к полету. Полет осуществляется

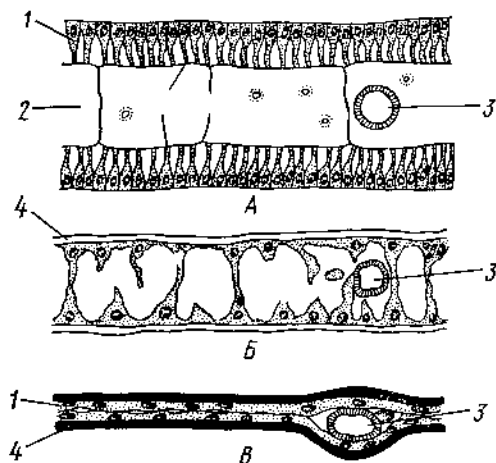


Рис. 317. Последовательные стадии формирования крыла бабочки. А — зачаток крыла куколки; Б — крыло только что вышедшей из куколки бабочки; В — затвердевшее крыло (из Швалльича):

1 — гиподерма, 2 — полость зачатка крыла, 3 — трахея, 4 — кутикула

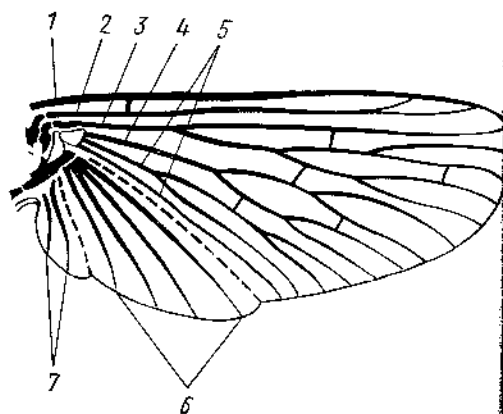


Рис. 318. Схема жилкования крыла насекомого (из Кенигсмана):

1 — костальная жилка, 2 — субкостальная жилка, 3 — радиальная жилка, 4 — медиальная жилка, 5 — кубитальная жилка, 6 — анальные жилки, 7 — югальные жилки

при помощи *крыльев*; в большинстве случаев их две пары и расположены они на II (среднегрудь) и III (заднегрудь) грудных сегментах. Крылья представляют, по существу, мощные складки стенки тела. Хотя полностью сформированное крыло имеет вид тонкой цельной пластинки, оно тем не менее двухслойно; верхний и нижний слои разделены тончайшей щелью, являющейся продолжением полости тела (рис. 317, В).

В крыло, как и во все участки тела, заходят трахейные стволы и нервы. В местах их залегания на крыльях образуются характерные трубчатые утолщения — жилки, располагающиеся строго определенным для каждого вида образом, в результате чего возникает определенный рисунок — жилкование. В настоящее время выработана единая система названий жилок, а исходный тип жилкования представляется следующим образом (рис. 318). Вдоль крыла проходят так называемые продольные жилки: костальная, субкостальная, радиальная, медиальная, кубитальная, анальные и югальные. Все они, кроме первой, могут образовывать дополнительные ветви. Наряду с продольными имеются и поперечные жилки.

Особенности строения крыльев становятся хорошо понятными при знакомстве с процессом их развития в онтогенезе насекомых (см. рис. 317).

Крылья закладываются в виде мешкообразных выпячиваний кожи, в которые продолжают полость тела и трахеи. Выпячивания сплющиваются дорзовентрально; гемолимфа из них оттекает внутрь тела, верх-

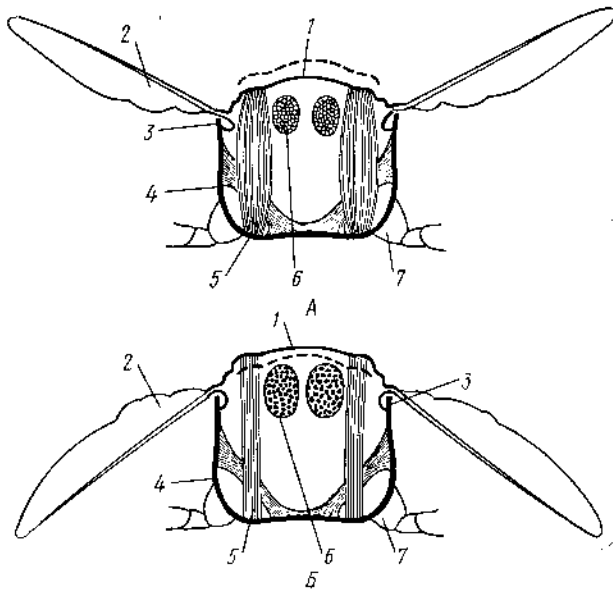


Рис. 319. Схема работы крыльев насекомого. А — стадия поднятого крыла; Б — стадия опущенного крыла (по Шванвичу):

1 — тергит, 2 — крыло, 3 — столбик, 4 — боковая пластинка.
5 — дорзо-вентральная мышца, 6 — продольная мышца, 7 — основание конечности

ний и нижний листки пластинки сближаются, мягкие ткани частично дегенерируют, и крыло приобретает вид тонкой перепонки.

Движение крыльев у насекомых — результат работы сложного механизма и определяется, с одной стороны, особенностью сочленения крыла с туловищем, а с другой — действием особых крыловых мышц. В общих чертах основной механизм движения крыльев представляется следующим образом (рис. 319). Само крыло — это двуплечий рычаг с неравной длиной плечей. С тергитом и боковой пластинкой крыло соединяется тонкими и гибкими мембранами. Чуть отступя от места этого соединения, крыло опирается на небольшой, имеющий вид столбика вырост боковой пластинки, который и является точкой опоры крылового рычага.

Расположенные в грудных сегментах мощные продольные и дорзовентральные мышцы могут опускать или приподнимать тергит. При опускании последний давит на короткое плечо крыла и влечет его за собой вниз. В результате длинное плечо, т. е. вся несущая плоскость крыла, движется вверх. Подъем тергита приводит к опусканию крыловой пластинки (рис. 319). Небольшие мышцы, прикрепленные непосредственно к крылу, способны поворачивать его вдоль продольной оси, при этом изменяется угол атаки. Во время полета свободный конец крыла движется по довольно сложной траектории (рис. 320). При опускании крыловая

пластинка расположена горизонтально и движется вниз и вперед: возникает подъемная сила, удерживающая насекомое в воздухе. При движении вверх и назад крыло располагается вертикально, что создает пропеллирующий эффект.

Количество ударов крыла в 1 с сильно варьирует у разных насекомых: от 5—10 (у крупных дневных бабочек) до 500—600 (многие комары); у

очень мелких комаров-мокрецов эта цифра достигает 1000 колебаний в 1 с. У различных представителей насекомых передние и задние крылья могут быть развиты в разной степени. Только у более примитивных насекомых (стрекозы) обе пары крыльев развиты более или менее одинаково, хотя и разнятся по форме. У жуков (отр. Жесткокрылые — Coleoptera) передние крылья изменяются в толстые и твердые надкрылья — элитры, которые почти не участвуют в полете и в основном служат для защиты спинной стороны тела. Настоящими же крыльями являются лишь задние крылья, которые в покоем состоянии спрятаны под надкрыльями. У представителей отряда клопов твердеет лишь основная половина

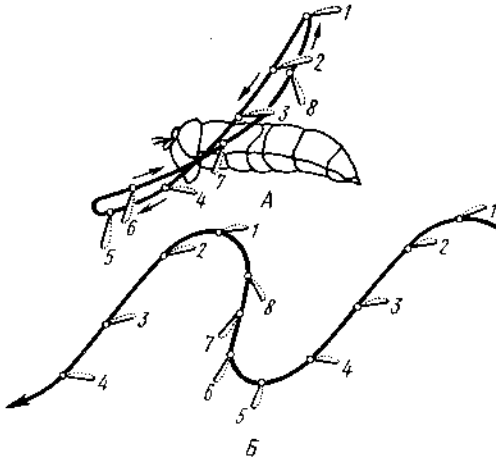


Рис. 320. Схема траектории крыла насекомого. А — при стоячем полете мухи-журчалки; Б — при полете вперед (по Залесскому):

1—8 — восемь последовательных стадий положения крыла (сплошная черта — нижняя сторона крыла, пунктир — верхняя сторона)

передней пары крыльев, вследствие чего эту группу насекомых нередко называют отрядом Полужесткокрылых. У некоторых насекомых, а именно у целого отряда двукрылых, развита лишь передняя пара крыльев, тогда как от задней остаются лишь рудименты в виде так называемых жуужалец.

Среди насекомых имеются и бескрылые, которые делятся на две различные группы. У одних отсутствие крыльев есть черта, присущая им искони и указывающая на примитивность их организации. Это все представители подкласса Entognatha и наиболее примитивные из открыточелюстных — отряд Thysanura (см. рис. 366). Среди остальных Ectognatha тоже встречаются формы, лишенные крыльев, — вши, блохи, некоторые мухи и т. п. Однако бескрылость в этом случае — свойство вторичное: это формы, утратившие крылья вследствие паразитического образа жизни или каких-либо иных причин.

Вопрос о происхождении крыльев еще не вполне разрешен. В настоящее время одной из наиболее обоснованных представляется «паранотальная» гипотеза, согласно которой крылья возникли из простых неподвижных боковых выростов кожи — паранотумов. Такие выросты встречаются у многих члени-

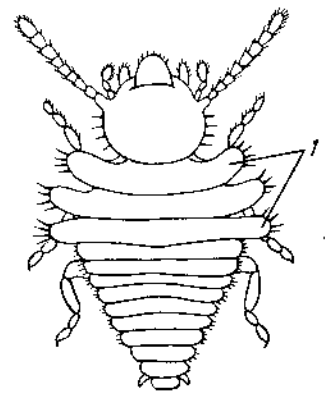


Рис. 321. Нимфа *Calotermes dilatatus* с крыловидными расширениями (1) на всех сегментах груди (из Иммса)

стоногих (трилобиты, ракообразные), у многих ископаемых насекомых (см. рис. 362) и у некоторых современных форм (личинки термитов, некоторые богомолы, тараканы и т. д.; рис. 321). Переходом от ползающего к летающему послужил, быть может, лазящий образ жизни на деревьях, при котором насекомые, вероятно, часто делали прыжки с ветки на ветку, что способствовало дальнейшему развитию боковых выростов груди, которые вначале выполняли функции несущих плоскостей при парашютировании или планирующем полете. Дальнейшая дифференцировка и отчленение выростов от самого тела привели к выработке настоящих крыльев, обеспечивающих активный пропеллирующий полет.

Брюшко — последний отдел тела насекомых (см. рис. 307). Количество сегментов, входящих в его состав, варьирует у разных представителей класса. Здесь, как и в других группах членистоногих, выветляется четкая закономерность: чем ниже в эволюционном отношении стоят те или иные представители, тем более полным набором сегментов они обладают. И действительно, максимальное число брюшных сегментов мы находим у самых низших скрыточелюстных (отр. Protura), брюшко которых состоит из 11 сегментов и заканчивается отчетливо различным телсоном (см. рис. 363, А, Б). У всех остальных насекомых часть сегментов редуцируется (обычно один или несколько последних, а иногда и самый первый), так что общее число сегментов может сокращаться до 10, а у высших форм (некоторые перепончатокрылые и двукрылые) до 4—5.

Брюшко обычно лишено конечностей. Однако вследствие происхождения насекомых от форм, обладавших ножками на протяжении всего гомонно расчлененного тела, нередко сохраняются на брюшке рудименты конечностей или же конечности, изменившие свою первоначальную функцию. Так, у отряда Protura, низших представителей бескрылых насекомых, имеются малюпкие конечности на трех передних члениках брюшка. Сохраняются рудименты брюшных конечностей и у открыточелюстных. У тизанур на всех сегментах брюшка имеются особые придатки — грифельки, на которых, как на полозьях, при движении насекомого брюшко скользит по субстрату (см. рис. 366, А). Одна пара грифель-

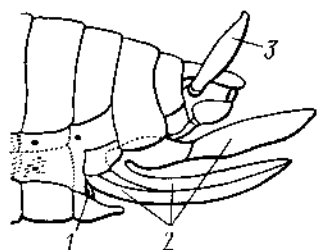


Рис. 322. Схема строения яйцеклада насекомого (из Бей-Биенко):

1 — половое отверстие, 2 — створки яйцеклада, 3 — церки

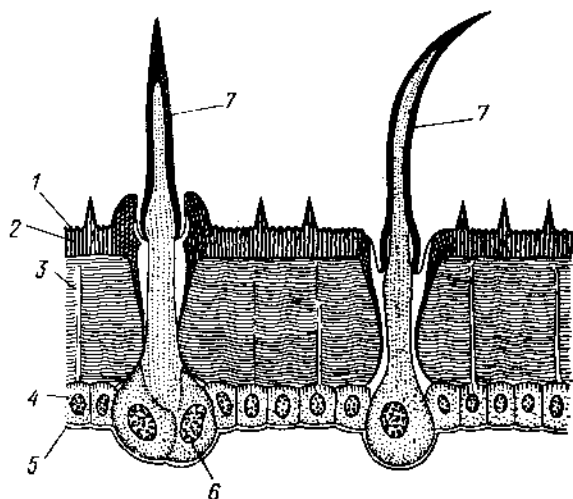


Рис. 323. Строение покровов насекомого (из Бей-Биенко):

1 — наружный слой кутикулы, 2 — средний слой кутикулы, 3 — внутренний слой кутикулы, 4 — гиподерма, 5 — базальная мембрана, 6 — клетка, образующая волосок, 7 — волосок

ков на заднем конце тела сохраняется и у тараканов. Очень широко распространены, особенно у более примитивных форм (тараканы, саранчовые и т. п.), церки — парные придатки последнего сегмента брюшка, также являющиеся видоизмененными конечностями. По-видимому, сходное происхождение имеют и яйцеклады (рис. 322), встречающиеся у многих насекомых и состоящие из трех пар вытянутых створок.

Покровы насекомых, как и всех остальных членистоногих, состоят из трех основных элементов — кутикулы, гиподермы и базальной мембраны (рис. 323). Кутикула выделяется клетками гиподермы, которая у скрыточелюстных насекомых часто превращается в синцитий. Кутикула насекомых трехслойна. В отличие от таковой ракообразных (с. 296) она несет наружный слой, содержащий липопротеиновые комплексы и препятствующий испарению воды из организма. Насекомые — сухопутные животные. Интересно отметить, что у водных и почвенных форм, обитающих в атмосфере, насыщенной парами воды, наружный слой или не выражен совсем, или развит очень слабо.

Механическую прочность кутикуле придают белки, задубленные фенолами. Они инкрустируют средний, основной слой.

На поверхности кутикулы находятся разнообразные, подвижно сочленившиеся с поверхностью тела выросты — тонкие волоски, чешуйки, щетинки. Каждое такое образование обыкновенно есть продукт выделения одной крупной гиподермальной клетки. Многообразие форм и функций полосков необычайно, они могут быть чувствительными, покровными, ядовитыми.

Окраска насекомых в большинстве случаев зависит от присутствия в гиподерме или в кутикуле особых красящих веществ — пигментов. Металлический блеск многих насекомых относится к числу так называемых структурных окрасок и имеет другую природу. Особенности строения кутикулы обуславливают появление ряда оптических эффектов, которые основаны на сложном преломлении и отражении световых лучей. Покровы насекомых имеют разнообразного значения железы; они бывают одноклеточными и многоклеточными. Таковы воюющие железы (на груди клопов), защитные железы (у многих гусениц) и т. д. Наиболее часто встречаются линочные железы. Их секрет, выделяемый во время линьки, растворяет внутренний слой старой кутикулы, не затрагивая вновь образующихся кутикулярных слоев. Особыми восковыми железами у пчел, червецов и некоторых других насекомых выделяется воск.

Мышечная система насекомых отличается большой сложностью и высокой степенью дифференциации и специализации отдельных ее элементов. Количество отдельных мышечных пучков часто достигает 1,5—2 тыс. Скелетные мышцы, обеспечивающие подвижность организма и отдельных его частей по отношению друг к другу, как правило, прикрепляются к внутренним поверхностям кутикулярных склеритов (тергитам, стернитам, стенкам конечностей). По гистологическому строению почти все мышцы насекомых поперечнополосатые.

Мышцы насекомых (в первую очередь это относится к крыловым мышцам высших групп насекомых: перепончатокрылым, двукрылым и т. п.) способны к необычайной частоте сокращений — до 1000 раз в секунду. Это связано с явлением умножения ответа на раздражение, когда на один нервный импульс мышца отвечает несколькими сокращениями.

Богато разветвленная сеть трахейной дыхательной системы снабжает кислородом каждый мышечный пучок, что наряду с заметным повышением температуры тела насекомых при полете (за счет тепловой энергии, выделяемой работающими мышцами) обеспечивает высокую интенсивность обменных процессов, протекающих в мышечных клетках.

Пищеварительная система начинается небольшой ротовой полостью, стенки которой образуются верхней губой и совокупностью ротовых конечностей. У форм, питающихся жидкой пищей, она, по существу, замелена каналами (см. рис. 312, В), образующимися в хоботке и служащими для засасывания пищи и проведения слюны — секрета специальных слюнных желез. Стенки верхней части ротовой полости и следующей за ней трубчатой глотки соединяются со стенками головной капсулы с помощью мощных мышечных пучков. Совокупность этих пучков образует своеобразный мышечный насос, обеспечивающий продвижение пищи в пищеварительную систему.

В заднюю часть ротовой полости, как правило, около основания нижней губы (максиллы II) открываются протоки одной или нескольких (до 3) пар слюнных желез. Содержащиеся в слюне ферменты обеспечивают начальные этапы процессов пищеварения. У кровососущих насекомых (муха цеце, некоторые виды комаров и т. п.) слюна часто содержит вещества, препятствующие свертыванию крови — антикоагулянты. В некоторых случаях слюнные железы резко меняют свою функцию. У гусениц бабочек, например, они превращаются в прядильные, которые вместо слюны выделяют шелковистую нить, служащую для изготовления кокона или для других целей.

Пищеварительный канал насекомых (рис. 324), начинающийся глоткой, состоит из трех отделов: передней, средней и задней кишок.

Передняя кишка может быть дифференцирована на несколько отличающихся по функциям и строению частей. Глотка переходит в пищевод, имеющий вид узкой и длинной трубки. Задний конец пищевода часто расширяется в зоб, особенно развитый у насекомых, питающихся жидкой пищей. У некоторых хищных жуков, прямокрылых, тараканов и т. д. за зобом помещается еще одно небольшое расширение передней кишки — жевательный желудок. Кутикула, выстилающая всю переднюю кишку, в жевательном желудке образует многочисленные твердые выросты в виде бугров, зубцов и т. п., способствующих дополнительному перетиранию пищи.

Далее следует средняя кишка, в которой происходит переваривание и всасывание пищи; она имеет вид цилиндрической трубки. При начале средней кишки в нее нередко впадает несколько слепых выпячиваний кишечника, или пилорических придатков, служащих в основном для увеличения всасывающей поверхно-

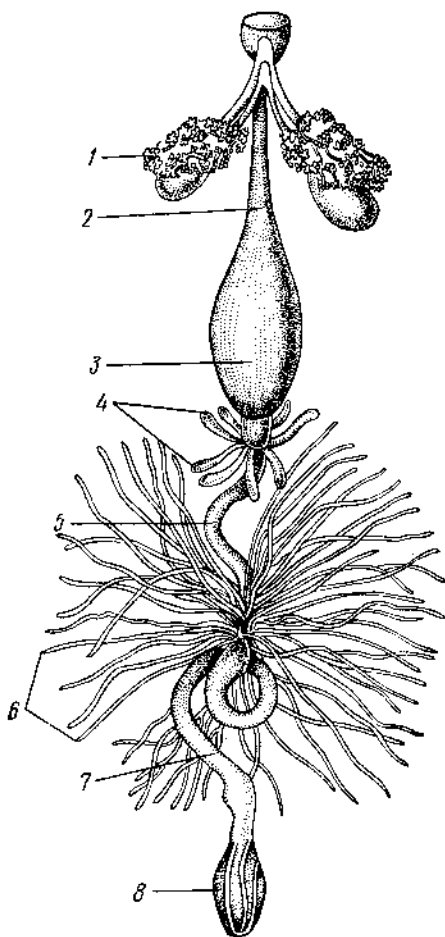


Рис. 324. Пищеварительная система черного таракана (по Веберу):

1 — слюнные железы, 2 — пищевод, 3 — зоб, 4 — пилорические придатки, 5 — средняя кишка, 6 — мальпигиевы сосуды, 7 — задняя кишка, 8 — прямая кишка

сти кишечника. Стенки средней кишки часто образуют складки, или крипты. Обыкновенно эпителием средней кишки выделяется вокруг содержимого кишки непрерывная тонкая оболочка, так называемая перитрофическая мембрана.

В средней кишке происходит окончательное переваривание и усвоение пищевых веществ. Набор пищеварительных ферментов, характерный для того или иного вида насекомых, в первую очередь зависит от пищевого режима. Кровососы, пища которых в основном состоит из белков, обладают преимущественно протеолитическими ферментами, у бабочек, питающихся нектаром, имеются ферменты, воздействующие на сахара, и т. д. У многих растительноядных форм в кишечнике поселяются симбиотические микроорганизмы (простейшие, бактерии и др.), обеспечивающие гидролиз клетчатки.

Большую роль в процессах переваривания и всасывания пищевых веществ играет, по-видимому, перитрофическая мембрана, обеспечивающая транспорт ферментов внутрь пищевой массы, а продуктов пищеварения — в полость кишечника. Кроме того, она предохраняет эпителий средней кишки от механических повреждений.

Средняя кишка переходит в эктодермальную заднюю, которая нередко отличается значительной длиной и подразделением на несколько участков. Здесь у большинства насекомых развиваются так называемые ректальные железы. О функциональных особенностях этих образований, как и всей задней кишки в целом, будет сказано ниже.

Пища насекомых чрезвычайно разнообразна и охватывает почти все вещества растительного и животного происхождения. Среди насекомых имеются всеядные, например тараканы, которые питаются различными растительными и животными продуктами. Очень большое количество насекомых — чистые вегетарианцы и питаются различными частями растений от корня до плода включительно.

Не менее многочисленны насекомые-хищники, поедающие других насекомых, червей, моллюсков и т. д. Наконец, имеются насекомые, питающиеся падалью и разного рода отбросами и продуктами гниения: павозом, гниющими растительными остатками и т. д. Некоторые из насекомых специализировались, казалось бы, на крайне малопитательной пище: перья, рог, воск и т. д.

Органы выделения. Функции органов выделения у насекомых выполняются рядом образований. В первую очередь, это мальпигиевы сосуды, отходящие от пищевого канала на границе между средней и задней кишками (см. рис. 324). Мальпигиевы сосуды *Tracheata* развиваются за счет задней кишки и имеют соответственно эктодермальное происхождение. Их полость выстлана низким однослойным эпителием. Количество мальпигиевых сосудов колеблется от 2 до 200 и более или менее постоянно у представителей разных систематических групп. Иногда мальпигиевы сосуды обладают некоторой подвижностью, что обеспечивает постоянную смену омывающей их гемолимфы.

Из гемолимфы продукты обмена в виде растворенных в воде солей мочевой кислоты поступают в полость сосудов, где образуется трудно-растворимая мочевая кислота, кристаллы которой сразу же начинают выпадать в осадок. Освобождающаяся при этом вода всасывается стенками сосудов и поступает обратно в гемолимфу. Особенно интенсивно эти процессы идут в задней кишке, куда поступают продукты обмена из мальпигиевых сосудов. Упомянутые выше ректальные железы являются основным местом всасывания воды. Почти сухие кристаллы мочевой кислоты вместе с непереваженными остатками пищи выводятся наружу через анальное отверстие.

Описанный выше процесс выведения продуктов обмена в виде сухих кристаллов, а не в растворе, позволяет насекомым очень экономно расходовать воду, поступающую в организм. Последнее особенно важно для видов, которые существуют в условиях сильного дефицита влаги. У форм, обитающих в среде с повышенной влажностью или поглощающих большое количество жидкой пищи (например, тли, сосущие соки растений), реабсорбция воды не наблюдается.

Кроме мальпигиевых сосудов выделительную роль играет жировое тело, развитое у насекомых сильнее, чем у многоножек. Это рыхлая ткань, обильно пронизанная трахеями. Часть составляющих ее клеток выполняет экскреторную функцию — в них откладывается мочевая кислота в виде круглых конкреций. Жировое тело относится к числу «почек накопления», в которых продукты обмена постепенно накапливаются, а не выводятся во внешнюю среду. Не следует, однако, забывать, что главная функция жирового тела — отложение запасных питательных веществ. Благодаря образованию таких запасов насекомые могут подолгу голодать (например, клопы — до 6 месяцев и больше). Сложные процессы метаморфоза насекомых, особенно на стадии куколки, когда организм не питается, также осуществляются за счет энергетических веществ, накопленных в жировом теле.

Говоря об органах выделения, следует упомянуть о перикардиальных клетках, или нефроцитах, которые часто наблюдаются у насекомых. Это парные более или менее метамерно расположенные по бокам сердца группы клеток, способные поглощать из полости тела введенные туда посторонние вещества, например кармин.

Помимо перикардиальных клеток у некоторых низших насекомых (тизануры, прямокрылые) найдены расположенные под сердцем в виде особых скоплений амебoidных клеток фагоцитарные органы. Последние способны захватывать различные мелкие твердые частицы, например зерна туши, введенной в полость тела.

Видоизмененными участками жирового тела являются органы свечения некоторых насекомых, например жуков-светлячков *Lampyris* (Иванов червячок; рис. 325). Эти участки жирового тела залегают под прозрачным кутикулярным покровом брюшка; свечение их зависит от присутствия в клетках особого вещества люциферина. При наличии кислорода под воздействием особого фермента люциферазы происходит

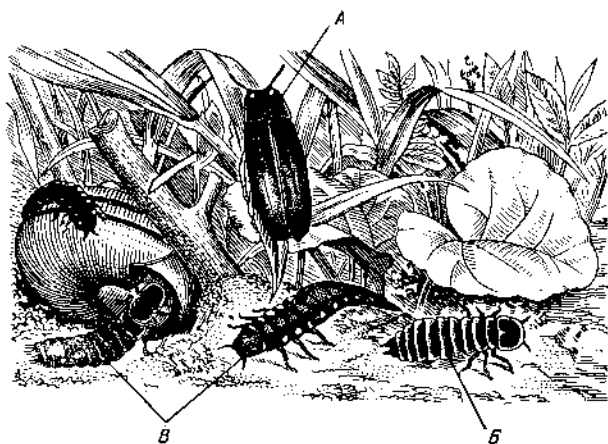


Рис. 325. Светляк, или Иванов червячок, *Lampyris noctiluca*. А — самец; Б — самка; В — личинка (из Брема)

окисление люциферина, причем химическая реакция сопровождается испусканием света. Процессы свечения насекомых находятся под контролем нервной системы.

Нервная система насекомых (рис. 326), как и у прочих членистоногих, исходно построена по типу брюшной нервной цепочки, однако может достигать очень высокого уровня развития и специализации.

Центральная нервная система включает головной мозг, подглоточный ганглий и сегментарные ганглии брюшной нервной цепочки, расположенные в туловище. Головной мозг состоит из трех участков: передний — протоцеребрум, средний — дейтоцеребрум и задний — тритоцеребрум. Протоцеребрум и дейтоцеребрум иннервируют соответственно глаза и сляжки насекомых, т. е. придатки акрона. Тритоцеребрум принадле-

жит вставочному, или интеркалярному, сегменту, который отвечает сегменту второй пары антенн раков. Головной мозг отличается очень сложным гистологическим строением, так как каждый его отдел, в свою очередь, слагается из нескольких ганглиозных скоплений, разделенных прослойками из нервных волокон.

Особенно важными ассоциативными центрами головного мозга считаются «грибовидные тела», располагающиеся в протоцеребруме. Впрочем, сложность структуры характеризует мозг не всех насекомых, а главным образом тех, жизнь которых отличается сложностью и разнообразием жизненных функций. Поэтому мозг развит сложнее всего у общественных насекомых: муравьев, пчел, термитов. Эта закономерность у них прослеживается даже в пределах одного вида, представленного несколькими «кастами», отличающимися по сложности жизненных отправлений. У рабочих муравьев, например, грибовидные тела развиты значительно сильнее, чем у цариц и самцов (рис. 327).

Брюшная нервная цепочка состоит из сложного подглоточного ганглия, посылающего нервы к трем парам ротовых конечностей, из трех крупных обособленных грудных ганглиев и брюшных ганглиев, количество которых может варьировать. Наиболее полное их число — 11 — наблюдается только на самых ранних стадиях эмбриогенеза некоторых насекомых — тараканы, медведки, жуки и т. д.

У большинства насекомых ганглии брюшной цепочки концентрируются в продольном направлении (рис. 328), так что во взрослом состоянии даже у

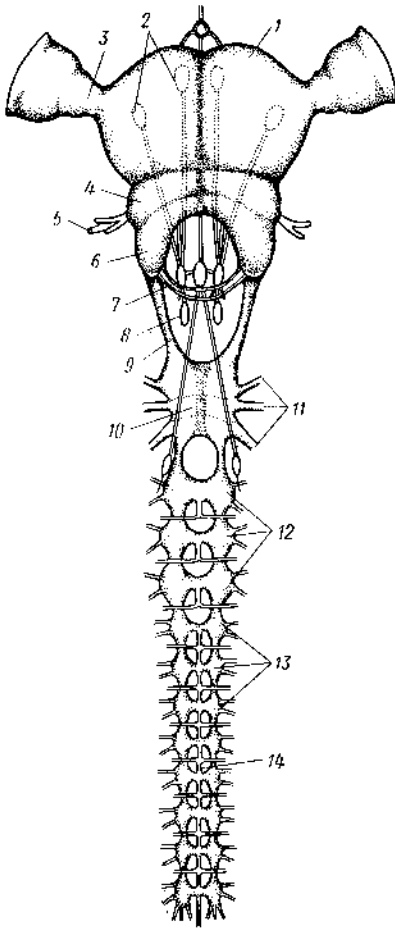


Рис. 326. Схема строения нервной системы насекомого (из Вюрмбах): 1 — протоцеребрум, 2 — нейросекреторные клетки, 3 — оптическая область мозга, 4 — дейтоцеребрум, 5 — антеннальный нерв, 6 — тритоцеребрум, 7 — кардинальные тела, 8 — прилежащие тела, 9 — окологлоточные коннективы, 10 — подглоточный ганглий, 11 — нервы, идущие к ротовым конечностям, 12 — ганглии грудных сегментов, 13 — ганглии брюшных сегментов, 14 — нервы симпатической системы

самых примитивных форм не встречается более 8 брюшных ганглиев. Причем последний, VIII ганглий сохраняет следы своего сложного происхождения за счет слияния нескольких ганглиев. Однако у многих насекомых процесс концентрации ганглиев заходит значительно дальше (рис. 328). Возникают сложные брюшные и грудные ганглиозные массы. В ряде случаев все ганглии грудного и брюшного отделов могут сливаться, образуя массу, расположенную в груди, тогда как в брюш-

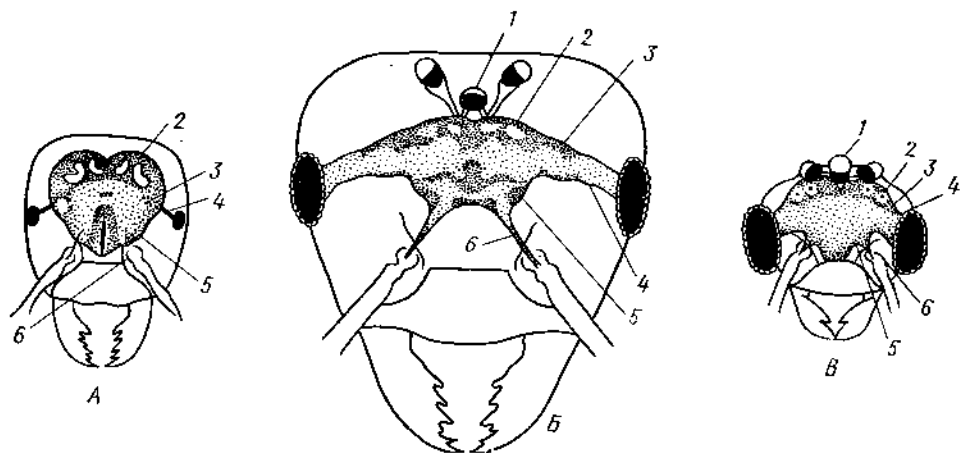


Рис. 327. Головной мозг муравья *Lasius brevicornis*. А — мозг рабочей особи; Б — мозг самки; В — мозг самца (по Уилеру):

1 — срединный лобный глазок, 2 — грибовидные тела мозга, наиболее развиты у рабочих пчел и рудиментарны у самцов, 3 — зрительные доли, 4 — зрительный нерв, 5 — обонятельные доли, 6 — сажковый нерв. Все рисунки сделаны при одинаковом увеличении

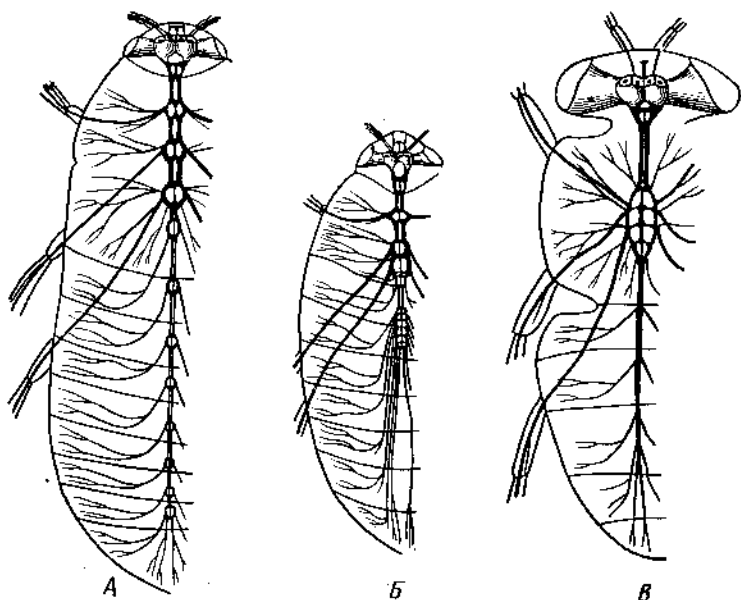


Рис. 328. Нервная система насекомых. А — жука *Lygistopterus sanguineus*; Б — жука *Gyrinus notator*; В — мухи *Sarcophaga carnaria* (по Брандту)

ке остаются только нервы. Обычно нервная цепочка личинок богаче расчленена, чем таковая взрослых насекомых: взрослая пчела имеет всего 6 ганглиев вместо личиночных 10 (рис. 329). Насекомые обладают системой отходящих от головного мозга симпатических нервов, которые регулируют работу внутренних органов и мышечной системы.

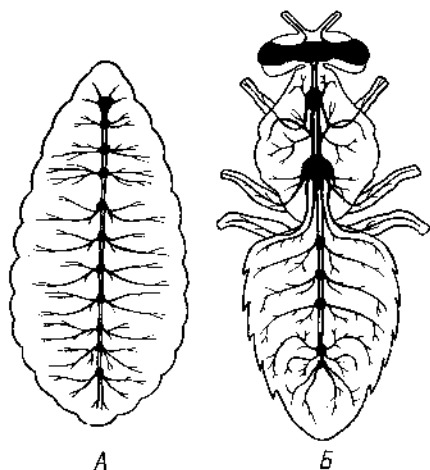


Рис. 329. Развитие брюшной нервной цепочки у домашней пчелы *Apis mellifera*. А — личинка; Б — взрослое насекомое (по Бланшару и Сподграссу)

Практически во всех отделах центральной нервной системы (головной мозг, подглоточный ганглий, брюшная нервная цепочка) имеются нейросекреторные клетки. Синтезируемый в них нейросекрет транспортируется по аксонам в особые образования — прилежащие и кардиальные тела, а затем поступает в гемолимфу. Кардиальные и прилежащие тела располагаются над кишечником сразу же за головным мозгом. Они выполняют функции желез внутренней секреции.

Нейросекреты играют важную роль в гормональной системе насекомых: они регулируют деятельность всех остальных эндокринных органов, гормоны которых обеспечивают нормальное осуществление развития организма, течение обменных процессов, линьки и т. д. (с. 374).

Органы чувств насекомых достигают большой сложности и многообразия. Это в первую очередь определяется как общим высоким уровнем организации насекомых, так и их сложным поведением, для осуществления которого организм должен получать исчерпывающую и точную информацию об окружающем мире. Насекомые способны воспринимать самые различные раздражения — механические, звуковые, химические, зрительные и т. д. Для этого у них имеются специализированные рецепторы.

Морфологической и функциональной основой органов чувств являются сенсиллы, разбросанные по телу насекомых поодиночке или собранные в более или менее крупные скопления (органы слуха, глаза и т. п.). Все сенсиллы возникли из одного исходного типа путем специализации для восприятия того или иного раздражения.

Каждая сенсилла состоит из нескольких элементов. Это одна или несколько чувствительных (рецепторных) клеток. От каждой клетки берет начало центральный отросток, идущий к нервной системе, и периферический отросток. На конце последнего в большинстве случаев располагается видоизмененный жгутик, у которого отсутствуют две центральные фибриллы. Наружные части сенсиллы представлены кутикулярным образованием, строение которого зависит от выполняемых им функций. Жгутик чувствительной клетки направлен к кутикулярной части сенсиллы. Здесь его конец входит внутрь особого канала или трубочки, которые фиксируют положение жгута.

Наиболее простыми являются, по-видимому, сенсиллы, воспринимающие механическое раздражение (рис. 330). Основу такой сенсиллы составляет волосок, подвижно сочлененный с кутикулой. Изменение положения волоска при соприкосновении с твердыми предметами или под

давлением воды или воздуха сразу же передается жгутику и чувствительной клетке, в которой возникает возбуждение. Такие осязательные или тактильные сенсиллы разбросаны по всей поверхности тела насекомого.

По существу, механорецепторными являются и так называемые хордотональные сенсиллы, или сколопофоры (рис. 331), служащие для вос-

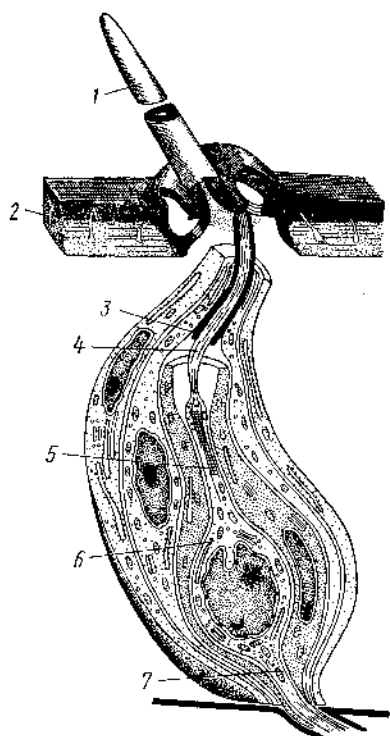


Рис. 330. Строение механорецепторной сенсиллы насекомых (рис. В. Иванова):

1 — чувствительный волосок, 2 — кутикула, 3 — кутикулярная трубочка, фиксирующая жгутик, 4 — видоизмененный жгутик, 5 — периферический отросток чувствительной клетки, 6 — чувствительная клетка, 7 — центральный отросток чувствительной клетки

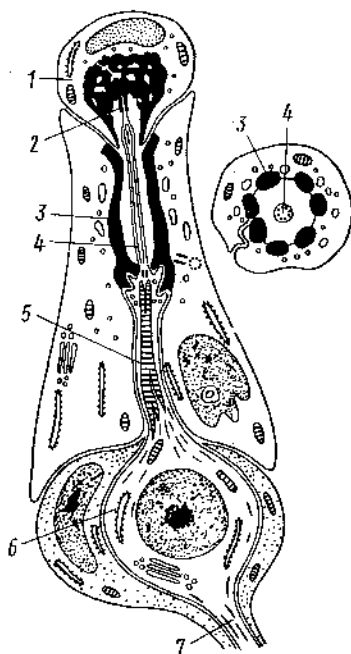


Рис. 331. Схема строения хордотональной сенсиллы насекомых (по В. Иванову):

1 — шалочковая клетка, 2 — кутикулярная трубочка, фиксирующая жгутик, 3 — сколоподное тельце, 4 — видоизмененный жгутик, 5 — периферический отросток чувствительной клетки, 6 — чувствительная клетка, 7 — центральный отросток чувствительной клетки

приятия колебаний различной частоты. Они в первую очередь входят в состав органов слуха насекомых. Хордотональные сенсиллы отличаются некоторыми особенностями строения. Вокруг периферического отростка чувствительной клетки и жгутика, заключенного в кутикулярную трубочку, формируется плотный фибриллярный чехол — сколоподное тельце, имеющее вид блестящего штифтика. Сверху сенсиллу прикрывает особая шалочковая клетка, от нижней кутикулированной поверхности которой и берет начало трубочка, фиксирующая жгут. Хордотональные сенсиллы располагаются поодиночке или группами, образуя хордотональные органы. Чаще всего они примыкают к внутренней поверхности мягких участков кутикулы (в сочленениях конечностей или же между сегментами тела). Иногда они погружены в глубь тела и расположены

на тонких мембранных трубках, натянутых между двумя отдельными участками кутикулы (рис. 332).

Функции хордотональных органов, по-видимому, различны. В тех случаях, когда сенсиллы примыкают к кутикуле, они, как правило, служат для восприятия низкочастотных вибраций. Правда, в отдельных случаях (хордотональные органы, расположенные в антеннах комаров) они чувствительны и к колебаниям высокой частоты. Внутренние хордотональные органы, вероятно, регистрируют изменения давления и механических напряжений, возникающих в теле насекомого.

Настоящими слуховыми органами насекомых являются тимпанальные органы, в которых сколпофоры связаны с тонкими кутикулярными мембранами (тимпанальными мембранами), играющими роль барабанных перепонок.

Типичным строением обладают тимпанальные органы кузнечиков (рис. 333, А, Б; 334), расположенные на голнях передних ног. В верхней части голени имеются по две узкие продольные щели, ведущие в два барабанных кармана. Внутренние стенки кармашков (рис. 333, Б), обращенные друг к другу, тонки и представляют собой барабанные перепонки, наружные же утолщены и называются барабанными крышечками. Между обеими барабанными перепонками, вплотную примыкая к ним, проходят два трахейных ствола, которые, быть может, служат в качестве резонаторов. Наконец, главную часть тимпанального органа составляют три группы сколпофоров (рис. 334). Сколпофоры примыкают частью к барабанной перепонке, частью к резонирующей трахее. Центральные отростки чувствительных клеток образуют тимпанальный нерв. Точно по такому же принципу — сочетание сколпофоров и тимпанальных перепонок — устроены тимпанальные органы и других насекомых — саранчовых, сверчков, бабочек и др. Правда, располагаться они могут в разных местах тела — на передних сегментах брюшка, у основания крыльев и т. п.

Хордотональные сенсиллы тимпанальных органов служат для восприятия колебаний различной частоты — имеются «высокочастотные» и «низкочастотные» сенсиллы.

Как правило, одна из таких групп настроена на частоты, максимально представленные в звуках, издаваемых особями того же вида. В целом насекомые воспринимают звуки в очень широком диапазоне: от инфразвука (8—10 Гц) до ультразвука (45 000 Гц).

Насекомые способны не только воспринимать, но и издавать звуки. Эта особенность характерна для представителей многих групп: прямокрылых, жуков, перепончатокрылых, бабочек и др. Звуковые органы насекомых очень разнообразны.

Стрекотание прямокрылых, например, вызывается развитием известных стрекочущих приспособлений, которые чаще всего связаны с крыльями. Так, у кузнечиков эти органы находятся на передних крыльях. Некоторые жилки левого крыла становятся зазубренными и превращаются в так называемый смычок, которым животное водит по правому кры-

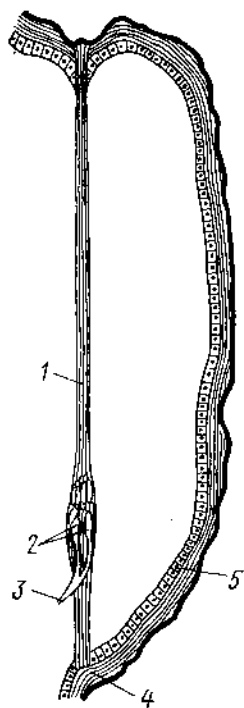


Рис. 332. Внутренний хордотональный орган личинки жука усача *Ergates spiculatus* (по Гессу):

- 1 — мембранная трубка, или лигамент, 2 — хордотональные сенсиллы — сколпофоры, 3 — нерв, 4 — кутикула, 5 — гиподерма

лу, где в соответствующем месте находится резонатор. Последний состоит из ограниченной высокой жилкой площадки на крыле — зеркальца. Движение зазубренного смычка по краю зеркальца приводит к вибрации растянутой на нем части поверхности крыла.

У саранчовых смычок образован рядом мельчайших зубчиков на бедрах задних ног. При трении бедер о верхние крылья зубчики задевают за сильно выдающуюся у самца радиальную жилку крыла. У самцов цикад есть своеобразный «голосовой аппарат» на нижней стороне заднегруди: действие его основано на чрезвычайно быстром колебании хитиновой перепонки, приводимой в движение сокращением мышц. Значение способности издавать звуки заключается, по-видимому, в привлечении стрекодоподобными самцами самок.

Хеморецепторы насекомых представлены обонятельными и вкусовыми сенсиллами. Кутикулярные образования обонятельных сенсилл (рис. 335, А, Б) очень разнообразны по форме: щетинки, конусовидные придатки, пластинки и т. п. Общая черта — наличие тонких пор, пронизывающих кутикулу. Через эти поры открыт доступ к чувствительным элементам сенсиллы для молекул пахучих веществ. Обонятельные сенсиллы располагаются главным образом на саяжках и челюстных щупиках.

Обоняние служит насекомым как для отыскания пищи, так и при спаривании: самцы часто находят самок по запаху. Последние выделяют особые пахучие вещества — половые аттрактанты. Достаточно ничтожного количества (100 моле-

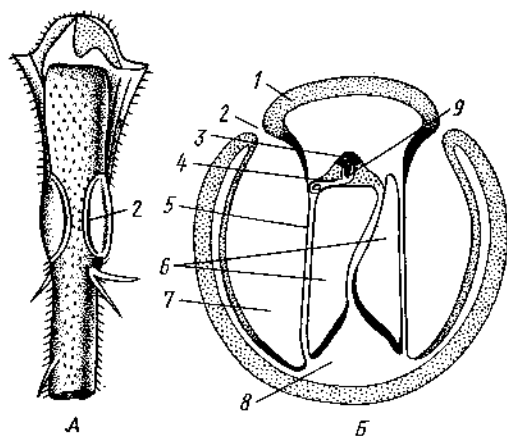


Рис. 333. Тимпальный орган кузнечика. А — передняя голень спереди, видны два отверстия тимпанального органа (2); Б — поперечный разрез через голень в области тимпанального органа (по Швабе):

1 — кутикула голени, 2 — слуховая щель, 3 — шаночковая клетка, 4 — сколлофор, 5 — барабанная перепонка, 6 — трахея, 7 — барабанная полость, 8 — полость ноги, 9 — сколопоидное тельце

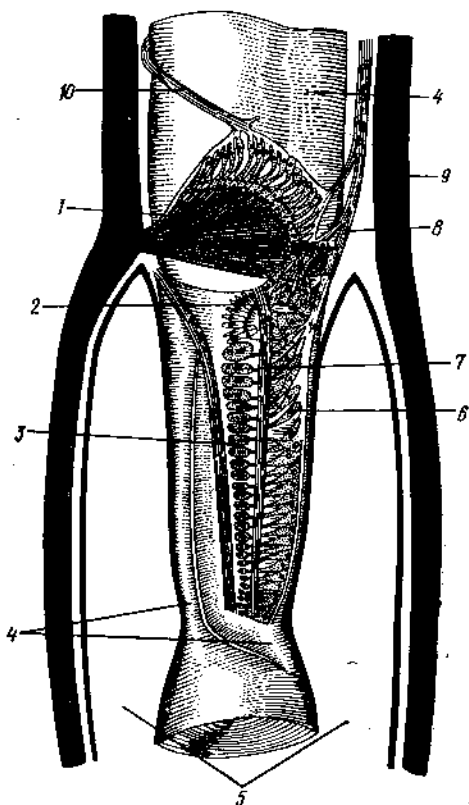


Рис. 334. Тимпальный орган кузнечика, вскрытый с передней стороны (по Швабе):

1 — первая группа сколлофоров (подколенный орган), 2 — вторая группа сколлофоров (промежуточный орган), 3 — третья группа сколлофоров (слуховой гребень), 4 — трахейные стволы, 5 — барабанная полость, 6 — чувствительные клетки сколлофоров, 7 — сколопоидное тельце, 8 — тимпанальный нерв, 9 — кутикула, 10 — подколенный нерв

кул в 1 см³ воздуха) такого вещества, чтобы вызвать возбуждение у самцов шелкопряда.

Вкусовые сенсиллы располагаются у насекомых на ротовых конечностях и дистальных члениках лапок. Их кутикулярные элементы представлены волосками или конусовидными придатками и также пронизаны порами. В состав каждой сенсиллы (рис. 336) входит несколько рецеп-

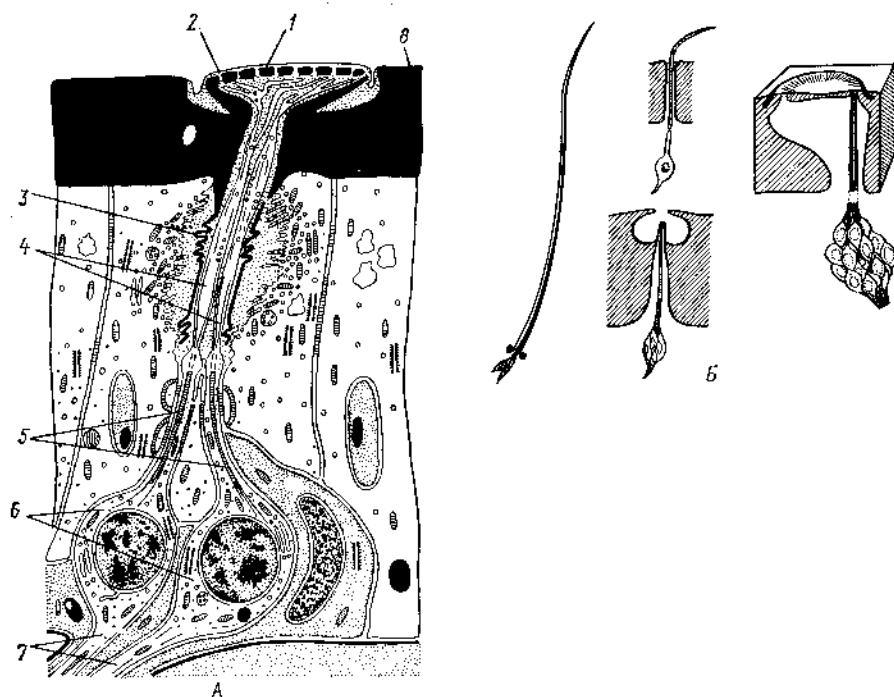


Рис. 335. Схема строения обонятельной сенсиллы насекомых. А — строение обонятельной сенсиллы (по В. Ивипову); Б — различные типы обонятельных сенсилл (по Эрнсту):

1 — кутикулярная дисковидная шапочка-пластинка, 2 — поры, 3 — кутикулярная трубочка, фиксирующая жгутик, 4 — видоизмененный жгутик, 5 — периферический отросток чувствительной клетки, 6 — чувствительная клетка, 7 — центральный отросток чувствительной клетки, 8 — кутикула

торных клеток, каждая из которых реагирует на определенный вкусовой раздражитель: одна клетка реагирует на соли, другая на сахаристые вещества, третья на чистую воду. Одна из чувствительных клеток вкусовой сенсиллы является механорецепторной. Таким образом, у насекомых, так же как и у позвоночных, вкусовое ощущение сопровождается осязательным.

Наиболее сложными из органов чувств у насекомых являются органы зрения. Последние представлены образованиями нескольких типов, из которых важнейшие — сложные фасетированные глаза примерно такого же строения, как и сложные глаза ракообразных.

Глаза состоят из отдельных омматидиев (рис. 337), количество которых определяется главным образом биологическими особенностями насекомых. Активные хищники и хорошие летуны, стрекозы обладают глазами, насчитывающими до 28 000 фасеток в каждом. В то же время муравьи (отр. Перепончатокрылые), особенно рабочие особи видов, обитающих под землей, имеют глаза, состоящие из 8—9 омматидиев.

Каждый омматидий представляет совершенную фотооптическую сенсиллу (рис. 338, А, Б). В его состав входят оптический аппарат, включающий роговицу, — прозрачный участок кутикулы над омматидием и так называемый хрустальный конус. В совокупности они выполняют роль линзы. Воспринимающий аппарат омматидия представлен несколь-

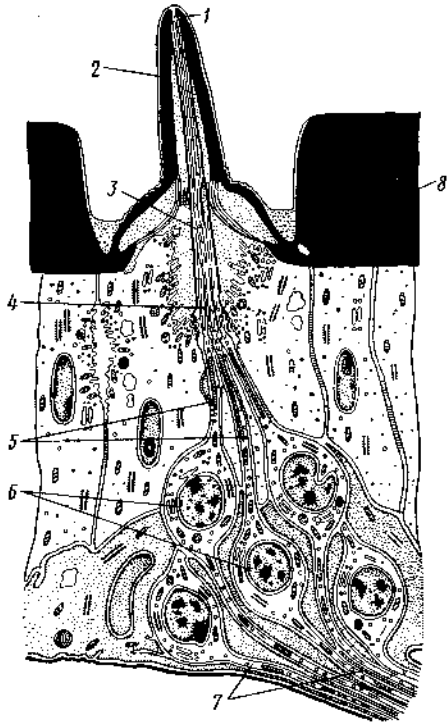


Рис. 336. Схема строения вкусовой сенсиллы насекомых (по В. Иванову):

1 — пора, 2 — кутикулярный конус, 3 — кутикулярная трубочка, фиксирующая жгутик, 4 — видоизмененный жгутик, 5 — периферический отросток чувствительной клетки, 6 — чувствительная клетка, 7 — центральный отросток чувствительной клетки, 8 — кутикула

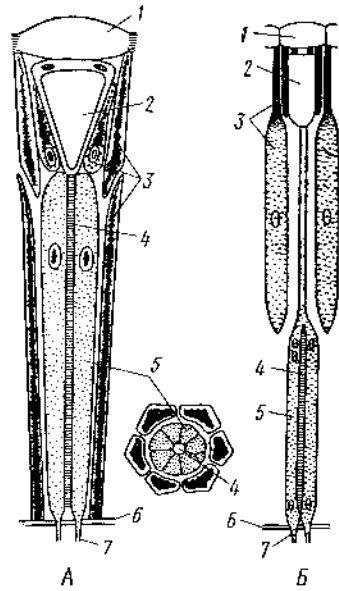


Рис. 338. Схема строения омматидиев дневных насекомых (А) и ночных и сумеречных насекомых (Б) (из Мазохина-Поршнякова):

1 — прозрачный участок роговицы — хрусталик, 2 — хрустальный конус, 3 — пигментные клетки, 4 — рабдом, 5 — чувствительные клетки, 6 — базальная мембрана, 7 — центральные отростки чувствительных клеток

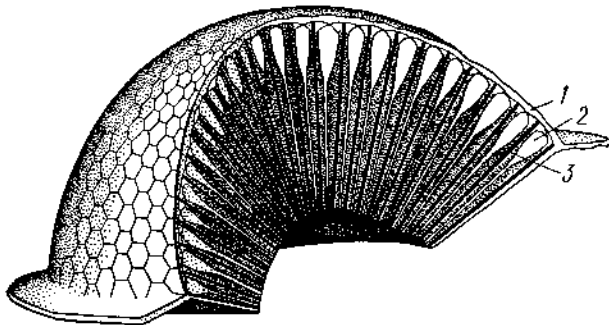


Рис. 337. Схема строения сложного глаза насекомого. Участок глаза вырезан (по Гессе):

1 — роговица — прозрачная кутикула, 2 — хрустальный конус, 3 — пигмент между омматидиями

кими (4—12) рецепторными клетками; специализация их зашла очень далеко, о чем говорит полная утрата ими жгутиковых структур. Собственно чувствительные части клеток — рабдомеры — представляют скопления плотно упакованных микроворсинок, располагаются в центре омматидия и тесно прилегают друг к другу. В совокупности они образуют светочувствительный элемент глаза — рабдом.

По краям омматидия залегают экранирующие пигментные клетки; последние довольно существенно отличаются у дневных и ночных насекомых. В первом случае пигмент в клетке неподвижен и постоянно разделяет соседние омматидии, не пропуская световые лучи из одного глазка в другой. Во втором случае пигмент способен перемещаться в клетках и скапливаться только в их верхней части. При этом лучи света попадают на чувствительные клетки не одного, а нескольких соседних омматидиев, что заметно (почти на два порядка) повышает общую чувствительность глаза. Естественно, что подобного рода адаптация возникла у сумеречных и ночных насекомых. От чувствительных клеток омматидия отходят нервные окончания, образующие зрительный нерв.

Кроме сложных глаз многие насекомые имеют еще и простые глазки (рис. 339), строение которых не соответствует строению одного омматидия. Светопреломляющий аппарат линзообразной формы, сразу же под ним расположен слой чувствительных клеток. Весь глазок одет чехлом из пигментных клеток. Оптические свойства простых глазков таковы, что воспринимать изображения предметов они не могут.

Личинки насекомых в большинстве случаев обладают только простыми глазками, отличающимися, однако, по строению от простых глазков взрослых стадий. Никакой преемственности между глазками взрослых особей и личинок не существует. Во время метаморфоза (с. 373) глаза личинок полностью резорбируются.

Зрительные способности насекомых совершенны. Однако структурные особенности сложного глаза определяют особый физиологический механизм зрения. Животные, имеющие сложные глаза, обладают «мозаичным» зрением. Малые размеры омматидиев и их обособленность друг от друга приводят к тому, что каждая группа чувствительных клеток воспринимает лишь небольшой и сравнительно узкий пучок лучей. Лучи, падающие под значительным углом, поглощаются экранирующими пигментными клетками и не достигают светочувствительных элементов омматидиев. Таким образом, схематично каждый омматидий получает изображение только одной небольшой точки объекта, находящегося в поле зрения всего глаза. Вследствие этого изображение складывается из стольких световых точек, отвечающих различным частям объекта, на сколько фасеток падают перпендикулярно лучи от объекта. Общая картина комбинируется как бы из множества мелких частичных изображений путем приложения их одного к другому.

Восприятие цвета насекомыми также отличается известным своеобразием. Представители высших групп *Insecta* имеют цветное зрение, основанное на восприятии трех основных цветов, смешение которых и дает все красочное многообразие окружающего нас мира. Однако у насекомых по сравнению с человеком наблюдается сильный сдвиг в коротковолновую часть спектра: они воспринимают зелено-желтые, синие и ультрафиолетовые лучи. Последние для нас невидимы. Следовательно, цветное восприятие мира насекомыми резко отличается от нашего.

Функции простых глазков взрослых насекомых требуют еще серьезного изучения. По-видимому, они в какой-то мере «дополняют» сложные глаза, влияя на активность поведения насекомых в разных условиях ос-

вещности. Кроме того, было показано, что простые глазки наряду со сложными глазами способны воспринимать поляризованный свет.

Помимо перечисленных органов чувств насекомые обладают еще рядом рецепторных аппаратов. Таковы сенсиллы, воспринимающие температуру окружающей среды, ее влажность. Водные насекомые способны регистрировать изменения давления и т. п.

Органы дыхания. Для дыхания служит сложно развитая система трахей (рис. 340). По бокам тела находится до 10 пар, иногда меньше, дыхалец, или стигм: они лежат на средне- и заднегруди и на 8 члениках брюшка.

Стигмы часто снабжены особыми замыкательными аппаратами и всдут каждая в короткий поперечный канал, а все поперечные каналы соединены между собой парой (или больше) главных продольных трахейных стволов. От стволов берут начало более тонкие трахеи, ветвящиеся многократно и опутывающие своими разветвлениями все органы. Заканчивается каждая трахея концевой клеткой с радиально расходящимися отростками, пронизанными конечными канальцами трахеи (рис. 341). Концевые веточки этой клетки (трахеолы) проникают даже внутрь отдельных клеток тела. Иногда трахеи образуют местные расширения, или воздушные мешки, которые служат у наземных насекомых для улучшения вентиляции воздуха в трахейной системе, а у вод-

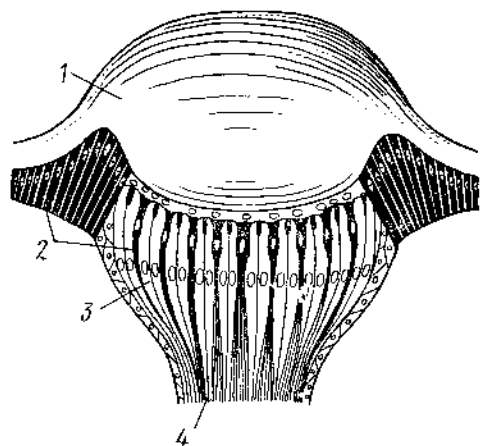


Рис. 339. Схема строения простого глазка (по Веберу):

1 — прозрачный участок роговицы — хрусталик, 2 — пигментные клетки, 3 — чувствительные клетки, 4 — центральные отростки чувствительных клеток

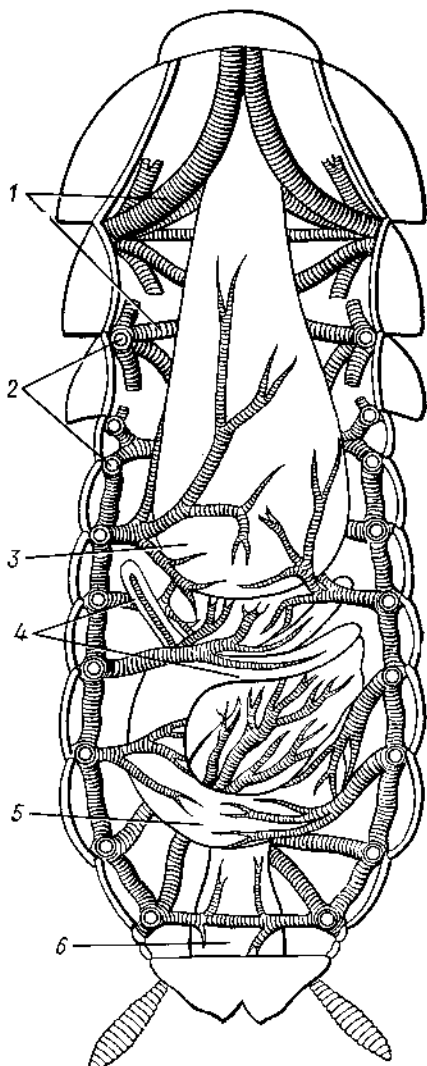


Рис. 340. Трахейная система черного таракана со спинной стороны (по Майаль и Денни):

1 — трахейные стволы, 2 — стигмы, 3 — зоб, 4 — пилорические придатки, 5 — средняя кишка, 6 — задняя кишка

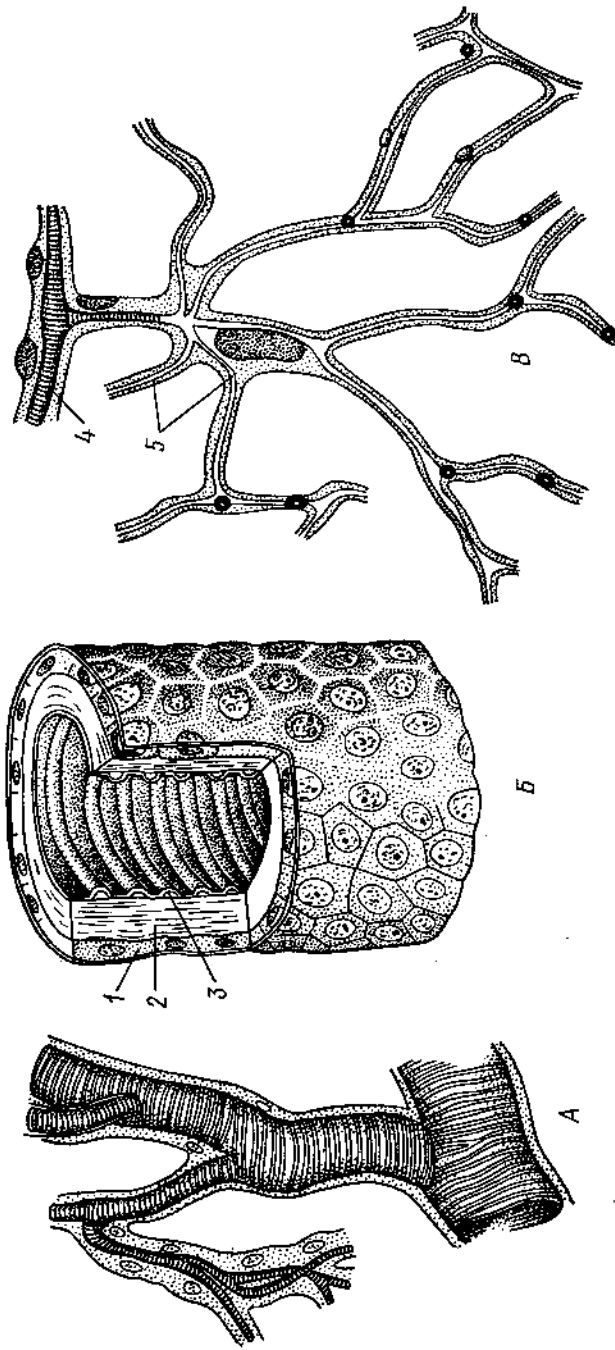


Рис. 341. Строение трахей насекомых. А — участок трахей с разветвлениями; Б — стенка трахеи при большом увеличении; В — концевая клетка трахей (по Веберу и Гольмгрену); В — концевая выстилка трахеи, 3 — спиральная нить — утолщение хитиновой выстилки трахеи, 4 — трахея, 5 — трахея (тончайшие ответвления без хитиновой выстилки)

ных, вероятно, в качестве резервуаров, увеличивающих запас воздуха в теле животного. Трахеи возникают у зародыша насекомых в виде глубоких впячиваний эктодермы; как и остальные эктодермальные образования, они выстланы кутикулой (рис. 341,Б). В поверхностном слое последней образуется спиральное утолщение, придающее трахее эластичность и препятствующее спадению стенок.

В простейших случаях поступление кислорода в трахейную систему и удаление из нее углекислого газа происходит путем диффузии через постоянно открытые стигмы. Это наблюдается, однако, только у малоактивных насекомых, обитающих в условиях повышенной влажности.

Активизация поведения и переход к обитанию в засушливых биотопах значительно усложняют механизм дыхания. Возрастающая потребность организма в кислороде обеспечивается появлением специальных дыхательных движений, состоящих из расслабления и сжимания брюшка. При этом происходит вентилирование трахейных мешков и основных трахейных стволов. Образование замыкательных аппаратов на стигмах снижает потери воды в процессе дыхания. Так как скорость диффузии паров воды ниже, чем кислорода, то при кратковременном открывании стигм кислород успевает проникнуть в трахейную систему, а потери воды оказываются минимальными. У многих живущих в воде личинок насекомых (например, стрекоз, поденок и др.) трахейная система является замкнутой, т. е. стигмы отсутствуют, тогда как сама трахейная сеть налицо. У таких форм кислород диффундирует из воды через трахейные жабры, пластинчатые или кустистые, тонкостенные выросты тела, пронизанные богатой сетью трахей (рис. 342). Чаще всего трахейные жабры сидят по бокам части члеников брюшка (личинки поденок). Кислород поступает через тонкие покровы жабр, попадает в трахеи и затем разносится по телу. Во время превращения жабродышащих личинок во взрослое насекомое, живущее на суше, жабры исчезают, а стигмы открываются и трахейная система из замкнутой переходит в открытую.

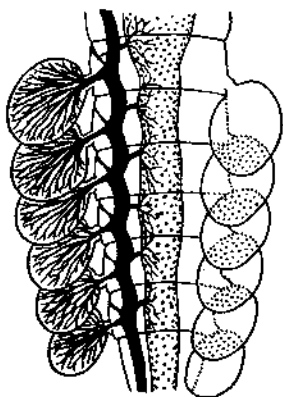


Рис. 342. Листовидные трахейные жабры личинки поденки (трахеи зачернены) (из Шванвича)

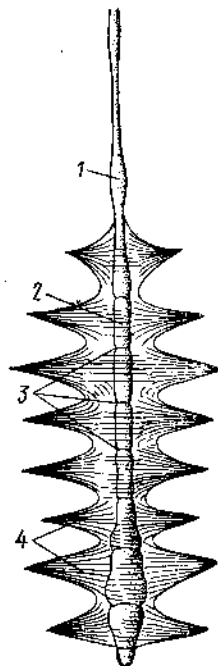


Рис. 343. Строение сердца жука-плавунца *Dytiscus marginalis* (из Кузнецова):

1 — аорта, 2 — сердце, 3 — остия, 4 — крыловидные мышцы

Важная физиологическая особенность дыхательной системы насекомых состоит в следующем. Обыкновенно кислород воспринимается животным в определенных участках его тела и оттуда разносится кровью по всему организму. У насекомых же воздухоносные трубочки пронизывают все тело и доставляют кислород прямо к местам его потребления, т. е. к тканям и клеткам, как бы заменяя собой кровеносные сосуды.

Кровеносная система в связи с отмеченной особенностью дыхательной системы развита у насекомых сравнительно слабо. В брюшке над кишечником залегает длинное трубковидное сердце (рис. 343). Задний конец его слепозамкнут, а полость поделена перегородками, несущими клапанные отверстия, на несколько камер (чаще 8). В стенках сердца залегают мышечные волокна, обеспечивающие его сокращение. Каждая камера снабжена парой боковых остий. На переднем конце сердце продолжается в мускулистую головную аорту, которая, достигнув мозга, заканчивается отверстием, так что гемолимфа из нес поступает прямо в полость тела.

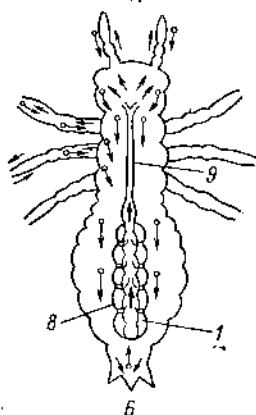
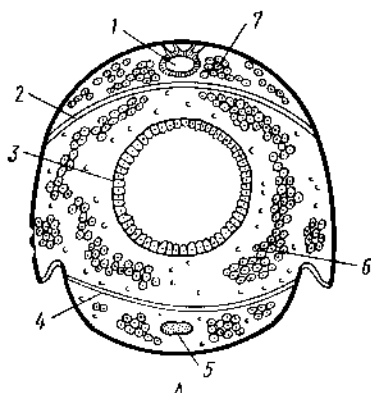


Рис. 344. Кровообращение у насекомых. А — схема расположения сердца и диафрагм в теле насекомого (из Шванвича); Б — схема кровообращения у личинки стрекозы (по Кольбе): 1 — сердце, 2 — верхняя диафрагма, 3 — кишка, 4 — нижняя диафрагма, 5 — брюшная нервная цепочка, 6 — жировое тело, 7 — перикардальные клетки, 8 — мышцы, лежащие под сердцем, 9 — жорты. Стрелки показывают направление тока гемолимфы

Сердце окружено участком полости тела, или перикардиальным синусом, который отделен от остальной полости очень тонкой и во многих местах прорывленной перегородкой — верхней диафрагмой. С ней соединяется система парных крыловидных мышц, расположенных под сердцем. У многих насекомых часто имеется аналогичная перегородка и в нижней части тела под кишечником (рис. 344, А). Совместная работа сердца и диафрагм обеспечивает циркуляцию гемолимфы по телу насекомого (рис. 344, Б). Крыловидные мышцы, сокращаясь, опускают верхнюю диафрагму вниз и соответственно увеличивают объем перикардиального синуса. Гемолимфа устремляется в его полость, а оттуда через остии в сердце. Волнообразное сокращение, пробегающее от заднего конца сердца к переднему, гонит гемолимфу в голову животного, где она и изливается в полость тела через отверстия аорты. Работа нижней диафрагмы создаст ток гемолимфы к заднему концу тела. Число пульсаций сердца крайне варьирует не только у многих видов, но даже у одного и того же насекомого при разных его физиологических состояниях. Так, у бражника — *Sphinx ligustri* в покоящемся состоянии сердце сокращается 60—70, а во время полета — 140—150 раз в минуту.

Гемолимфа насекомых представляет бесцветную или желтоватую жидкость. В редких случаях, как, например, у личинок комаров *Tendipes*, растворенный гемоглобин придает ей ярко-красный цвет. Гемолимфа содержит фагоциты, а также

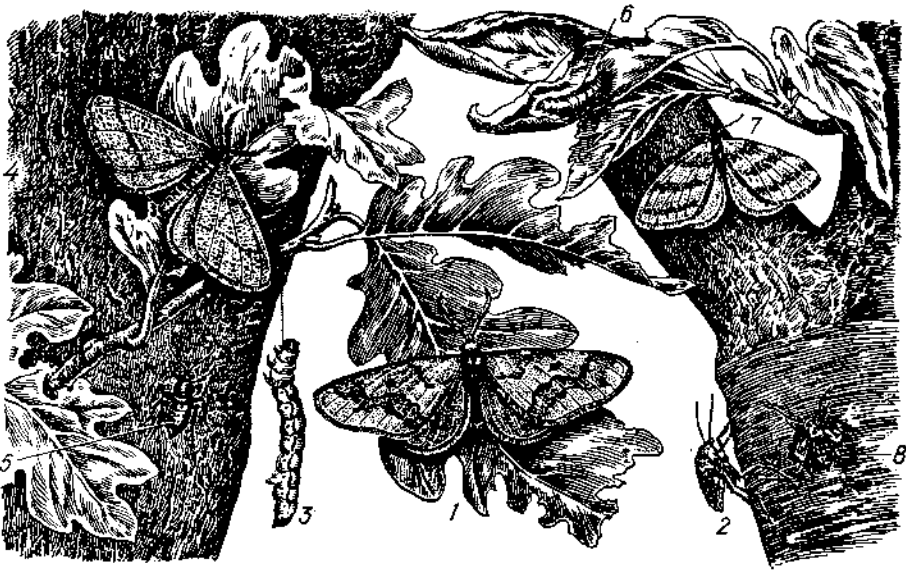


Рис. 345. Пяденица-обдирало *Erannis defoliaria* (1 — самец, 2 — самка, 3 — гусеница). Оранжевый обдирало *Erannis aurantiaria* (4 — самец, 5 — самка). Зимняя пяденица *Operophtera brumata* (6 — гусеница, 7 — самец, 8 — самка) (из Брема)

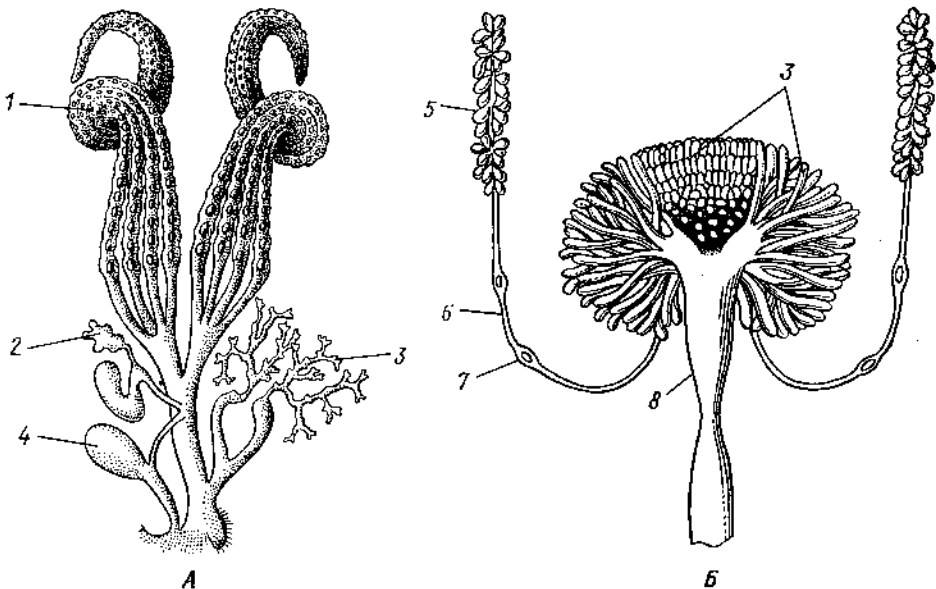


Рис. 346. Стросные половой системы насекомых. А — женский половой аппарат тутового шелкопряда *Bombyx mori* (по Жирару); Б — мужской половой аппарат черного таракана *Blatta orientalis* (из Майаль и Денни):

1 — яичники, состоящие каждый из четырех яйцевых трубочек, 2 — семяприемник, 3 — придаточные железы, 4 — совокупительная сумка, соединяющаяся особым каналом с семяприемником; наружные отверстия совокупительной сумки и влагалища лежат рядом, 5 — семенник, 6 — семяпровод, 7 — его раздвоение, 8 — семяизвергательный канал

специальные кровяные клетки. Основная функция гемолимфы — снабжение тканей и органов питательными веществами. Кроме того, в нее поступают растворенные продукты обмена, которые переносятся к органам выделения. Дыхательная функция гемолимфы в связи с развитием трахейной системы невелика.

Половая система. Насекомые раздельнополы и нередко обладают резко выраженным половым диморфизмом. Он сказывается в меньшей величине самца (у многих бабочек) или в совершенно иной расцветке обоих полов (многие бабочки), или же в еще более существенных признаках. Так, например, у самцов появляются на теле различные придатки (рог жука-носорога) или же некоторые органы получают у самцов более сильное развитие, чем у самок (громатные жвалы жука-олени, более длинные усики дровосеков). Иногда только самцы крылаты, тогда как у самок крылья редуцируются или вовсе исчезают (некоторые пяденицы, рис. 345; бабочки-мешочницы).

Половые железы парны. У самок (рис. 346, А) каждый яичник состоит большей частью из известного числа яйцевых трубок, сидящих, как пальцы на руке, на общем выводном канале яичника — яйцевод. Тонкий слепой конец каждой яйцевой трубки состоит из скопления мелких однородных зачатковых клеток. Далее по направлению к яйцеводу яйцевая трубка постепенно расширяется и делится на ряд яйцевых камер. Каждая камера содержит крупную яйцевую клетку, окруженную слоем особого фолликулярного эпителия, клетки которого перед выходом яйца наружу выделяют вокруг него оболочку. Между соседними яйцами находится по группе питательных клеток, которые при росте яйца потребляются им. По мере роста яйцо продвигается в яйцевой трубке по направлению к яйцеводу, а на смену выводимым яйцам на слепом конце трубки из зачатковых клеток идет формирование новых яиц и питательных клеток.

Оба яйцевода сливаются в непарное влагалище, открывающееся наружу на брюшной стороне брюшка под порошицей. Во влагалище открывается еще особый мешочек, семяприемник, где хранится семя после оплодотворения, а нередко, кроме того, мускулистая совокупительная сумка, служащая для введения в нее совокупительного органа самца. Семя переводится затем из сумки в семяприемник. У некоторых насекомых совокупление происходит всего один раз за несколько лет, и все это время живчики сохраняются живыми в семяприемнике самки, например у царицы пчел, жизнь которой длится 4—5 лет.

Нередко в области полового отверстия развиваются особые придатки — яйцеклады (с. 350), служащие для откладки яиц внутрь какого-нибудь более или менее твердого субстрата (почва, ткань растений и т. п.).

Мужская половая система (рис. 346, Б) состоит из пары простых или разделенных на несколько долек семенников. Два отходящих от них семяпровода сливаются в общий семяизвергательный канал; в последний очень часто открываются, кроме того, парные дополнительные железы. Семяизвергательный канал пронизывает совокупительный орган, образованный цилиндрическим выростом стенки тела, расположенным в небольшом впячивании, клоаке, куда открывается и порошица. У насекомых, не имеющих совокупительного органа, живчики склеиваются в сперматофоры, одетые сложной оболочкой, и в таком виде вводятся в половое отверстие самки.

Развитие. У насекомых развитие делится на два периода — эмбриональный и постэмбриональный.

Эмбриональное развитие. Яйцевые клетки насекомых имеют большей частью овальную форму и очень богаты желтком, который заполняет

всю центральную часть яйца. Соответственно с этим дробление яйца частичное, поверхностное (рис. 347); в результате образуется сплошной слой одинаковых клеток, бластодерма, покрывающая центральный желток. Часть ядер при этом остается в желточной массе; в дальнейшем за их счет образуются особые желточные клетки (рис. 347). На будущей

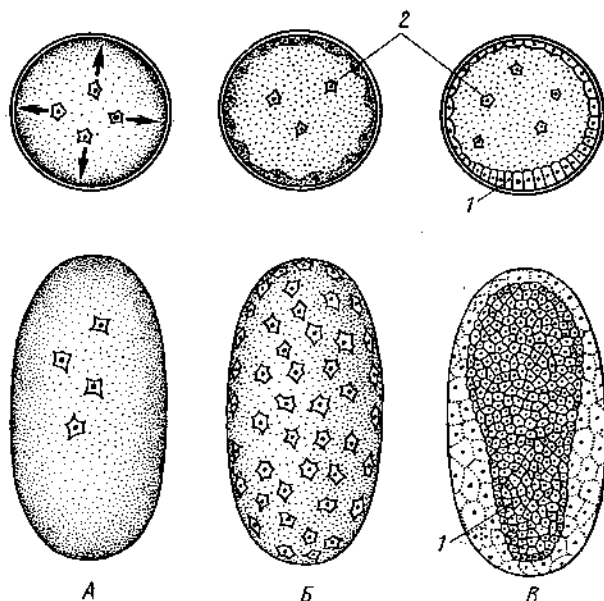


Рис. 347. Дробление и образование зародышевой полоски у насекомых. А — начало дробления; Б — начало образования бластодермы; В — формирование зародышевой полоски: верхний ряд — поперечные разрезы через зародыши; нижний ряд — вид зародыша с брюшной стороны (из Иоффа):

1 — зародышевая полоска, 2 — желточные клетки

брюшной стороне зародыша бластодерма утолщается. Этот участок называется зародышевой полоской; в дальнейшем за его счет формируется главная часть тела зародыша.

В области зародышевой полоски начинаются процессы дифференцировки. В результате размножения и ухода в глубь клеток бластодермы формируются две полоски клеток — мезодермальные полоски, а сама бластодерма становится эктодермой. Позднее мезодермальные полоски делятся на парные зачатки, дающие начало двойному ряду целомических мешочков. У высших насекомых (отр. *Diptera*) сегментация мезодермальных полосок подавляется и обособления самостоятельных целомов не происходит.

Вопрос о формировании энтодермы у насекомых еще не решен полностью. У многих форм зачатком энтодермы, по-видимому, являются желточные клетки. У *Diptera* и некоторых других насекомых на переднем и заднем концах зародышевой полоски обособляются две группы клеток, которые также рассматриваются как зачатки энтодермы.

Еще в самом начале закладки зародышевых пластов начинается и крайне характерный для развития насекомых процесс формирования зародышевых оболочек (рис. 348).

В самом простом и широко распространенном случае по периферии

зародышевой полоски эктодерма образует сначала валик, а затем двухслойную складку, постепенно нарастающую со всех сторон на зародышевую полосу, которая вместе с тем несколько погружается в желток. Наконец, края складки смыкаются над зачатком зародыша, оставляя между собой и им запертую жидкостью амниотическую полость, отделенную от внешней среды двойной оболочкой. Наружный слой оболочки происходит в результате слияния наружных слоев смыкающейся над зародышем эктодермальной складки и называется серозой, внутренний — от внутреннего слоя той же складки, последний непосредственно ограничивает амниотическую полость и называется амнионом. Сероза и амнион защищают зародыш от повреждений.

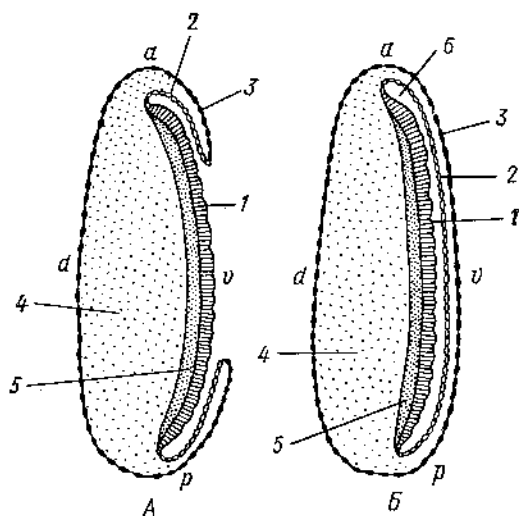


Рис. 348. Схема последовательных стадий (А, Б) образования зародышевых оболочек у насекомых (по Гейдеру):

1 — зародышевая полоска, 2 — амнион, 3 — сероза, 4 — желток, 5 — общий зачаток эктодермы и мезодермы, 6 — амниотическая полость, а — передний, р — задний полюс, d — спинная и v — брюшная стороны

Между тем зародышевая полоска испытывает сегментацию, причем сегменты обособляются, как и у прочих *Arthropoda* и кольчатых, в порядке спереди назад (рис. 349, А, Б). В головном отделе закладываются глазные и антеннальные лопасти с соответствующими зачатками, интеркалярный сегмент, впоследствии подвергающийся редукции, и 3 сегмента ротовых конечностей. Далее кзади дифференцируются 3 грудных, несущих зачатки конечностей, и 11 брюшных сегментов.

Что касается дифференцировки внутренних органов, то в главных чертах она заключается в следующем. Передняя и задняя кишки образуются при помощи двух эктодермальных впячиваний. Более сложен вопрос происхождения средней кишки. Для насекомых характерно удивительное разнообразие способов и источников образования последней. В одних случаях она формируется за счет желточных эктодермальных клеток, в других — в образовании средней кишки принимают участие эктодермальные элементы — специальные клетки, локализующиеся на слепно замкнутых концах зачатков передней и задней кишок. И, наконец, у ряда видов (партоногенетические самки тлей — см. с. 391, некоторые наездники — с. 385) средняя кишка формируется только за счет эктодермы благодаря сильному разрастанию зачатка передней кишки, который достигает заднего конца тела. Эктодермальные элементы при этом дегенерируют. Мальпигиевы сосуды возникают из эктодермы задней кишки. Нервная система закладывается в виде брюшного валика эктодермы, который затем погружается под покровы. Целомические мешки распадаются, образуя смешанную полость тела — миксоцель. Освобождающиеся при этом клеточные элементы дают начало мышцам, сердцу, жировому телу и некоторым другим органам. Первичные половые клетки закладываются очень рано, иногда еще в тот период, когда желток окружен однослойной бластодермой.

Зародыш растет, питательный желток постоянно потребляется, и зародышевые оболочки лопаются, заворачиваются на спинную сторону в виде складочек, которые подвергаются дегенерации. Зародыш готов к выходу из яйца, и этим эмбриональное развитие насекомого заканчивается.

Постэмбриональное развитие. У насекомых из яйца выходит молодое животное или личинка с полным числом сегментов. Исключение составляют только примитивные скрыточелюстные, относящиеся к отр. Protura, у которых молодь отличается от взрослых отсутствием трех задних сегментов брюшка. Последние формируются из задней зоны роста последовательно после первых линек. Таким образом, для насекомых характерно развитие без анаморфоза (с. 338) и лишь у протур встречается остаточный анаморфоз.

Постэмбриональное развитие насекомых характеризуется значительным разнообразием, которое во многом предопределяется биологическими особенностями представителей этой группы животных.

У наиболее примитивных форм (подкл. Entognatha) рост и развитие молодого организма не сопровождаются существенными изменениями строения. Молодь во всех главных чертах похожа на материнский организм, т. е. личиночная стадия и метаморфоз отсутствуют. По сущест-

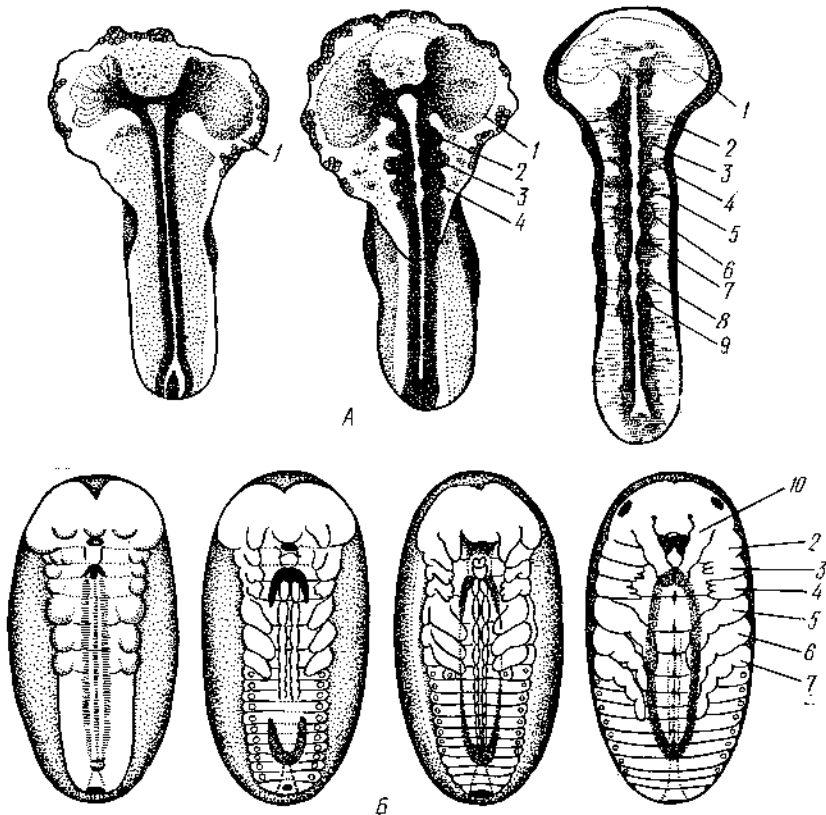


Рис. 349. Сегментация зародыша насекомого. А — три последовательные стадии сегментации зародышевой полоски жука *Melasoma* (по Коршильту и Гейдеру);

Б — схема сегментации зародыша и закладки конечностей (из Иоффа):

1 — головная доля, 2—4 — зачатки челюстных сегментов, 5—7 — зачатки грудных сегментов, 8, 9 — зачатки первых двух брюшных сегментов, 10 — зачатки снжков

ву, в этом случае мы имеем дело с прямым развитием. Крылатые насекомые, стоящие более высоко в эволюционном отношении, напротив, обладают метаморфозом, причем по характеру превращения они делятся на гемиметаболические — с неполным превращением и голометаболические — с полным метаморфозом. Неполный метаморфоз характерен

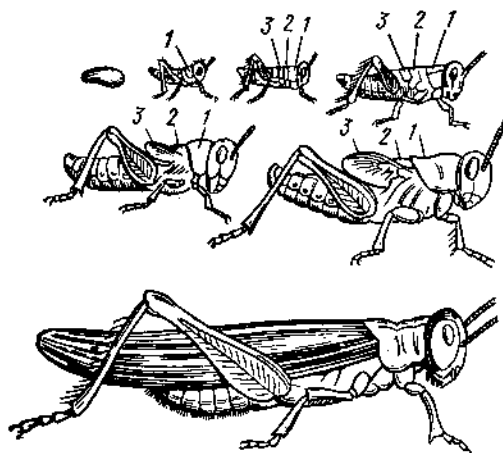


Рис. 350. Неполный метаморфоз у саранчи *Locusta migratoria* (из Холодковского):
1—3 — сегменты груди

для более низко организованных групп крылатых насекомых: прямокрылые, тараканы, клопы, поденки, стрекозы. При неполном превращении (рис. 350) вылупляющаяся из яйца личинка по общему облику во многом уже похожа на взрослый организм, отличаясь от него главным образом зачаточным состоянием крыльев, недоразвитием вторичнополовых признаков и нередко наличием некоторых провизорных, чисто личиночных органов: например, трахейные жабры у личинок поденок и др. Крылья имеются сначала лишь в виде едва заметных наружных зачатков. Сглаживание разницы между личинкой и взрослым организмом происходит постепенно, сопровождаясь рядом линек.

С каждой последующей линькой личинка все более становится похожей на взрослую стадию насекомых, или имаго (imago), зачатки крыльев увеличиваются и т. д.

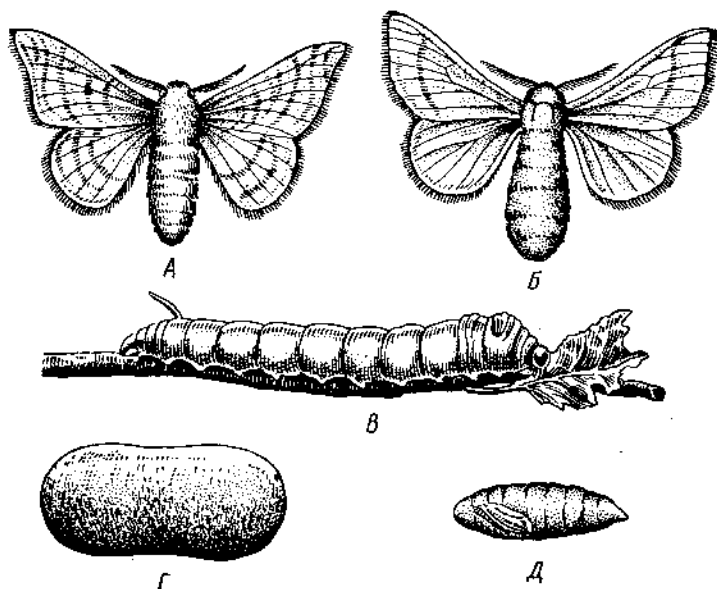


Рис. 351. Полный метаморфоз у тутового шелкопряда *Bombyx mori*. А — самец; Б — самка; В — личинка (гусеница); Г — кокон; Д — куколка, вынутая из кокона (по Лейнису)

У некоторых примитивных насекомых количество линек очень велико и может достигать 25—30 (поденки). У представителей других отрядов линек меньше (4—5).

У голометаболических насекомых развитие иное (рис. 351). Личинка резко отличается от взрослого животного: она вовсе не имеет наружных зачатков крыльев, нередко имеет другое число конечностей и т. д. Личиночные признаки сохраняются в течение ряда линек, т. е. во время всего личиночного периода жизни. Личинки голометаболических насекомых чрезвычайно разнообразны. Личинка отличается от имаго наличием ряда примитивных признаков: большей гомономностью расчленения, отсутствием крыльев, слабым развитием органов чувств (сложных глаз нет, а имеются лишь глазки, антенны очень малы и т. д.), а во многих случаях также устройством и количеством конечностей. Очень часто ротовые конечности в личиночном возрасте устроены по одному типу (грызущие у гусениц бабочек), у взрослых — по другому (сосущий ротовой аппарат у взрослых бабочек). Количество и строение ног также отличается у личинок разных систематических групп. У многих имеются только три пары конечностей на грудных сегментах (личинки жуков и др.). У гусениц бабочек и личинок некоторых перепончатокрылых (пилильщики, с. 397) на брюшных сегментах развивается еще несколько пар конечностей — ложные ножки; последние отличаются слабой расчлененностью и наличием присоски. У взрослых насекомых они не сохраняются. И наконец, встречаются фактически безногие личинки, у которых не только грудные, но и часть ротовых конечностей может редуцироваться, так что тело принимает вид малоподвижного и неясно расчлененного мешка. Это характерно для личинок, которые либо выкармливаются взрослыми особями (многие перепончатокрылые), либо обитают на субстрате, используемом как пища. Таковы, например, паразитические личинки и формы, поселяющиеся в различных разлагающихся органических веществах (многие двукрылые — отр. *Diptera*).

Как уже сказано, строение, характерное для личинки, сохраняется в течение всего личиночного периода: превращение совершается не постепенно, а необходимые для метаморфоза изменения отодвигаются ко времени последней личиночной линьки. В этот период совершаются такие коренные преобразования организма личинки, что продолжение обычных физиологических отправления, особенно питания и движения, становится затруднительным, даже невозможным. Это сказывается в том, что личинка после последней линьки переходит в состояние покоя — становится куколкой. Куколка составляет наиболее характерную стадию голометаболического превращения. Чем полнее состояние покоя, тем лучше выражено полное превращение.

Различают три типа куколок (рис. 352). У свободных куколок зачатки крыльев и конечностей взрослого насекомого явственно видны и свободно выдаются над поверхностью тела. У покрытых куколок зачатки так тесно приложены и как бы приклеены к туловищу, что заметны лишь в виде неясных контуров. Куколки этих двух типов в определенной мере подвижны: куколки комаров, например, за счет изгибаний брюшка плавают в воде. Куколки многих жуков и бабочек также способны изгибать брюшко (иногда довольно энергично), но направленным движением не обладают. Третья категория — совершенно неподвижные куколки, встречаются у части мух; тело такой куколки бесформенного, бочонкообразного вида вследствие того, что остается окруженным отставшей, но не сброшенной кожей от последней личиночной линьки.

В течение описываемой стадии покоя внутри куколки происходят важные изменения организации, подготавливающие переход в стадию

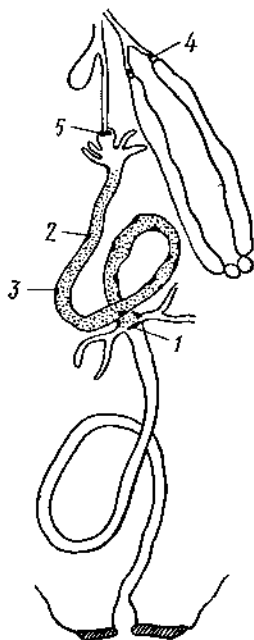
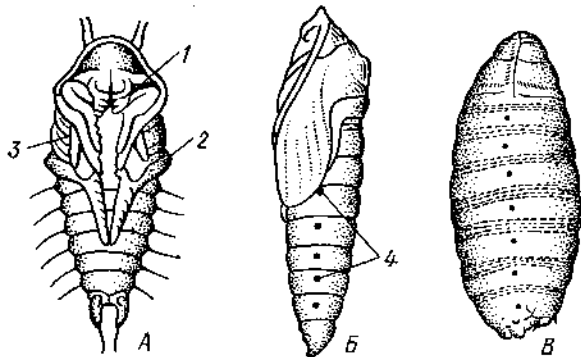
имаго. Так как и род движения (полет), и питание у имаго большей частью отличны от таковых личиночного периода, то и мышцы, и пищеварительный канал личинки должны подвергнуться полной перестройке. Большая часть органов и тканей тела личинки во время стадии куколки совершенно переформируется. Органы личинки разрушаются, пре-

Рис. 353. Кишечник куколки мухи с имагинальными дисками (по Ковалевскому):

1 — кольцевидный диск для задней кишки, 2, 3 — имагинальные диски, дающие начало эпителию и мускулатуре средней кишки, 4 — имагинальный диск слюнной железы, 5 — диск передней кишки

Рис. 352. Куколки насекомых. А — свободная куколка жука; Б — покрытая куколка бабочки; В — бочонковидная куколка мухи (из Вебера):

1 — антенна, 2 — нога, 3 — зачатки крыльев, 4 — стигмы



вращаясь в мягкую кашицеобразную массу, как это особенно ярко проявляется у мух; в разрушении принимают деятельное участие амёбодные клетки, или фагоциты. Формирование окончательных органов имаго происходит за счет клеток особых имагинальных дисков (рис. 353); это небольшие скопления индифферентных клеток, расположенные в известном порядке во многих местах тела личинки и имеющие каждое специальное назначение.

Когда наступает разрушение личиночных тканей, или гистолиз, клетки имагинальных дисков начинают усиленно размножаться, дифференцируются в определенном направлении и служат для построения definitivoных органов. Гистолизу не подвергаются лишь нервная система и отчасти трахеи. После окончания перестройки организации у личинок происходит последняя линька: покровы куколки лопаются и из нее выходит взрослое насекомое.

Метаморфоз насекомых целиком находится под контролем гормональной системы организма (рис. 354). Нейросекреторные клетки мозга продуцируют особый активационный гормон, который поступает в кардинальные тела (с. 356), а оттуда в гемолимфу. Активационный гормон стимулирует деятельность особых желез внутренней секреции — проторакальных желез, которые, в свою очередь, выделяют специальный «личиночный» гормон — экдизон. Последний воздействует на клетки гиподермы, вызывая сначала синтез ферментов, растворяющих старую кутикулу. Позднее повышение концентрации экдизона в гемолимфе заставляет клетки гиподермы формировать новую кутикулу.

Не менее важную роль играют прилежащие тела, которые продуци-

руют ювенильный гормон. Наличие ювенильного гормона в гемолимфе определяет характер очередной линьки. Если концентрация гормона высока, линька завершается появлением очередной личиночной стадии. Подавление активности прилежащих тел и уменьшение количества продуцируемого ими гормона приводит к тому, что последняя личиночная стадия линяет на куколку. Полная инактивация прилежащих тел и прекращение поступления гормона в гемолимфу предопределяют линьку куколки (или последней личиночной стадии при неполном метаморфозе) на имаго. У взрослых насекомых продукция ювенильного гормона возобновляется, но теперь он уже контролирует деятельность половых желез и процессы размножения.

По вопросу о происхождении метаморфоза высказываются следующие предположения. Исходной формой развития, как уже отмечалось, является свойственное самым примитивным насекомым (подкл. Entognatha) прямое развитие без метаморфоза, унаследованное, по-видимому, от предковых форм. Сохранение столь примитивной особенности обусловлено тем, что низшие насекомые в течение всей жизни (как и многоножки, от которых они, вероятно, произошли) ведут малоактивный скрытный образ жизни в почве и подстилке. И молодь, и взрослые особи биологически почти не отличаются друг от друга.

Прогрессивное развитие насекомых, выразившееся в появлении крыльев, усложнении нервной системы и органов чувств, специализации конечностей и т. п., скорее всего было связано с активизацией их поведения и переходом в новую среду обитания. Они заселили поверхность почвы и растений, освоили воздушную и водную среды. Возникавшие при этом изменения, вероятно, в первую очередь затрагивали более подвижных взрослых насекомых. Различия между ними и личинками должны были постепенно усиливаться. Вследствие этого развитие личинки по сути дела становилось «превращением» в имаго, т. е. метаморфозом.

Дальнейшее становление и совершенствование метаморфоза в разных группах насекомых, по-видимому, шло двумя различными путями. У более примитивных Ectognatha личинки, так же как и имаго, перешли к открытому образу жизни. Они поселились на поверхности почвы, пита-

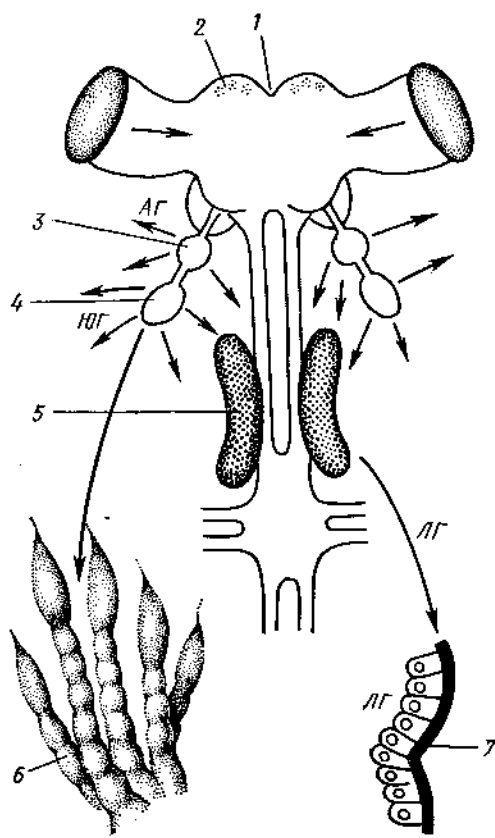


Рис. 354. Схема гормонального контроля метаморфоза насекомых:

1 — головной мозг, 2 — нейросекреторные клетки, 3 — кардиальные тела, 4 — прилежащие тела, 5 — протокаркальные железы, 6 — гонада, 7 — линька кутикулы, АГ — активационный гормон, ЮГ — ювенильный гормон, ЛГ — личинный гормон

лись той же пищей, что и взрослые особи, становились почти столь же активными, как и последние. Такое биологическое сходство личинок и имаго должно было привести и действительно привело к появлению морфологического сходства: гемиметаболические насекомые обладают имагообразными личинками. Выход личинки из яйца, по-видимому, начал сдвигаться на все более и более поздние стадии развития. Различия между имаго и личинкой при этом уменьшились, сгладились, и метаморфоз, по существу, сводится только к постепенной «достройке» организма, происходящей от линьки к линьке.

В тех же случаях, когда личинки продолжали вести более или менее скрытый образ жизни, сохранилось и их более примитивное строение. Приспособление личиночных стадий к обитанию в одних условиях, а имаго — в совершенно других все сильнее и сильнее увеличивало разрыв между ними и сделало в конце концов невозможным переход от одной стадии к другой путем последовательных изменений с помощью линек. При этом цикл развития насекомых удлинился бы. Ведь даже у примитивных гемиметаболических насекомых (например, поденки) для завершения метаморфоза требуется более двух десятков линек. Происходившее же на самом деле сокращение числа линек привело к тому, что изменения во время каждой из них становились все более резкими и глубокими. Поподобилось появление особого периода, во время которого и осуществлялась бы эта коренная перестройка организма. Именно стадия куколки и является, по существу, этим особым периодом.

Под покровом куколки происходят изменения, которые не могли бы совершаться постепенно, без ущерба для жизни личинки, например преобразование ротовых органов. Таким образом, у пизших насекомых процесс питания, накопления в теле питательных материалов и преобразование строения тела идут параллельно, тогда как у высших *Insecta* они разбиты на два периода: личиночный, или фаза питания, и куколочный, или фаза изменения организации, приводящая животное к взрослому состоянию.

Размножение. Насекомые размножаются только половым способом. Количество производимого одной самкой потомства может быть очень велико.

Сарапча (*Schistocerca peregrina*) производит в течение жизни от 500 до 900 яиц, царица пчел — до 1,5 млн. Царица термитов откладывает до 30 000 яиц в день, т. е. несколько миллионов в год, а живет она свыше 10 лет.

Кроме обычного обоеполого размножения у насекомых известно много случаев партеногенеза. У некоторых форм, а именно у общественных перепончатокрылых, партеногенетические яйца дают только самцов: так, яйца царицы пчел, из которых выходят трутни, всегда неоплодотворенные.

Иногда наблюдается чередование обоеполых и партеногенетически размножающихся поколений, т. е. гетерогония. Так, у тлей в течение лета следуют друг за другом несколько поколений самок, которые партеногенетическим путем дают начало только самкам. Партеногенез в этом случае сопровождается живорождением: самка отрождает активную личинку, а не откладывает яйцо, как это свойственно подавляющему большинству насекомых. Последнее поколение этих партеногенетических самок производит как самцов, так и самок и называется половосами. Оплодотворенные самки откладывают зимние яйца, из которых весной выходят самки, и цикл начинается снова. Наконец, у некоторых орехотворок и тлей самцы вообще неизвестны, так что у них, по-видимому, партеногенез представляет единственный способ размножения.

У ряда насекомых способность к размножению обнаруживают уже личинки. Такое преждевременное наступление партеногенеза в личиночном возрасте называется педогенезом (описан главным образом для двукрылых). Так, у *Miastor* несколько поколений личинок одно за другим производят педогенетическим способом опять-таки личинок, причем материнские личинки умирают. Последнее поколение личинок, однако, заканчивает метаморфоз и дает взрослых самцов и самок. Из оплодотворенных яиц последних получается первое поколение педогенетических личинок.

Обычное обоеполое размножение насекомых у некоторых форм может усложниться явлением полиэмбрионии. Это характерно для наездников (отр. Перепончатокрылые — Hymenoptera), у которых развивающиеся яйца и личинки паразитируют в других насекомых. Яйца наездников большей частью бедны желтком и характеризуются полным, приблизительно равномерным дроблением. Явление полиэмбрионии в главных чертах заключается в том, что формирующееся скопление бластомеров распадается на несколько кучек, или морул, меньшего размера, продолжающих дробиться и затем разделяющихся, в свою очередь, на группу морул второго порядка. Каждая из морул второго порядка развивается самостоятельно и дает начало личинке наездника. Таким образом, из одного яйца получается множество (до 100 и более) зародышей. Биологическое значение полиэмбрионии состоит в усилении заражения насекомого-хозяина.

Сезонный цикл и сезонный полиморфизм. Общая продолжительность развития насекомых, так же как и сроки существования отдельных стадий, сильно варьирует. У одних видов весь цикл развития укладывается в один год, развитие других протекает значительно быстрее, и за год успевает смениться несколько поколений. Наконец, существуют формы, жизненный цикл которых занимает несколько лет (до 17 лет у одной американской цикады).

У насекомых наблюдается довольно строгая приуроченность тех или иных стадий развития к определенному сезону года — явление, получившее название сезонного цикла. Важную роль в этом отношении играет широко распространенное у насекомых явление диапаузы: состояние глубокого физиологического покоя, сопровождающееся задержкой роста и развития. Диапауза, возникающая как приспособление к переживанию неблагоприятных условий, у многих видов проявляется на разных фазах цикла: от яйца до имаго включительно. Жизнестойкость организма, находящегося в состоянии диапаузы, заметно повышается.

Переход насекомых от активного состояния к покою контролируется сложным нейрогуморальным механизмом. Нейросекреторные клетки контролируют работу желез внутренней секреции (с. 374), вырабатывающих гормоны, которые, в свою очередь, тормозят или активизируют процессы развития. Сигналом для включения этих механизмов служат факторы внешней среды, причем наиболее важную роль играет длина светового дня, или фотопериод. Температура, влажность, изменение химического состава пищи — факторы изменчивые и непостоянные. Фотопериод же — величина постоянная для каждого дня в году. Сокращение продолжительности светового дня, независимо от конкретных погодных условий, как бы предупреждает насекомых о приближении неблагоприятных условий. Наступает диапауза, как правило, в тот период, когда, казалось бы, дальнейшее активное существование организма еще вполне возможно. Однако столь ранний перерыв в развитии биологически вполне оправдан, так как в конце сезона на окончательное завершение цикла может не хватить времени. Приуроченность диапаузы у каждого конк-

ретного вида к определенной фазе — яйцу, личинке, куколке или имаго — приводит к тому, что диапаузирующие особи к началу зимы оказываются в сходном физиологическом состоянии. Происходит как бы постепенное накопление однородного и устойчивого к низким температурам задела зимующих особей.

Сигналом для выхода из состояния диапаузы также служат факторы внешней среды (температура, влажность и т. п.). При наступлении благоприятных условий развитие насекомых дружно возобновляется. Таким образом, диапауза — важный регулирующий и синхронизирующий механизм, определяющий ход сезонного цикла каждого конкретного вида насекомых.

Покровительственная окраска и мимикрия. Окраска насекомых крайне разнообразна и порой пестра, но



Рис. 355. Гусеницы пяденицы *Cabera pusaria*, похожие на маленькие сучки (из Гофмана)

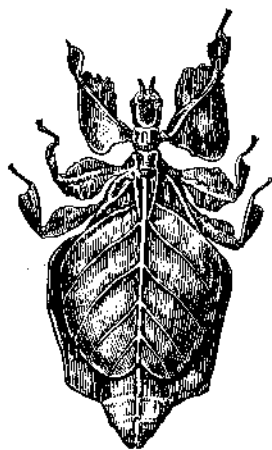


Рис. 356. Цейлонская листовидка *Phyllium crurifolium* (из Гилярова)

уже с давних пор было замечено, что у многих она находится в известном соотношении с окраской окружающей среды. В одних случаях (общая покровительственная окраска) тон окраски совпадает с фоном субстрата, в других сходство более детально и цветовой узор похож на узор подстилки. Имеется немало случаев (так называемая специальная покровительственная окраска), когда форма тела сходна с объектами окружающей среды: листья, сучки, экскременты птиц и т. п.

Гусеницы многих пядениц (рис. 355), прикрепившись двумя задними парами ложных ног вплотную к ветке, в случае опасности откидываются в сторону и застывают в такой позе, напоминая формой и цветом маленький боковой сучок. Тропическое насекомое — цейлонская листовидка (*Phyllium crurifolium*), относящееся к группе палочников, зеленым цветом окраски похожа на недавно упавший лист; форму листа имитируют широкие, плоские крылья, а промежуток между правым и левым крыльями похож на главную жилку листа (рис. 356). Подобных примеров можно привести очень много.

Широкое распространение покровительственной окраски — не случайное явление в природе, но выработавшееся под влиянием естественного отбора полезное приспособление, помогающее насекомому делаться незаметным на фоне окружающей обстановки и тем самым спастись и защищаться от врагов.

Особую разновидность покровительственной окраски представляет предупреждающая окраска. Это пестрая, отличающаяся контрастностью и яркостью расцветка животных, имеющих какис-нибудь хорошо действующие средства защиты: ядовитое жало (осы, шмели), ядовитые или пахучие кожные железы (многие гусеницы бабочек), ядовитую кровь (жуки-парывники, божьи коровки и др.). Это своего рода вывеска, говорящая «не тронь меня».

В тесной связи с предупреждающей окраской хорошо защищенных насекомых находится широко распространенное явление мимикрии — предупреждающая окраска животных, лишенных каких бы то ни было неприятных свойств и яркий наряд которых отпугивает хищников, так как многие насекомые с пестрой окраской обладают защитными приспособлениями. При мимикрии наблюдается «подражание конкретным моделям», т. е. насекомым, снабженным реальными средствами защиты. Особенную известность приобрела мимикрия бабочек и мух жалоносным перепончатокрылым (осы и шмели). Мухи походят на модели формой тела и чередованием черных и желтых поясков на теле; у некоторых бабочек (*Trochilium*; рис. 357), кроме того, вопреки общему для бабочек свойству, крылья теряют покров из цветных чешуек и становятся прозрачными, как у моделей.

Забота о потомстве, общественные насекомые. Поведение насекомых зачастую отличается очень большой сложностью и совершенством. В первую очередь это относится к целому комплексу поведенческих инстинктов, объединяемых под общим названием «забота о потомстве». В пределах класса Insecta можно найти все переходы от наиболее простых проявлений подобных инстинктов до самых сложных, встречающихся у общественных насекомых.

В простейших случаях забота о потомстве выражена в откладке самками яиц в непосредственной близости от пищевого субстрата личинок или прямо в него (многие бабочки, мухи, жуки и т. д.).

Усложнением инстинктивной деятельности насекомых является активное создание запасов пищи для потомства и постройка тех или иных специальных укрытий, под защитой которых проходит развитие молодки. Особенно широкое распространение это явление получило у перепончаток-

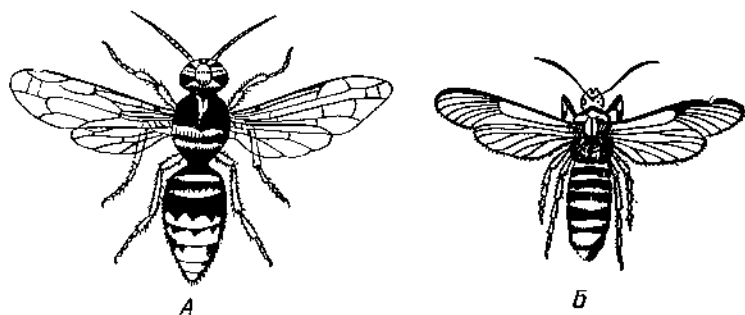


Рис. 357. Шершень *Vespa crabro* (А) и подражающая ему бабочка (В) *Trochilium apiforme* с прозрачными крыльями (из Шимкевича)

крылых. Их строительные и «заготовительные» инстинкты отличаются большим разнообразием и совершенством.

Прекрасный пример этого рода дают многие одиночные пчелы, делающие гнезда (в земле, древесине деревьев и т. д.) из ряда ячеек, причем в каждую ячейку кладется запас нектара, пыльцы растений, откладывается яйцо, и затем ячейка запечатывается. Матери-строительницы обнаруживают при этом ряд интереснейших забот, предусматривающих охрану яйца и личинки от чрезмерной влажности, от опасности утонуть в пищевом запасе и т. д. Характерна забота о потомстве и для ос-охотниц, заготавливающих в норках запас парализованных ими насекомых, которые сохраняются в свежем состоянии до тех пор, пока личинка, вылупившаяся из отложенного в норку яйца, не использует до конца этот запас животной пищи.

Наибольшей сложности инстинктивное поведение достигает у общественных насекомых (отр. *Isoptera* — термиты; отр. *Hymenoptera* — пчелы, осы, шмели, муравьи), образующих многочисленные (иногда до нескольких тысяч особей) семьи. Необходимо, однако, помнить, что само по себе скопление большого числа особей в одном месте не ведет еще к образованию настоящей семьи. Примером тому могут служить огромные стаи саранчи, в которых каждая особь, по существу, ведет самостоятельный образ жизни. Только появление и совершенствование в процессе эволюции специальных «общественных» инстинктов, связанных с функциональной и морфологической дифференцировкой членов сообщества, привело к преобразованию стаи в настоящую семью. Последняя в известной степени является единым функциональным целым, отдельные члены которого обладают ограниченными возможностями самостоятельного существования. Это дало повод некоторым исследователям рассматривать семью как своеобразный «сверхорганизм».

Совместная жизнь многих особей приводит их к кооперации во многих актах, связанных со строительством гнезд, добыванием пищи, уходом за потомством и т. п. Но подобного рода кооперация наиболее выгодна и экономична только при соответствующей специализации, когда отдельные члены сообщества исполняют определенный и довольно узкий круг обязанностей. На этой почве у общественных насекомых возникает отчетливо выраженный полиморфизм. У многих общественных насекомых, и в первую очередь у пчел, муравьев и термитов, семью составляют несколько каст особей.

Кроме вполне нормально развитых особей, самцов и самок, которые и обеспечивают продолжение вида, в состав общества муравьев и термитов обязательно входят так называемые рабочие особи, число которых значительно превышает количество половых: на сотню половых приходится тысячи рабочих. Рабочие особи выполняют все работы по увеличению гнезда, добыче пищи и воспитанию молоди, тогда как половые служат лишь для размножения. Иногда специализация каст идет еще дальше, и у одного и того же вида муравьев или термитов различают два сорта рабочих или кроме рабочих еще особых «солдат», снабженных мощными челюстями и защищающих колонию от нападений. По внутреннему строению рабочие и солдаты — бесплодные самки, не развивающие в себе яиц.

Но кооперирование и специализация у насекомых возможны лишь при наличии известной согласованности действий всех членов сообщества. Виды, ставшие на такой путь развития, должны были в процессе эволюции приобрести какие-то достаточно совершенные формы обмена информацией. Исследования последних десятилетий полностью подтверждают это положение. Сейчас, например, накоплено много интерес-

нейших данных о сложном и многообразном «языке пчел», которые при помощи так называемых танцев способны передавать сведения о направлении и примерном расстоянии до места взятка. Сходные результаты получены и для других общественных насекомых.

Интересны и многообразны у общественных насекомых формы проявления заботы о потомстве. Молодь не просто снабжается запасом пищи, но постоянно выкармливается и надежно охраняется. Особенно сложны поведенческие реакции, связанные с уходом за личинками и их охраной, у муравьев. Рабочие особи постоянно перетаскивают неподвижных личинок из одной камеры гнезда в другую, как бы «подыскивая» участки с оптимальными для их развития условиями (температура, влажность). Как и в других подобных случаях, рабочими муравьями руководят только инстинкты. Их привлекают специальные вещества, выделяемые личинками, причем максимальное количество выделений наблюдается в условиях, наиболее благоприятных для развивающихся особей. Ухудшение условий вызывает ослабление этого процесса, что служит сигналом для рабочих муравьев, которые начинают снова перетаскивать личинок из камеры в камеру.

Питание семьи (в том числе и выкармливание личинок) часто обеспечивается не только внешними источниками пищи: сбор нектара и пыльцы, охота на других насекомых и т. п., но и ведением «особого хозяйства». Термиты, например, устраивают в своих гнездах специальные «грибные сады», в которых насекомые кормятся, скусывая плодоносящие концы грибных гиф, или нитей. Этот род пищи играет, по-видимому, столь важную роль в жизни термитов, что самка — основательница новой колонии перед брачным полетом забирает в особое мешковидное впячивание передней кишки кусочек грибного сада, с тем чтобы заложить культуру грибов в новом устраиваемом ею гнезде: здесь, следовательно, развитие инстинкта идет параллельно с некоторыми морфологическими изменениями (вместилище для грибов в кишечнике самок).

Широко известны, по существу, симбиотические взаимоотношения некоторых видов муравьев и тлей.

Не имея возможности более детально остановиться на характеристике поведения общественных насекомых, отметим лишь, что в его основе лежат многообразные и сложные инстинкты, выработка и совершенствование которых есть результат длительной эволюции, и вырабатывающиеся в течение жизни отдельных особей условные рефлексы.

Значение насекомых в природе и практическое значение их для человека. Роль и значение насекомых в природе огромны. Уже одно то, что число видов насекомых намного превосходит число видов любой другой группы животных, а многие формы способны к тому же размножаться в несметных количествах, превращает насекомых в мощный биологический фактор.

Как показали специальные подсчеты, результаты которых, конечно, приблизительны, на нашей планете одновременно обитает минимум 10^8 млрд. насекомых, т. е. на каждого человека на земле приходится около 250 000 000 различных представителей этого класса. Причем это не индифферентная масса, а организмы, активно участвующие в самых разнообразных биологических процессах.

Говоря о положительном или отрицательном значении насекомых, необходимо помнить, что эти оценки часто весьма субъективны и отражают лишь наше отношение к тем или иным результатам жизнедеятельности насекомых. Иногда сам человек, нарушая равновесие в исторически сложившихся биологических комплексах, вызывает массовое размножение какого-либо вида насекомых, приводящее к катастрофическим

последствиям. В природе нет и не может быть абсолютно вредных или абсолютно полезных видов. И насекомые-вредители — это всего лишь формы, наносящие прямо или косвенно ущерб человеку, причем в одних случаях «вредные» свойства какого-либо вида оказываются действительно вредными, а в других приносят человеку большую пользу.

Все сказанное можно проиллюстрировать огромным количеством примеров, но мы остановимся лишь на некоторых из них.

Положительная деятельность насекомых в природе в первую очередь выражается в опылении ими цветков различных растений. В этом смысле значение их крайне велико. Так, например, около 30% европейских цветковых растений опыляется насекомыми.

Некоторые растения совершенно не способны размножаться без специальных опылителей. Клевер, дававший в Новой Зеландии отличные урожаи, совершенно не производил семян, пока в Новую Зеландию не были завезены отсутствовавшие там шмели — специальные опылители клевера. Главную роль среди опылителей играют перепончатокрылые и особенно пчелы и шмели; вторыми по значимости являются двукрылые и третьими — бабочки.

Велико значение насекомых в почвообразовательных процессах, особенно термитов и муравьев. Эти насекомые, равно как и личинки многих насекомых, живущие в земле, разрыхляют почву своими ходами, способствуют лучшей ее вентиляции и увлажнению и обогащают ее перегноем. Последнее связано с разрушением растительных и животных остатков, в изобилии скапливающихся на поверхности почвы. Без деятельности насекомых, например, невозможно разложение опада хвойных растений, и там, где это не происходит, накапливаются торфоподобные неплодородные слои. Уничтожение трупов и экскрементов животных, осуществляемое представителями особого фаунистического комплекса, имеет очень большое санитарное значение.

Огромна роль насекомых и как одного из важнейших звеньев в круговороте веществ в природе. Многие насекомые входят в состав различных пищевых цепей. Почти в каждом классе позвоночных животных можно найти специализированных энтомофагов, т. е. формы, питающиеся исключительно насекомыми. Наибольшее развитие это явление получило у птиц и млекопитающих.

Не менее значительны и отрицательные последствия деятельности насекомых. Так, многие из них питаются живыми тканями растений, причиняя этим существенный вред. Повреждения, вызываемые насекомыми, порой очень разнообразны и затрагивают самые различные органы растений: корневую систему, стебли и стволы, листья, цветы, плоды и т. п. В одних случаях это может быть разрушение растительной ткани — погрызы, протачивание ходов (ходы, прогрызенные в листьях, называются минами). В других случаях, наоборот, присутствие насекомых приводит к образованию галлов, представляющих собой уродливые разрастания каких-то частей растения — листовой пластинки, почек, стеблей. При массовом нападении вредителей и то и другое приводит к ослаблению растительного организма, уменьшению его сопротивляемости грибковым и прочим заболеваниям, снижению продукции плодов и семян, а часто и к гибели.

Именно в этой области чаще всего происходит столкновение интересов человека и насекомых. Вредители сельскохозяйственных культур и лесных пород наносят огромный ущерб.

Особенно опасно периодически возникающее массовое размножение насекомых-вредителей. Такие вспышки характерны для многих форм — саранчовых, некоторых видов тлей, бабочек, жуков и т. п. Следует, одна-

ко, отметить, что сам человек довольно часто провоцирует возникновение подобного рода явлений. Так, нарушение правильных севооборотов и возделывание какой-то одной культуры в течение нескольких лет подряд (монокультура) создают благоприятные условия для размножения соответствующих вредителей. Неумеренное использование инсектицидов приводит не только к гибели вредных насекомых, но и их естественных врагов (хищные и паразитические насекомые, птицы). Зачастую при этом возникают устойчивые к ядохимикатам формы вредителей, бурному размножению которых уже ничто не препятствует.

Несоблюдение мер предосторожности может приводить к заносу насекомых-вредителей в такие районы земного шара, где ранее они отсутствовали. Не находя в новых условиях естественных врагов, вредители начинают быстро размножаться. Отсутствие у растений, на которых поселяется вредитель, выработанных в течение длительного времени защитных реакций приводит к тому, что наносимый ущерб значительно возрастает.

Вредоносные свойства насекомых иногда могут быть использованы человеком в свою пользу. Успешный опыт применения насекомых для ограничения распространения некоторых растений (в Австралии, например, специально акклиматизированные жуки-листоеды уничтожили зверобой, бурно разраставшийся на сельскохозяйственных угодьях) позволяет надеяться на разработку биологических методов борьбы и с сорняками.

Из насекомых, относимых к категории вредителей, необходимо упомянуть ряд паразитов животных и человека, а также переносчиков возбудителей заразных заболеваний. Роль насекомых в данном отношении весьма велика, причем вред, причиняемый ими, может быть непосредственным или косвенным. К первой категории относятся насекомые, временно беспokoящие животных своими укусами или более прочно поселяющиеся на поверхности или внутри животного-хозяина, по отношению к которому они становятся паразитами. Эктопаразитами являются различные двукрылые (отр. Diptera): комары (*Culex*, *Anopheles*), мошки (*Simulium*), москиты (*Phlebotomus*), а также блохи (отр. Aphaniptera), вши (отр. Anoplura), некоторые клопы (отр. Hemiptera) и др.

Эндопаразитами чаще всего становятся личинки насекомых. Так, личинки оводов (отр. Diptera; рис. 358), поселяющиеся в теле домашних животных (овец, лошадей, крупного рогатого скота), наносят серьезный ущерб животноводству. В то же время многие наездники (отр. Hymenoptera; рис. 359), личинки которых паразитируют в других насекомых, в том числе и в ряде вредителей сельскохозяйственных и дикорастущих растений, вполне справедливо рассматриваются как полезные формы.

Косвенный вред, часто более серьезный, чем непосредственный, приносят насекомые, перенося возбудителей различных болезней. Чаще всего переносчиками являются кровососущие насекомые, нападающие на позвоночных животных и человека. Питаясь на различных хозяевах, они, так же как и клещи (с. 421), обеспечивают циркуляцию в природе ряда болезнетворных микробов, простейших и даже паразитических червей (с. 48, 62, 224).

Иногда перенос совершается путем простого контакта с насекомыми-переносчиками, например при загрязнении ими пищи и т. п. Таким способом распространяет различные заболевания домашняя муха (*Musca domestica*), ползающая по всякой грязи, захватывающая бактерии, яйца гельминтов и передающая их человеку. Всего мухами переносится около 70 видов различных организмов, многие из которых являются возбудителями опасных заболеваний (холера, дифтерит и т. п.).

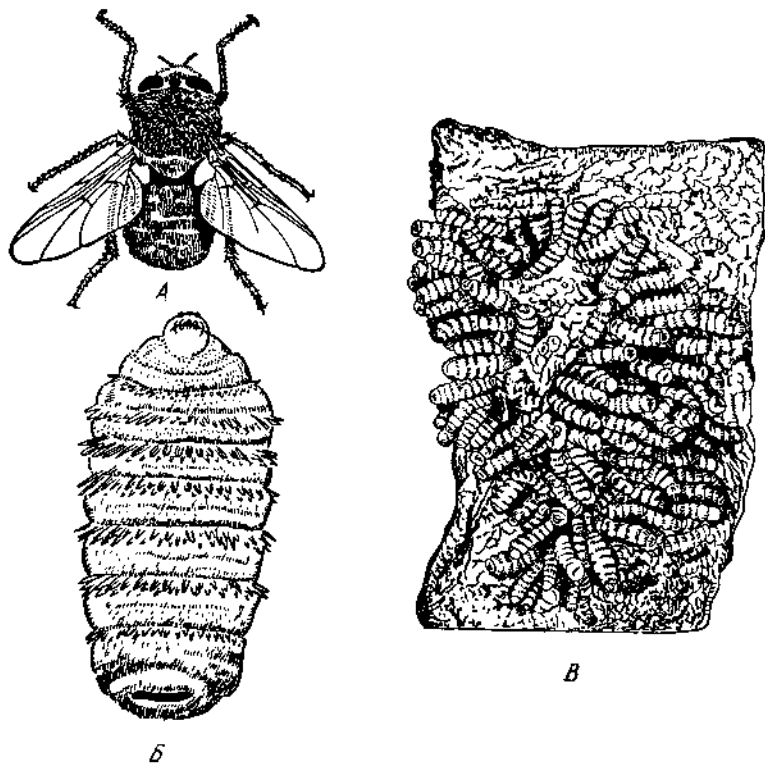


Рис. 358. Желудочный овод *Gastrophilus intestinalis*. А — взрос-
 лое насекомое; Б — личинка; В — личинки на внутренней стенке
 желудка лошади (А и Б из Бей-Биенко, В — по Павловскому)

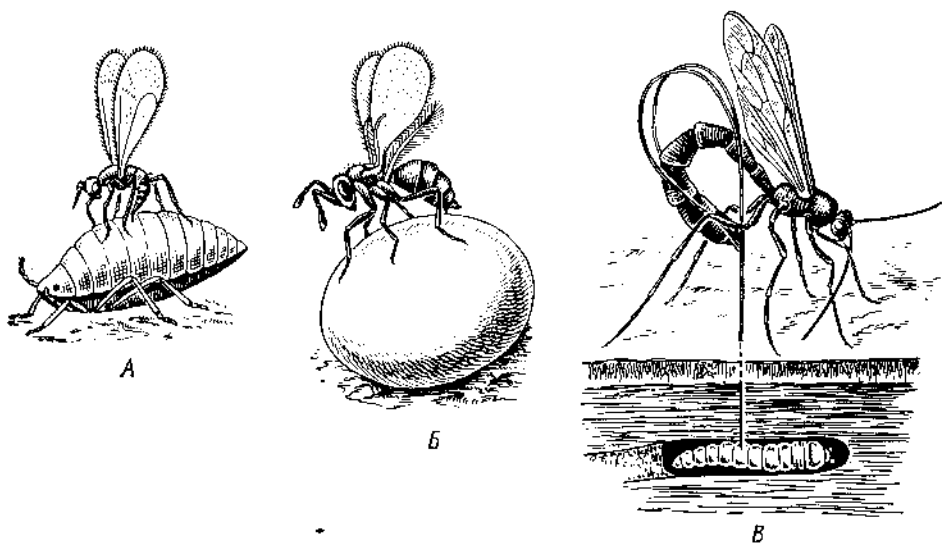


Рис. 359. Различные наездники (отр. Нупенoptera). А — афелинус (*Aphelinus mali*),
 заражающий кровяную тлю; Б — трихограмма (*Trichogramma evanescens*) на яйце
 бабочки; В — талесса (*Thalassia lunator*), откладывающая яйцо в личинку рогахвоста,
 вредителя древесных пород (из Гилярова)

Говоря о практической значимости Insecta, особо следует остановиться на формах, непосредственно используемых человеком. Среди них есть виды, которые, по существу, превратились в домашние.

Прямую пользу человеку приносят медоносная пчела — *Apis mellifera* (рис. 360) и тутовый шелкопряд — *Bombyx mori* (см. рис. 351); разведение их и получение продукции — основа двух отраслей народного хозяйства — пчеловодства и шелководства.

Кроме пчел и тутового шелкопряда, некоторые насекомые имеют известное техническое значение. Они доставляют лекарственные вещества

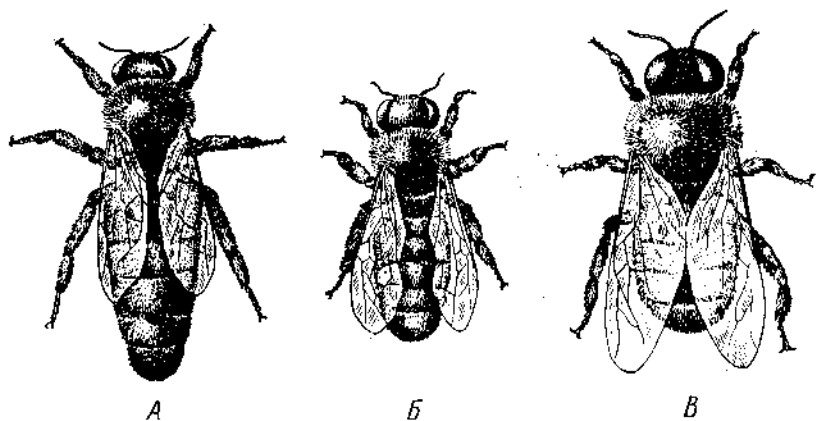


Рис. 360. Медоносная пчела *Apis mellifera*. А — матка; Б — рабочая особь; В — трутень (из Матвеева)

(кантаридин шпанских мушек), красящие вещества (разные виды червецов, *Coccinea*, в особенности же мексиканская кошениль, *Coccus cacti*, идущая на изготовление кармина), танин (в чернильных орешках орехотворок, *Synipridae*), лак и воск (некоторые червецы) и др.

Все большее и большее значение приобретают насекомые в практике сельского и лесного хозяйства в связи с развитием и совершенствованием биологических методов борьбы с вредителями и сорняками. Для этой цели отдельные формы (перепончатокрылые: наездники, осы-охотницы, некоторые хищные и растительноядные жуки, и т. п.) специально акклиматизируются в неблагоприятных районах. Примером успешного применения таких мер борьбы является ввоз в СССР наездника *Aphelinus mali* (см. рис. 359, А), который полностью подавил размножение опасного вредителя корневой системы яблонь — кровяной тли (*Eriosoma lanigerum*), попавшей в Европу из Америки (см. рис. 373). Массовое размножение завезенного из Австралии в Америку, а потом и в Европу вредителя citrusовых — желобчатого червеца (*Icerya purchasi*) было остановлено божьей коровкой *Rodolia* (рис. 361). Эти жуки были успешно акклиматизированы в различных районах земного шара, в том числе и у нас на Кавказе. В последние годы широко практикуются искусственное разведение таких насекомых в промышленных условиях и массовый их выпуск в местах размножения вредителей. Для борьбы с вредными насекомыми широко используется и генетический метод (с. 66). Интенсификация сельского и лесного хозяйства не позволяет в настоящее время полностью отказаться и от применения инсектицидов. Будущее, однако, несомненно принадлежит биологическим методам борьбы с вредителями.

Эти примеры, как и множество им подобных, хорошо иллюстрируют

мысль французского энтомолога Р. Шовена: «Насекомые вредны человеку лишь до тех пор, пока он не использует их как помощников и отказывается применять силу своего ума для решения задач, выдвигаемых их существованием».

Палеонтология. Ископаемые остатки насекомых (рис. 362) известны в настоящее время в довольно большом количестве. Кроме немногих девонских остатков первично бескрылых форм (*Dasyleptus*, *Rynilla* и др.)

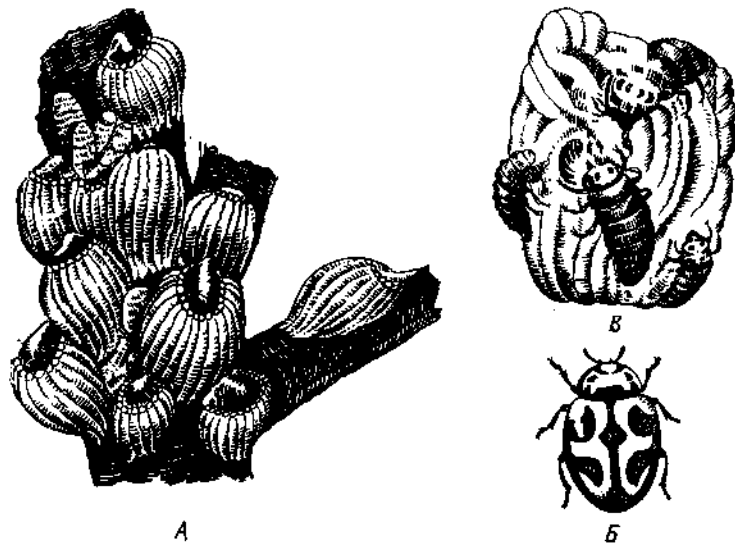


Рис. 361. Австралийский желобчатый червец *Iceria purchasi* и его истребитель жук *Rodolia*. А — самки червца на ветвях мандарина; Б — взрослый жук; В — личинки жука, нападающие на самку червца (из Гилярова)

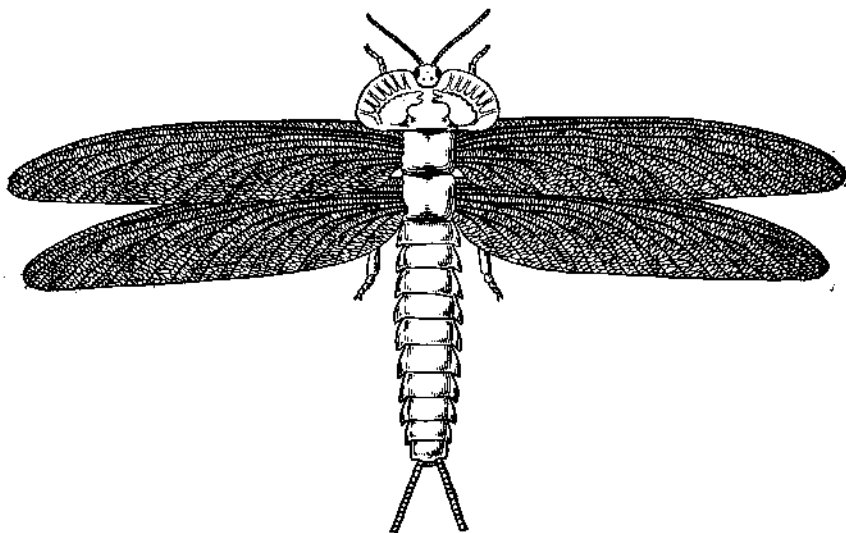


Рис. 362. Реконструкция ископаемого насекомого *Stilbocrocis heeri* из среднего карбона (по Гандлиршу)

и немногих поденок, известная нам фауна ископаемых насекомых начинается лишь с каменноугольного периода. От этого времени имеются довольно многочисленные и хорошо сохранившиеся остатки представителей вымершей группы Palaeodictyoptera (рис. 362). Это были формы, несколько напоминавшие современных веснянок и поденок. Они имели две пары больших, совершенно одинаковых крыльев с богатой сетью однородно расположенных жилок; на переднегруди были два небольших крыловидных придатка, а кроме того, маленькие пластинчатые придатки по бокам члеников брюшка; сложные глаза уже имелись. Из каменноугольных Palaeodictyoptera в настоящее время выделено несколько переходных групп, ведущих к современным отрядам насекомых, а именно первичные подски, первичные прямокрылые, первичные стрекозы, первичные тараканы. Все они обладают признаками сборного характера, т. е. чертами строения, более индифферентными и менее специализированными, чем у настоящих прямокрылых, настоящих тараканов и т. д.

Интересно, что все палеозойские насекомые, как каменноугольные, так и пермские, принадлежат к группам с неполным метаморфозом.

Насекомые с полным превращением появляются лишь на границе палеозойских и мезозойских отложений, т. е. между пермским периодом и триасом. Вообще это время явилось поворотным моментом в истории класса насекомых, после которого стали быстро развиваться представители большинства современных отрядов голометаболических насекомых.

От кайнозойской эры особенно многочисленные и прекрасно сохранившиеся остатки насекомых дошли до нас в янтаре, т. е. в окаменевшей смоле ископаемых хвойных деревьев. Янтарь сохранил нам даже мельчайших насекомых: представителей подкласса Entognatha, мелких наездников и т. д.

Классификация насекомых. Характер метаморфоза, устройство ротовых органов и строение крыльев — основные признаки классификации насекомых. В последнее время имеется тенденция к дроблению Insecta на значительное количество мелких отрядов, число которых разными авторами принимается между 30 и 40. Мы отметим в нашем перечне лишь наиболее распространенные и важные отряды.

ПОДКЛАСС I. СКРЫТОЧЕЛЮСТНЫЕ НАСЕКОМЫЕ (ENTOGNATHA)

Мелкие насекомые, большей частью обитающие в почве, подстилке и, реже, в травостое. Подкласс включает три отряда: Протура, или Бессаяжковые (Proturga; рис. 363), Ногохвостки (Collembola; рис. 364) и Двуххвостки (Diplura; рис. 365). Ротовые конечности грызущего или сосущего типа погружены в особую капсулу, так что наружу торчат только их концы. Брюшко содержит почти полный

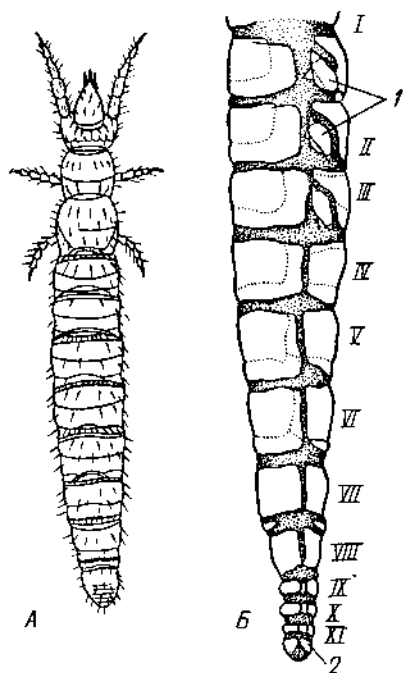


Рис. 363. Протуры. А — внешний вид протуры *Acerentomon* со спинной стороны (из Гилярова); Б — брюшко *Eosentomon* сбоку (из Шванвича):

1 — рудименты брюшных конечностей, 2 — тельсон, 1—XI — сегменты брюшка

набор сегментов (10—11), и только у ногохвосток количество их сокращается до 6. Сохраняются видоизмененные (прыгательная вилка у ногохвосток) или рудиментарные брюшные конечности. Сложных глаз нет. Трахейная система либо отсутствует, и тогда дыхание осуществляется всей поверхностью тела, либо развита очень слабо. Крыльев нет. Развитие без метаморфоза. У *Protuga*, как и у некоторых многоножек, наблюдается анаморфоз (с. 338).

Будучи обитателями почвы и подстилки, многие скрыточелюстные насекомые активно участвуют в процессах почвообразования. Некоторые виды ногохвосток вредят травостой и овощным культурам.

ПОДКЛАСС II. ОТКРЫТОЧЕЛЮСТНЫЕ, ИЛИ НАСТОЯЩИЕ НАСЕКОМЫЕ (ЕСТОГНАТНА)

Ротовые части расположены на поверхности головы вокруг ротового отверстия. Имеются сложные фасетированные глаза. Трахейная система у имаго всегда хорошо развита. Первичнобескрылые только щетинкохвостки (отр. *Thysanura*); у всех остальных форм крылья либо имеются, либо исчезли вторично.

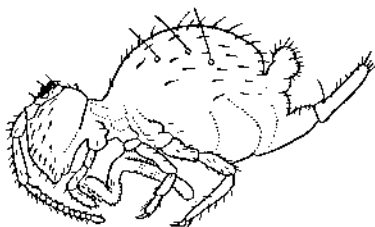


Рис. 364. Ногохвостка — зеленый сминтур *Sminthurus viridis* (по Бернеру)

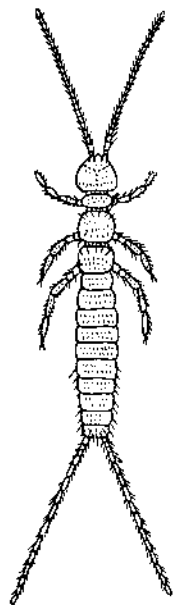


Рис. 365. Двухвостка *Camptodea plusiochaeta* (по Лебокку и Стаху)

Отряд 1. Щетинкохвостки (*Thysanura*). Удлиненное стройное тело обычно покрыто чешуйками. Брюшко 10-члениковое, сохраняются рудименты брюшных конечностей — грифельки. На заднем конце брюшка 3 многочленистых придатка. Ротовые органы грызущие, имеются сложные глаза и простые глазки. Развитие без метаморфоза. Обычны в почве, подстилке и жилых помещениях. Представители: *Machilis*, *Lepisma* (рис. 366) и др. Около 400 видов.

Отряд 2. Прямокрылые (*Orthoptera*). Надкрылья кожистые, в покое выпрямлены на спине, задние крылья более нежного строения; крылья иногда недоразвиты. Задние ноги обычно прыгательные. Ротовые части грызущие. Превращение неполное. К отряду относятся: кузнечики, саранча, сверчки, медведки. Около 20 000 видов.

В состав отряда входят опасные вредители сельского хозяйства. В первую очередь, это некоторые виды саранчи, образующие стаи: перелетная саранча — *Locusta migratoria* (см. рис. 350), пустынная саранча — *Schistocerca gregaria* и др. Размеры стай иногда настолько велики, что занимают площадь в сотни гектаров. Во время миграций стая уничтожает практически всю растительность, встречающуюся у нее на пути.

В 1962 г. саранча проникла в Туркмению из Ирана и Афганистана. Общий фронт распространения насекомых составлял 160 км.

Ощутимый вред причиняют также и обитающие в почве медведки, повреждающие корневую систему растений (рис. 367).

Отряд 3. Термиты (Isoptera). Передние и задние крылья опадающие, имеются лишь у половых особей. Образуют общества и строят под-

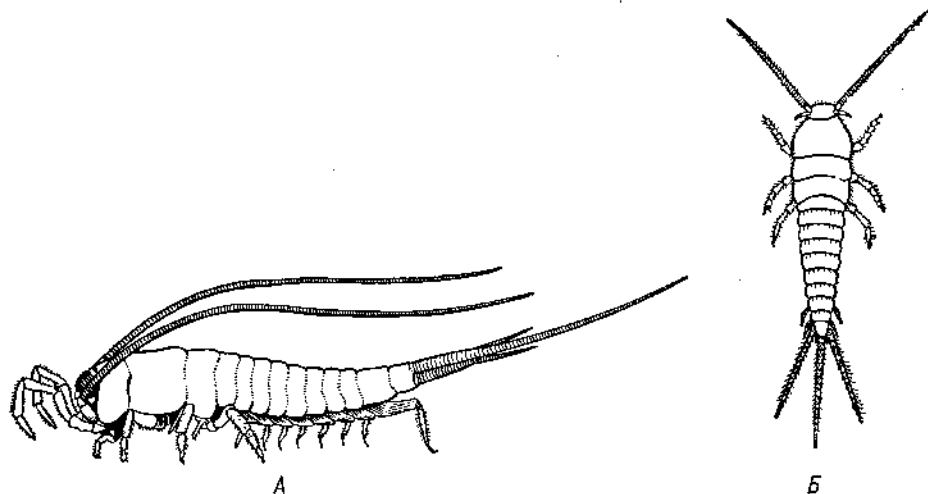


Рис. 366. Щетинкохвостки. А — *Machilis* sp., вид сбоку; Б — *Lepisma saccharina* (по Снодграссу и Стаху)

земные или надземные гнезда — термитники, нередко значительно выше человеческого роста. Общины состоят из нескольких каст: рабочих, солдат, половых особей. Ротовой аппарат грызущего типа. Превращение неполное. Причиняют вред, поедая деревянные части строений, книги, мебель и т. п. Представители:

Reticulitermes lucifugus (рис. 368) в южной Европе; *Anacanthotermes turkestanicus* в Средней Азии. Около 2500 видов.

Отряд 4. Тараканы (Blattoidea). Кожистые надкрылья и пежные крылья складываются плоско на спине. У самок иногда крыльев нет. На конце брюшка хорошо развиты видоизмененные брюшные конечности — церки. Ротовой аппарат грызущего типа. Превращение неполное. Обитают в подстилке, под камнями, иногда в почве. Всеядны. Имеются синантропные формы (прусак — *Blattella germanica*, черный таракан — *Blatta orientalis*, поселяющиеся в жилище человека; рис. 369). Загрязняя пищу и предметы домашнего обихода, распространяют некоторые заболевания. Около 3600 видов.

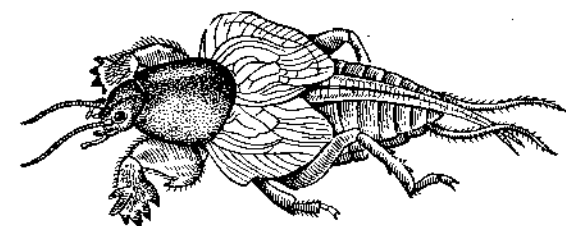


Рис. 367. Обыкновенная медведка *Gryllotalpa gryllotalpa* (из Гилярова)

Отряд 5. Стрекозы (Odonata). Крыльев две пары, одинакового строения, со сложной мелкоячейстой сетью жилок. Ротовые органы грызущие. Превращение неполное. Личинки ведут водный образ жизни. Стреко-

зы — дневные хищники, снабженные громадными глазами и ловящие добычу (других насекомых) на лету. Представители: коромысло (*Aeschna grandis*; рис. 370) красотка (*Calopteryx virgo*). Свыше 4500 видов.

Отряд 6. Поденки (Ephemeroptera). Крылья нежные; задние меньше передних или рудиментарны. Ротовые органы недоразвиты, взрослые насекомые не питаются. На конце брюшка 2—3 длинные хвостовые нити. Превращение неполное. Личинки живут в воде, снабжены трахейными жабрами. Из последней личинки выходит особая крылатая, но еще неполовозрелая стадия, называемая субимаго. Субимаго линяет еще раз, после чего появляется уже способная к размножению стадия имаго. Наличие двух крылатых стадий, разделенных линькой (субимаго и имаго), — очень примитивная черта, характерная только для поденок. Представитель: *Ephemera vulgata* (рис. 371). Около 1600 видов.

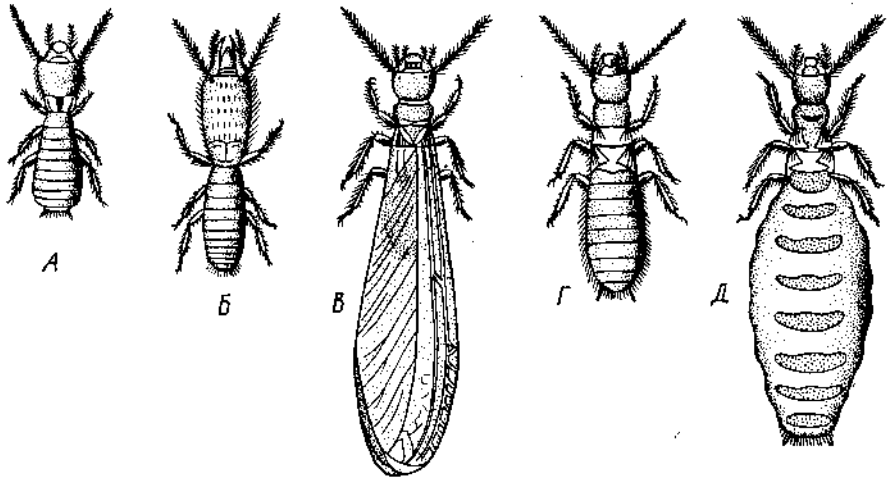


Рис. 368. Различные касты термита *Reticulitermes lucitugus*. А — рабочий; Б — солдат; В — крылатая половая особь; Г — самка, сбрасывшая после спаривания крылья; Д — самка, наполненная созревшими яйцами (из Браса)

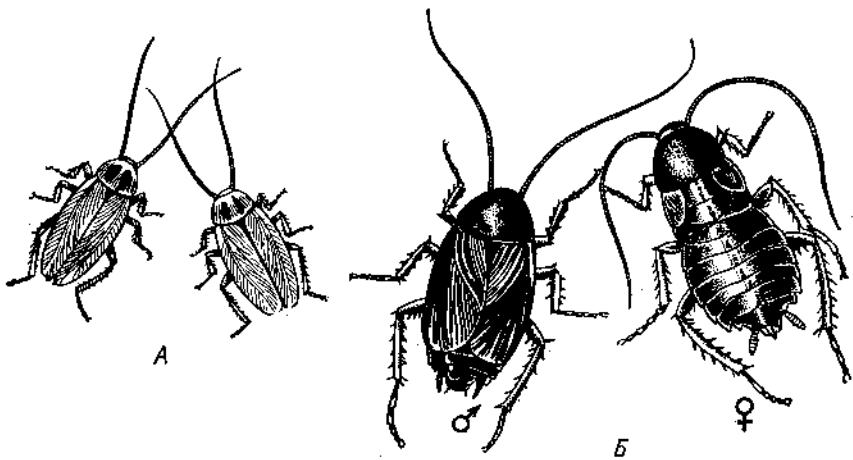


Рис. 369. Домовые тараканы. А — прусак *Blattella germanica*; Б — черный таракан *Blatta orientalis* (из Гилярова)

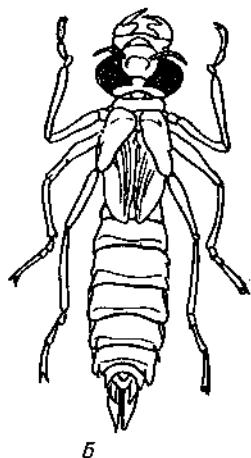
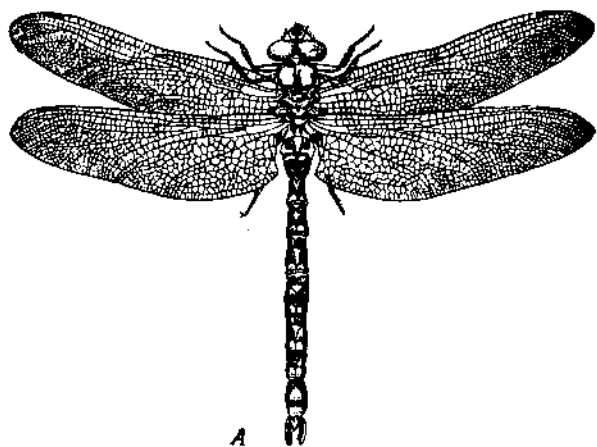


Рис. 370. Стрекоза коромысло *Aeschna*. А — имаго (по Матвееву); Б — личинка (из Гилярова)

Отряд 7. Равнокрылые (Homoptera).

Крыльев 4, причем все они одинаково устроены, с редкой сетью жилок. Встречаются бескрылые особи. Ротовой аппарат колющего типа и служит для высасывания растительных соков. Для многих видов характерно чередование поколений по типу гетерогонии, сопровождающееся сменой растений-хозяев, на которых равнокрылые обитают. Иногда мигрирует с одного органа растения на другой. Рассмотрим жизненный цикл виноградной филлоксеры (*Viteus vitifolii*; рис. 372). Весной из перезимовавших на коре лозы яиц выходят самки-основательницы. Они поселяются на листьях винограда, сосут их и вызывают образование галлов. Внутри последних самки откладывают партеногенетические яйца. Вышедшие из яиц личинки снова превращаются в партеногенетических самок, внешне похожих на основательницу и живущих также на листьях. В последующих поколениях (с каждым поколением все больше и больше) часть потомства этих листовых партеногенетических особей приобретает несколько иные морфологические признаки (более длинный хоботок и т. п.). Видоизмененные особи не остаются на листьях, а мигрируют по стволу в почву, на корневую систему. Это партеногенетические самки, получившие название корневых тлей. Питаясь на корнях, тли вызывают образование галлов.

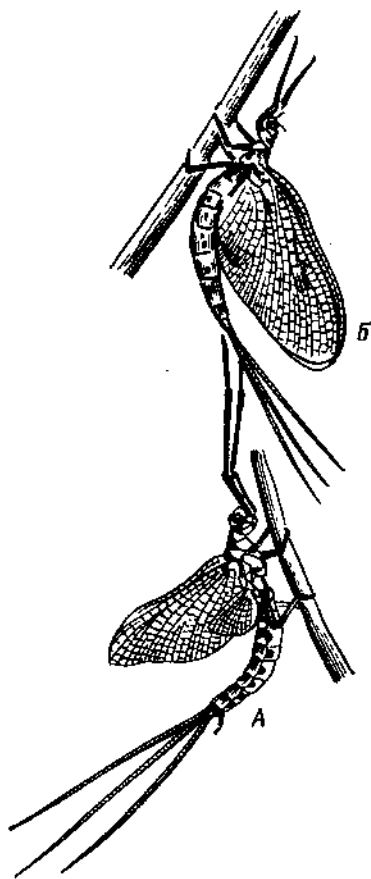


Рис. 371. Поденка обыкновенная *Ephemerella vulgata*. А — субимаго; Б — имаго (из Гилярова)

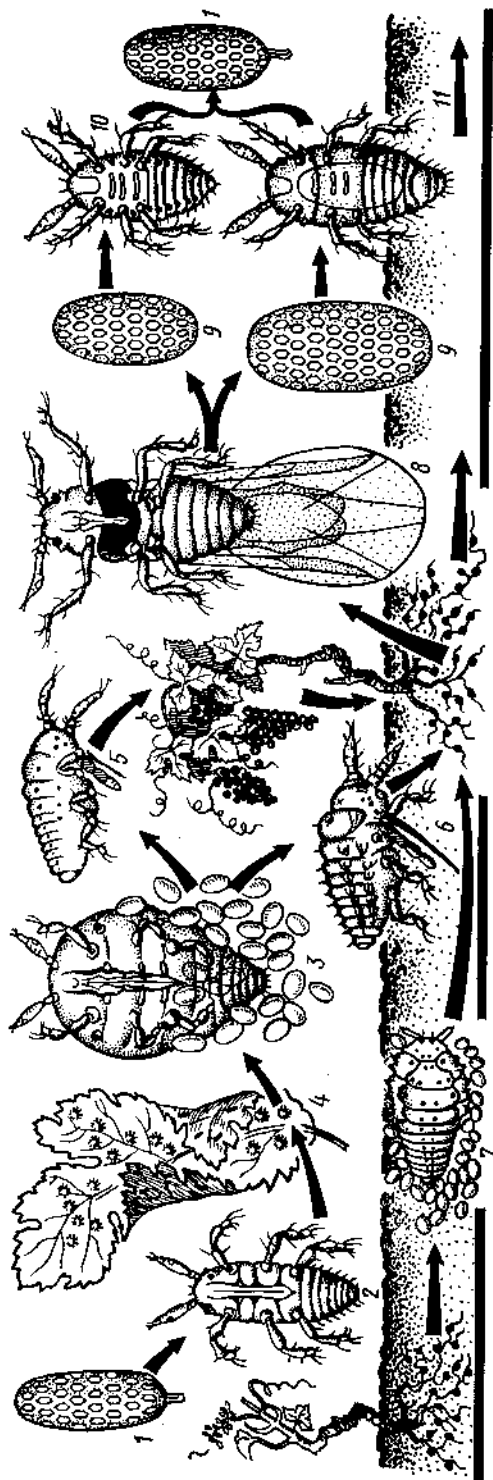


Рис. 372. Жизненный цикл виноградной филлоксеры *Vitellus vitifolii* (из Гилярова):

1 — зимующее яйцо, откладываемое на кору лозы, 2 — личинка галлообразующей самки-основательницы, 3 — галлообразующая самка-основательница, 4 — галлы на листьях, 5 — галлообразующие бескрылые самки, 6 и 7 — корневые бескрылые самки, 8 — крылатая полоноска, 9 — яйца, из которых развигаются бескрылые самки и самцы, 10 — самец, 11 — самка

Корневые тли зимуют. Весной возобновляется их интенсивное размножение. Часть развивающихся из яиц личинок остается на корнях, а часть покидает почву и поднимается наверх. К середине лета на лозе появляются особые крылатые особи — самки-полоноски, которые служат для расселения вида. Полоноски на коре откладывают партеногенетические яйца двух типов: из одних развиваются самцы, а из других — самки. Вылупившиеся особи копулируют. После оплодотворения самки откладывают на коре покоящиеся яйца, из которых весной после зимовки выходят новые самки-основательницы. Двухлетний цикл развития филлоксеры представляет типичную гетерогонию: закономерное чередование разделъного поколения с рядом сменяющих друг друга партеногенетических самок.

Отряд равнокрылых включает несколько подотрядов, из которых мы упомянем наиболее важные. Цикадовые (*Cicadinea*) — весьма многочисленные обитатели травостоя, кустарников и деревьев. Наиболее известны певчие цикады, достигающие довольно крупных размеров и обладающие мощным звуковым аппаратом. Листоблошки (*Psillinea*) — небольшая группа обычно мелких насекомых, встречающихся на траве, кустарниках и деревьях. Питаясь на растениях, могут наносить последний существенный

вред. Тли (Aphidinea; рис. 372, 373) — наиболее широко распространенная и многочисленная группа среди равнокрылых. Кокциды, или червецы (Coccinea; см. рис. 361), — мелкие насекомые с хорошо выраженным половым диморфизмом: самцы имеют пару крыльев и хорошо развитые ноги; самки бескрылы, ножки часто редуцируются, сегментация и деление тела на тагмы в большинстве случаев не выражены. Нередко самки

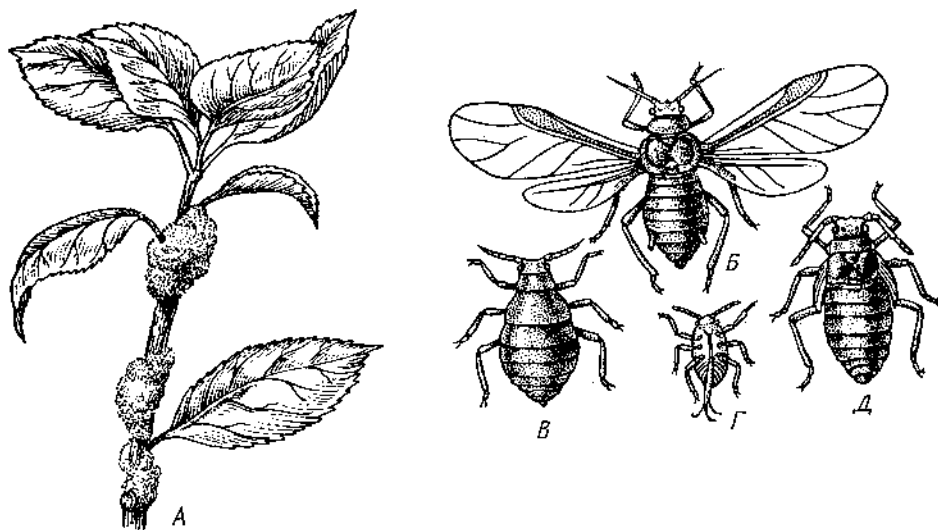


Рис. 373. Кровяная тля *Eriosoma lanigerum*. А — колония тлей на ветви яблони; Б — крылатая половозрелая; В — бескрылая форма; Г и Д — две личиночные стадии (из Гилярова)

прикрыты особым щитком, образованным из нескольких личиночных экзусов или специальными восковыми выделениями.

Среди равнокрылых много опасных вредителей растений. Отряд содержит свыше 30 000 видов.

Отряд 8. Клопы, или полужесткокрылые (Hemiptera). Передние крылья наполовину жесткие, к свободным концам перепончатые. Ротовые части колюще-сосущие. Превращение неполное. В биологическом отношении группа неоднородна. Наряду с наземными формами, обитаю-

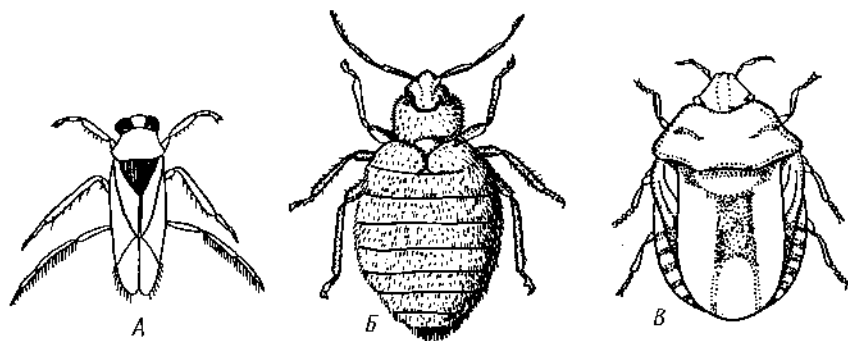


Рис. 374. Различные представители клопов (отр. Hemiptera). А — гладыш *Notonecta glauca*; Б — постельный клоп *Cimex lectularius*; В — вредная черепашка *Eurygaster integriceps* (из Бей-Биенко)

шими в почве, лесной подстилке и на растениях, имеются виды, перешедшие к жизни в воде (водяной скорпион — *Nepa*, гладыш — *Notonecta*; рис. 374, А и др.). Встречаются как растительноядные, так и хищные формы. Некоторые перешли к питанию кровью позвоночных животных (постельный клоп — *Cimex lectularius*; рис. 374, Б; *Triatoma* и др.).

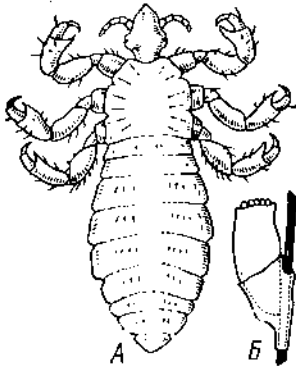


Рис. 375. Платяная вошь *Pediculus vestimenti*. А — взрослое насекомое; Б — яйцо (гнида) (из Гилярова)

Многие виды серьезно вредят растениям (клопы-черепашки: вредная черепашка — *Eurygaster integriceps*, которая сосет сначала листья, а затем и колосья злаков; рис. 374, В и др.). Отряд включает около 4000 видов.

Отряд 9. Вши (Anoplura). Крыльев нет. Ротовые части колющие. Превращение неполное. Паразиты млекопитающих. На человеке паразитирует головная вошь (*Pediculus capitis*), платяная вошь (*Pediculus vestimenti*; рис. 375) и площица (*Phthirus pubis*). Переносят такие опасные заболевания, как сыпной и возвратный тифы. Около 300 видов.

Отряд 10. Ручейники (Trichoptera). Четыре крыла, покрытые мелкими волосками; задние крылья большей частью крупнее передних. Жвалы рудиментарны. Нижние челюсти образуют короткий хоботок. Превращение полное. Личинки походят на гусениц бабочек и живут в воде; снабжены трахейными жабрами; большинство строит себе грубчатые домики из частиц растений, песчинок и т. п. Представитель: *Phryganea striata* (рис. 376). Свыше 3000 видов.

Отряд 11. Чешуекрылые, или бабочки (Lepidoptera). Представители отряда обладают четырьмя крыльями. Последние покрыты видоизмененными волосками — чешуйками, иногда ярко окрашенными и образующими характерные «рисунки» на поверхности крыльев. Ротовые части сосущие, преобразованы в длинный хоботок. У некоторых видов они могут редуцироваться. Превращение полное. Личинки бабочек называются гусеницами. Они обладают тремя парами грудных конечностей и обычно 5 парами брюшных ложных ножек. Ротовой аппарат гусениц в отличие от имаго грызущего типа. Гусеницы большинства видов ведут открытый образ жизни. Некоторые формы обитают в почве. Наконец, ряд видов поселяется в растительных тканях (листья, древесина и т. п.), которыми они и питаются, проделывая в них ходы. Куколки покрытого типа.

Многие бабочки наносят ущерб сельскому и лесному хозяйству. Так, подгрызающие, или земляные, совки (например, озимая совка — *Agrotis*

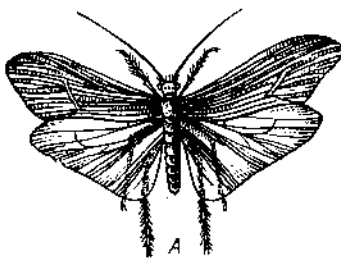


Рис. 376. Ручейники (отр. Trichoptera). А — ручейник *Phryganea striata* (из Клауса); Б — личинка ручейника *Limnophilus* в чехлике из растительных кусочков (из Брема)

segetum, гусеница которой называется «озимым червем»; рис. 377, А) поедают подземные и прикорневые части растений, в частности озимых хлебов. Представители белянок (капустная белянка — *Pieris brassicae* и др.) серьезно вредят огородным культурам: гусеницы объедают капусту, репу, редис и т. п.

Среди бабочек имеется много вредителей древесных пород. Таковы, например, пяденицы: зимняя пяденица — *Operophtera brumata* (гусеницы объедают почки и листья плодовых деревьев); сосновая пяденица — *Vupalus piniarius* (рис. 377, Б); коконопряды: кольчатый коконопряд — *Malacosoma neustria*, вредящий лиственным деревьям; листовертки: дубовая листовертка — *Tortrix viridana*, сильно повреждающая листья дуба; древооточцы (например, ивовый древооточец — *Cossus cossus*), крупные гусеницы которых проделывают в лесных и плодовых деревьях глубокие ходы, и многие другие представители. Вспышки массового размножения вредных видов могут растягиваться на несколько лет. Отряд содержит около 100 000 видов.

Отряд 12. Жесткокрылые, или жуки (Coleoptera). Крыльев 4; передние превращены в твердые надкрылья и выполняют в основном защитные функции. Ротовые части грызущие. Превращение полное. У личинок три пары грудных конечностей, иногда недоразви-

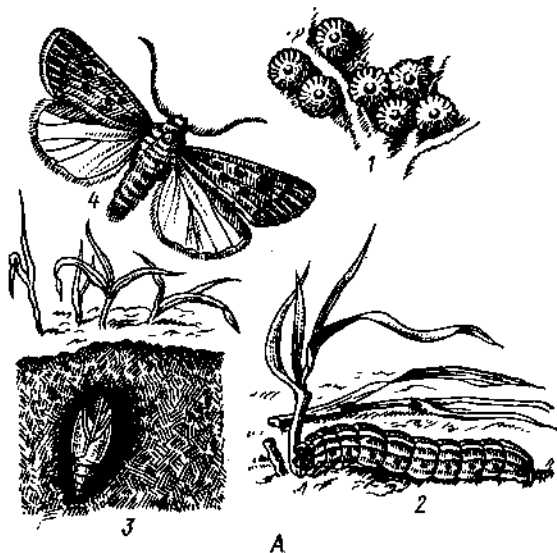


Рис. 377. Бабочки — вредители растений. А — озимая совка *Agrotis segetum*; Б — сосновая пяденица *Vupalus piniarius* (из Гилярова): 1 — яйца, 2 — гусеница, 3 — куколка, 4 — имаго

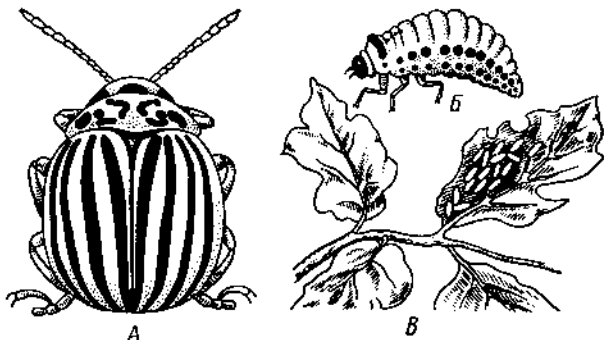


Рис. 378. Колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata*. А — имаго; Б — личинка; В — кладка яиц (из Гилярова)

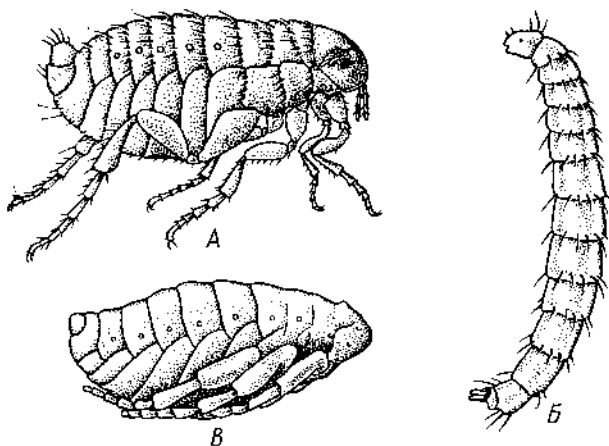


Рис. 379. Человеческая блоха *Pulex irritans*. А — имаго; Б — личинка; В — куколка (из Гилярова)

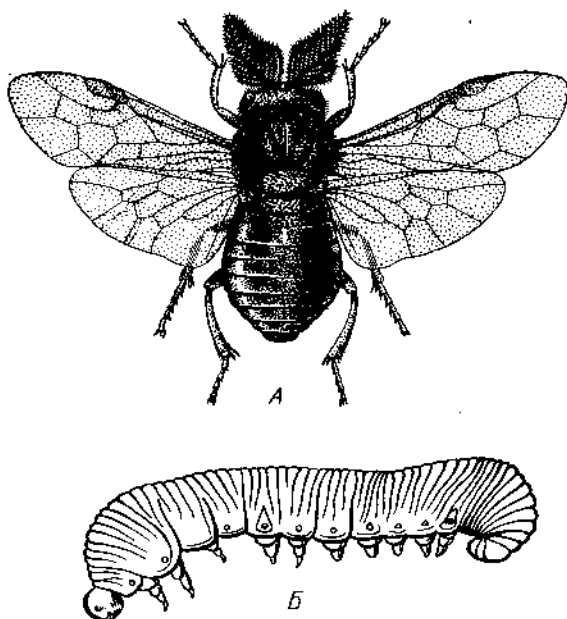


Рис. 380. Пилильщики (отр. Hymenoptera). А — сосновый пилильщик *Diprion pini* — имаго; Б — личинка пилильщика (из Бей-Биенко)

тых. Куколки свободные.

Большинство видов — обитатели суши: почвы, подстилки, растений. Часть перешла к жизни в воде (плавунцы, водолюбы и некоторые другие). Имеются хищные и растительноядные формы. Много опасных вредителей сельского хозяйства. Широко известен, например, уничтожающий картофель колорадский жук — *Leptinotarsa decemlineata* (рис. 378), завезенный в начале века из Америки в Европу. Отсутствие строгих карантинных мер (особенно во время второй мировой войны) позволило ему распространиться почти по всему континенту (вплоть до западных районов СССР). Вредят как жуки, так и личинки.

Очень многие жуки вредят древесным породам. Первое место среди них принадлежит жукам-короедам (сем. Ipsidae). Короеды растительноядны и питаются корой, заболонью и древесиной. Они проделывают в тканях растений ходы, форма которых чрезвычайно характерна для отдельных видов. Короеды избирают для своих нападений преимущественно большие или ослабленные деревья, т. е. являются вторичными врагами леса, но тем не менее при-

носят лесам громадный вред.

Распространенными лесными вредителями являются также жуки из семейства долгоносиков, или слоников (Curculionidae), в особенности сосновый долгоносик (*Hyllobius abietis*). Личинки почти всех представителей семейства дровосеков, или усачей (Cerambycidae) развиваются в древесине разных древесных пород.

Наконец, к вредителям леса следует отнести и майского жука (*Melolontha hippocastani*), повреждающего всевозможные лиственные породы на территории от европейской части СССР до Байкала. Этот крупный

жук летает по вечерам в мае и обгрызает листву разных видов деревьев. Яйца откладывает в землю. Вылупляющиеся личинки питаются перегноем и главным образом корнями растений, принося большой вред молодым древесным насаждениям.

Хищные жуки используются как одно из средств борьбы с вредителями (например, *Rodolia*, уничтожающая желобчатого червеца; с. 385). Это один из самых крупных отрядов, содержащий более 250 000 видов.

Отряд 13. Блохи (Aphaniptera). Крыльев нет. Тело сжато с боков, сложных глаз нет. Ротовые части сосущие. Превращение полное. Паразиты. Переносят одно из опаснейших заболеваний — чуму, возбудители которого в природе встречаются в грызунах. На человеке обычна *Pulex irritans* (рис. 379). Свыше 1000 видов.

Отряд 14. Перепончатокрылые (Hymenoptera). Крылья перепончатые, прозрачные, как правило, 2 пары. Задние крылья несколько меньше передних и сцеплены с ними в единую крыловую пластинку. Ротовые части грызущие или лакающие. Самки с яйцекладом, который у высших форм преобразуется в жало. По характеру соединения брюшка с грудью перепончатокрылые подразделяются на два подотряда: сидячебрюхих (*Symphyta*) и стебельчатых (*Aprocrita*). У первых брюшко широким основанием соединено с грудными сегментами, у вторых имеется тонкий стебелек, представляющий резко суженный второй брюшной сегмент.

К *Symphyta* относятся пилильщики (рис. 380) и рогахвосты. *Aprocrita* объединяют значительное число различных перепончатокрылых, главными из которых являются наездники (см. рис. 359), различные осы (см. рис. 357, А), шмели, пчелы (см. рис. 360), муравьи, орехотворки (рис. 381) и др.

Превращение полное. Личинки большей частью лишены конечностей, но у пилильщиков личинки кроме трех пар грудных ножек обладают

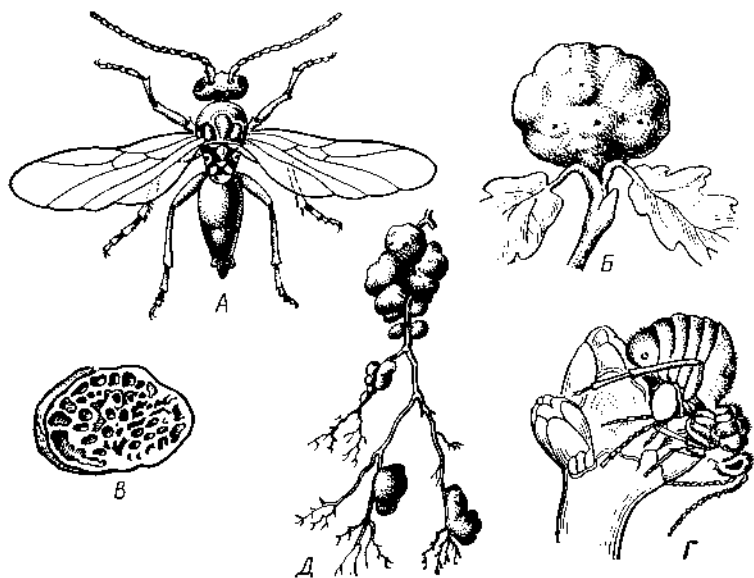


Рис. 381. Корневая орехотворка *Biorrhiza pallida*. А — крылатый самец; Б — галлы обоеполого поколения; В — галл в разрезе; Г — партеногенетическая самка во время откладки яиц в почку дуба; Д — корневые галлы, в которых развиваются партеногенетические самки (из Гилярова)

еще 6—8 парами брюшных ложных ножек и называются ложногусеницами. Куколки свободные.

Имеются хищные и растительноядные формы. Наездники в фазе личинки паразитируют в других насекомых. Многие перепончатокрылые характеризуются сложным поведением, связанным с заботой о потомстве (строительные инстинкты, заготовление пищи для личинок и т. п.; с. 379). Высшие формы Hymenoptera образуют семьи. Для общественных перепончатокрылых характерен ярко выраженный полиморфизм особей.

Значение перепончатокрылых велико. Среди них имеется много опасных вредителей растений. Личинки пилильщиков, например, обгрызают и минируют листья, а близкие их родственники рогохвосты проделывают ходы в древесине. Орехотворки вызывают образование галлов (рис. 381). Хозяйственное значение имеют многие наездники, которые используются для борьбы с вредными насекомыми (с. 385). Домашние пчелы являются поставщиками таких ценных продуктов, как мед и воск. Очень важна роль муравьев, участвующих в почвообразовательных процессах и уничтожающих огромное количество вредных насекомых. Всего отряд перепончатокрылых насчитывает свыше 150 000 видов.

Отряд 15. Двукрылые (Diptera). Самый высокоорганизованный отряд, представители которого обладают одной (передней) парой перепончатых прозрачных или окрашенных крыльев. Задние крылья рудиментарны и превращены в жужжальца. Ротовые части колющие или лижущие. По строению сяжков подразделяются на два подотряда: длинноусые (Nematocera), к которым относятся комары, мошки, москиты, комары-долгоножки, звонцы, или мотыли, галлицы и др., и короткоусые (Brachycera), включающие слепней, мух, оводов, тахин, ктырей, кровососок и многих других. Превращение полное. Личинки безногие и нередко (у мух) без обособленной головы. Куколки свободные или бочонковидные.

Хищные или растительноядные формы. Имеется ряд специализированных кровососов (мошки, комары, слепни, некоторые мухи — муха цеце, кровососки и некоторые другие). Личинки многих форм обитают в воде (комары, мошки и др.). У многих мух они развиваются в гниющих органических веществах, которыми одновременно и питаются. Выделяемые личинками при этом пищеварительные ферменты способствуют быстрому разложению органических остатков и переводят их в полужидкое состояние. Эта «пищевая кашка» и усваивается личинками. Личинки ряда видов двукрылых ведут паразитический образ жизни (оводы, тахины).

Двукрылые, так же как и перепончатокрылые, играют важную роль в природе и хозяйственной деятельности человека. Отрицательное значение двукрылых велико. Ряд форм вредит растениям, в том числе сельскохозяйственным культурам.

Большой ущерб животноводству наносят оводы. Это довольно крупные волосистые мухи (см. рис. 358), ведущие свободный образ жизни и посещающие хозяев (лошади, крупный рогатый скот, овцы и др.) лишь для откладки яиц или личинок. Личинки толстые, спереди несколько суженные, твердые, обычно с шиповатыми кольцами, с парой сильно хитинизированных по краям дыхалец на заднем конце и с другой парой дыхалец близ переднего конца тела. Личинки поселяются в желудке, под кожей, в носоглотке, лобных и челюстных пазухах.

Серьезный вредитель — вольфартова муха (*Wohlfahrtia magnifica*), которая откладывает личинки — она живородящая — в нос, уши, задний проход млекопитающих, а также на раневые и язвенные поверхности.

Личинка питается живыми тканями, потом выходит наружу и окукливается в земле. Известны случаи заражения личинками вольфартовой мухи человека. Мухи откладывают личинок главным образом на людях, спящих днем под открытым небом. Личинки живут у человека в ушах, носу, лобных пазухах, деснах, глазах и причиняют тяжелые страдания.

Большое медицинское и ветеринарное значение имеют кровососущие формы, переносящие возбудителей ряда опасных заболеваний: комары рода *Anopheles* — малярию, москиты (*Phlebotomus*) — лейшманиозы (с. 49), слепни (*Tabanus*) — туляремию, некоторые трипанозомы животных, сибирскую язву, муха цеце (*Glossina morsitans*) — сонную болезнь и т. п.

Весьма значительно и положительное значение двукрылых, многие из которых — важные опылители цветковых растений. Хищные (жесткокрылые) и паразитические (тахины) уничтожают вредных насекомых. Личинки комаров-звонцов, или мотылей (сем. Chironomidae), служат кормом для многих рыб и водоплавающих птиц. Взрослые же двукрылые, часто встречающиеся в огромных количествах, являются важным компонентом в питании энтомофагов — насекомоядных птиц, летучих мышей и др. Отряд содержит около 80 000 видов.

ПОДТИП ТРИЛОБИТООБРАЗНЫЕ (TRILOBITOMORPHA)

Это вымершие членистоногие, ведущие морской образ жизни и обладающие многими примитивными признаками. К Trilobitomorpha относится несколько классов, однако только класс трилобитов (Trilobita) изучен более или менее полно.

КЛАСС ТРИЛОБИТЫ (TRILOBITA)

Примитивность трилобитов выражается в гомономности сегментации и в отсутствии дифференциации конечностей, чем они напоминают предков членистоногих — Polychaeta. У наиболее примитивных трилобитов тело состояло всего из двух отделов — слитной головы с 4 парами конечностей и явственно поделенного на сегменты (числом до 44) туловища (рис. 382, А). Однако у громадного большинства трилобитов задние сегменты туловища (в разном количестве) сливаются вместе, образуя так называемый хвостовой щит. Двумя продольными бороздами спинная сторона тела разграничивается на выпуклый срединный участок и на два боковых (рис. 382, Б, В). На верхней стороне головного щита помещается пара сложных фасетированных глаз, каждый из которых состоит из многих (от 15 до 15 000) мелких глазков (с. 361). Кроме того, у трилобитов находят на срединной выпуклости головного щита маленький парный медианный глазок, а иногда и еще одну пару глазков на переднем крае головного щита.

На нижней стороне головы, впереди рта, располагается пара простых неразветвленных многочленистых усиков, или антеннул. В области рта лежат 4 пары головных конечностей, т. е. ножки сегментов, вошедших в состав головы (рис. 382, А). У примитивных форм часто на спинной стороне головы заметны еще поперечные бороздчатые границы четырех головных сегментов. Таким образом, у трилобитов голова складывается из головной лопасти, называемой у Arthropoda акроном и гомологичной простомиуму Annelida, и 4 сегментов. Глаза и усики принадлежат акрому, конечности — четырем головным сегментам. Замечательна и крайне примитивная особенность головных конечностей — полное подобие туловищным ножкам, тогда как у всех остальных членистоногих они пре-

вращены в ротовые органы: хелицеры, верхние и нижние челюсти и т. д. (с. 295, 401).

Конечности трилобитов одноветвисты. Как и у представителей подтипа Tracheata, они соответствуют эндоподиту двуветвистой ножки ракообразных. Основным члеником каждой ноги с наружной стороны несет длинный членистый придаток, снабженный жаберными лепестками и отвечающий эпиподиту конечности ракообразных, а с внутренней стороны — конический жевательный вырост. Выросты каждой пары ног обращены навстречу друг другу (рис. 382, В). Таким образом, конечности трилобитов служили для ползания, дыхания и захватывания и размельчения пищи.

Трилобиты были раздельнополыми животными. Развитие их совершалось с метаморфозом. Из мелких яиц, откладываемых самками, вылуплялись личинки протаспис (рис. 383). Сначала протаспис имеет цельное тело. Затем оно сразу разбивается на передний, предротовой отдел со сложными глазами и антеннулами и на 3—4 сегмента, позади кото-

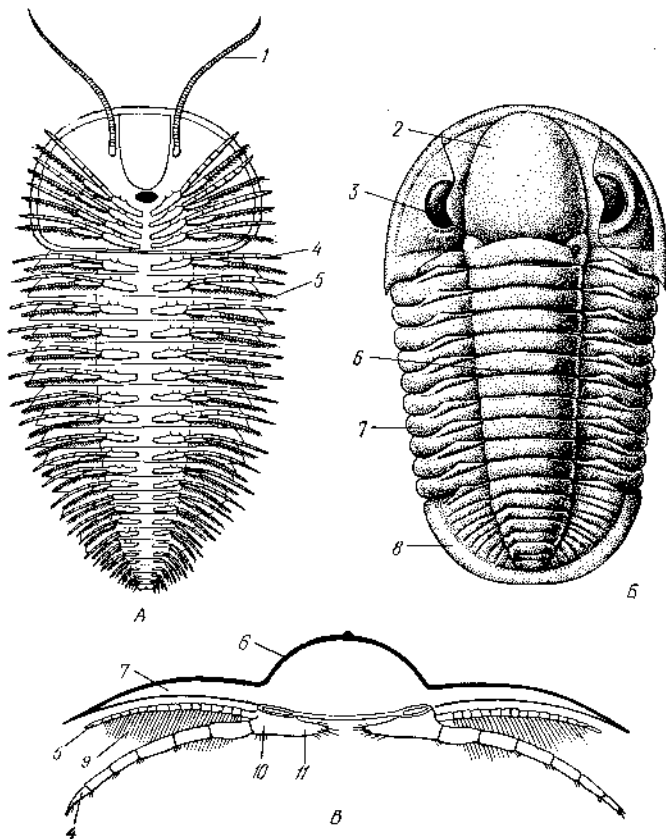


Рис. 382. Строение трилобитов. А — схема строения примитивного трилобита, вид с брюшной стороны (по Гандлир-лу); Б — трилобит с хорошо развитым хвостовым щитом (из Грассе и Тюзе); В — схема поперечного разреза через туловище трилобита (по Снодграссу):

1 — антеннула, 2 — головной щит, 3 — сложные глаза, 4 — нога, 5 — дыхательный придаток — эллиодит, 6 — срединная часть спинной поверхности тела, 7 — боковая часть тела, 8 — хвостовой щит, 9 — жаберные лепестки, 10 — основной членик ноги, 11 — жевательный вырост

рых лежит тоже нерасчлененная маленькая анальная лопасть. Таким образом, протаспис состоит только из головного щита и анальной лопасти. Во время метаморфоза, который совершается постепенно от личинки к личинке, все туловищные сегменты последовательно вставляются между головным щитом и анальной лопастью, формируясь из зоны роста.

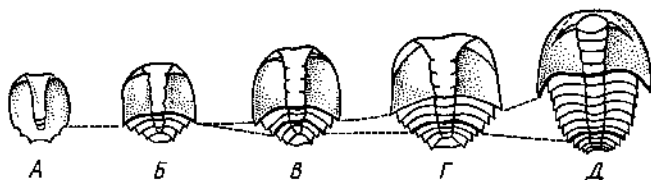


Рис. 383. Постэмбриональное развитие трилобита. А—Д — последовательные стадии развития личинки. Новые сегменты образуются на передней границе хвостового щита (по Барранде)

Судя по большой гомономности туловищных сегментов и конечностей и по большой палеонтологической древности, трилобиты представляют весьма примитивные первобытные формы. Известно свыше 10 000 видов, живших главным образом в кембрии, силуре и девоне и вымерших к концу палеозоя. Вследствие многочисленности видов трилобиты служат хорошими «руководящими» окаменелостями. Трилобиты большей частью были донными животными, ползавшими на плоской брюшной стороне. При опасности они свертывались на брюшную сторону, выставляя свою более твердую спинную поверхность.

Трилобиты были широко распространены в палеозойских морях. Одни из них водились в мелководье, другие — с редуцированными или, наоборот, гигантскими глазами — были обитателями больших глубин; некоторые виды, по-видимому, зарывались в ил.

ПОДТИП ХЕЛИЦЕРОВЫЕ (CHELICERATA)

Хелицеровые включают около 40 000 видов преимущественно наземных членистоногих. Первичные хелицеровые были водными животными. Их тело состоит из головогруди и брюшка. Головогрудь возникает в результате объединения 7 сегментов (головных и грудных), причем сельмой сегмент у большинства представителей бывает почти полностью редуцирован. Брюшко у некоторых форм подразделяется на переднебрюшие и заднебрюшие. На головогруди находится 6 (в одной группе даже 7) пар одноветвистых конечностей, ножки брюшных сегментов либо видоизменены, либо отсутствуют.

Существенная особенность хелицеровых заключается в редукации у них усиков, или антеннул, придатков головной лопасти (акрона). Первая пара головогрудных конечностей превращена в хелицеры, которые служат для размельчения и раздавливания пищи. Вторая пара — педипальпы — меньше отличается от следующих за ней ходных ног и несет чувствительную и нередко хватательную функцию.

К подтипу хелицеровых принадлежат три класса: мечехвосты (Xiphosura), ракоскорпионы, или гигантские щитки (Gigantostaca), и паукообразные (Arachnida).

КЛАСС I. МЕЧЕХВОСТЫ (XIPHOSURA)

Мечехвосты составляют небольшую и в настоящее время близкую к вымиранию группу водных членистоногих, которые в палеозое были многочисленны и разнообразны. В современной фауне мечехвосты представлены только 5 видами. Наиболее крупные формы достигают 50—90 см в длину.

Xiphosura могут быть охарактеризованы как морские хелищеровые с широким уплощенным телом, состоящим из слитных головогруды и брюшка, подвижно сочлененных между собой. Брюшко с 6 парами пластинчатых жаберносных конечностей, сросшихся медианно, заканчивается мощным подвижным хвостовым шипом.

Строение (рис. 384, А, Б, В). Головогрудь покрыта большим спинным щитом, на котором расположены 2 пары глаз. На нижней стороне головогруды, впереди рта, прикрепляются небольшие трехчлениковые хелищеры, по сторонам рта лежат 5 пар ходных ног. Первая пара, соответствующая педипальпам других хелищеровых (с. 408), не отличается от остальных и, сходно с ними, оканчивается маленькими клешнями. Все ходные ноги одноветвисты, пятая пара их снабжена небольшим нерасчлененным рудиментарным жаберным придатком. У основания все ноги снабжены шиповатым жевательным отростком, кроме ползания конечности служат также для захвата пищи и ее размельчения.

На головогруды мечехвостов имеется рудиментарная пара конечностей, принадлежащая седьмому сегменту. Это хилирии — небольшие нерасчлененные придатки, вооруженные шипами.

Все конечности головогруды, начиная с хелищер, иннервируются от ганглиев брюшной нервной цепочки, которые вторично переместились на окологлоточные коннективы.

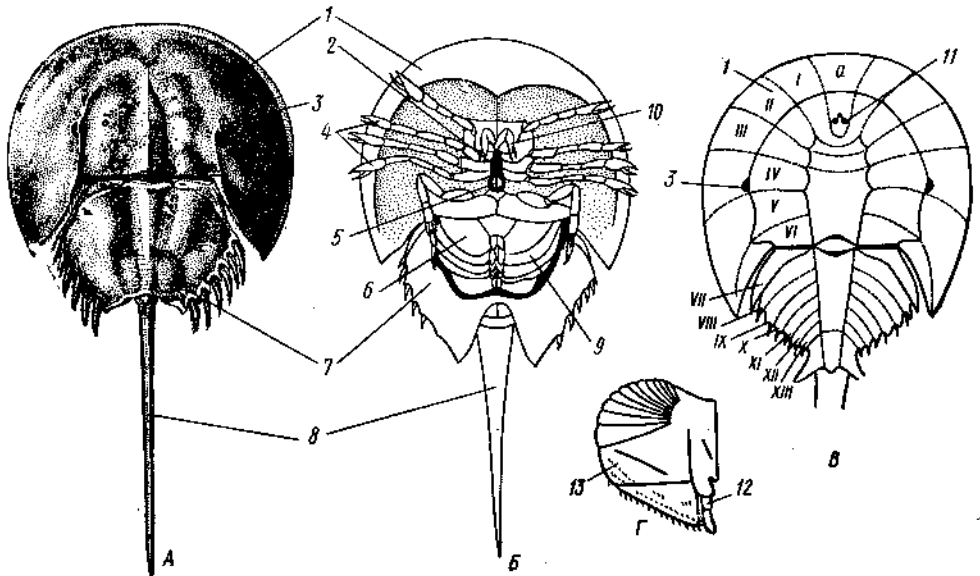


Рис. 384. Строение мечехвоста. А — вид со спинной стороны (из Ван дер Ховен); Б — вид с брюшной стороны (из Снодграсса); В — схема сегментации (по П. Иванову); Г — жаберная ножка мечехвоста (из Беклемишева):

1 — головогрудной щит, 2 — рот, 3 — сложные глаза, 4 — ходные ноги, 5 — хилирии, 6 — жаберная крышка, 7 — брюшной отдел, 8 — хвостовой шип, 9 — жаберносные ножки, 10 — хелищера, 11 — одиночные глазки, 12 — членистая ножка, 13 — жаберный придаток, I—XIII — сегменты, границы которых показаны пунктиром, а — акрон

Брюшко снабжено шестью парами листовидных конечностей. Сама ножка при этом остается рудиментарной, а жаберный придаток утолщается и разрастается (рис. 384, Г). Первая пара конечностей преобразуется в защитные пластинки — жаберные крышки. Остальные же на своей задней поверхности несут многочисленные жаберные листочки.

Хвостовой шип, которым заканчивается тело мечехвоста, представляет собой, как показывает эмбриональное развитие, сложное образование. В его состав кроме тельсона входят зачатки трех последних брюшных сегментов.

Пищеварительная система мечехвостов имеет характерные особенности. Рот ведет в пищевод, выстланный хитиновой кутикулой. Пищевод открывается в большой мускулистый жевательный желудок, лежащий в передней части головогруди и выстланный кутикулой, покрытой грубыми зубцами. Перетертая в нем пища поступает в длинную среднюю

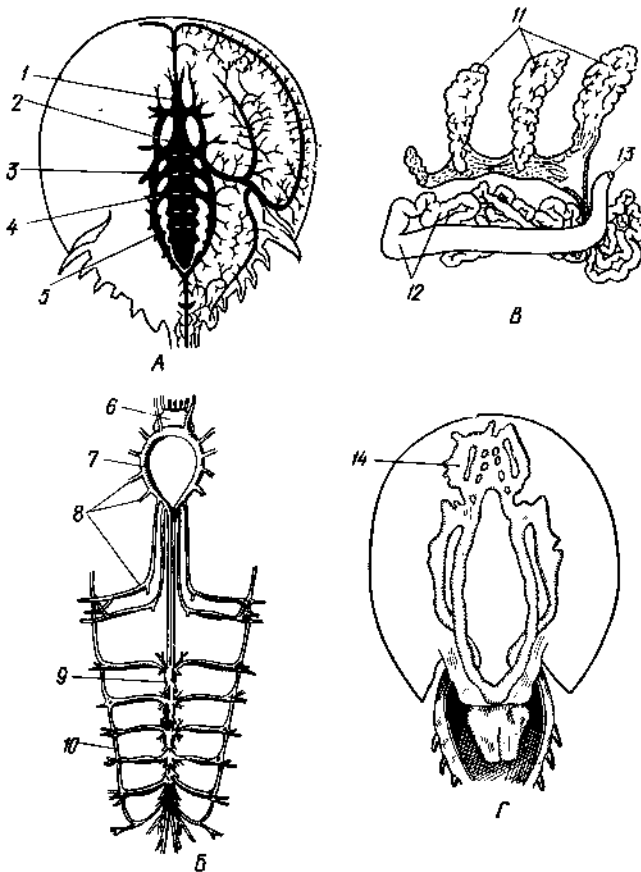


Рис. 385. Внутреннее строение мечехвоста. А — кровеносная система (по Милль-Эдвардсу); Б — нервная система (по Догелю); В — выделительная система — коксальная железа (по Паттен); Г — женская половая система (из Догеля):

1 — передняя аорта, 2 — сердце, 3 — остии, 4 — боковые артерии, 5 — продольные артериальные стволы, 6 — головной мозг, 7 — окологлоточные коннективы, 8 — нервы, иннервирующие конечности, 9 — брюшная нервная цепочка, 10 — боковые продольные нервные стволы, 11 — слепые мешковидные выпячивания, 12 — выводной проток, 13 — наружная выводная пора, 14 — «сетевидный» яичник

кишку, в которую впадают две пары протоков объемистой печени, заполняющей почти всю головогрудь и состоящей из множества разветвленных железистых трубочек. В клетках печени происходит внутриклеточное переваривание мелких частиц пищи. Кишечник заканчивается задней кишкой. Порошица расположена на заднем конце тела у основания хвостового шипа.

Кровеносная система хорошо развита (рис. 385, А). Длинное трубчатое сердце снабжено 8 парами остий — небольших отверстий, всасывающих из сердца в перикардиальную полость. Сзади сердце слабо замкнуто, а спереди продолжается в переднюю аорту; по бокам от него отходят еще 4 пары коротких боковых артерий, сливающихся в два мощных продольных ствола. Из артерий гемолимфа изливается в пространство между внутренними органами. Здесь она собирается в систему синусов, по которым поступает сначала в околосердечную полость, а оттуда через остии в сердце. Гемолимфа содержит дыхательный пигмент — гемоцианин, придающий ей синеватый оттенок.

Нервная система (рис. 385, Б). Головной мозг мечехвостов внешне не расчленен. Однако он имеет довольно сложное гистологическое строение и содержит кроме зрительных центров остатки ганглиев, которые иннервировали исчезнувшие у хелицерных усики или антеннулы. Сзади к мозгу прилегают утолщенные участки окологлоточных коннектив, посылающие нервы к хелицерам. Кроме того, от окологлоточных коннектив иннервируются все конечности головогрудки, а также жаберные крышки. Брюшная нервная цепочка снабжена 6 ганглиями, из которых задний имеет сложное строение и образован слиянием нескольких нервных узлов. Интересная особенность нервной системы мечехвостов заключается в том, что отходящие от ганглиев брюшной нервной цепочки нервы брюшных конечностей соединены боковыми нервными продольными стволами (рис. 385, Б).

Органы чувств. Мечехвосты обладают двумя парами глаз. Одна пара небольших одиночных глазков лежит на спишной стороне головогрудки над мозгом, непосредственно по сторонам от срединной линии. Другая пара крупных глаз помещается снаружи от срединных. Эти глаза имеют своеобразное строение: слагаются из многочисленных соприкасающихся глазков, но прикрыты одним общим прозрачным утолщением хитиновой кутикулы, не разделенным на отдельные участки.

Органы выделения представлены парой коксальных желез (рис. 385, В). Каждая железа состоит из сильно извитого протока, на одном из концов которого располагается несколько следующих друг за другом слепых мешковидных выпячиваний; последние не что иное, как видоизмененные целомодукты, воронки которых отделены от полости тела (миксоцеля) слоем целомического эпителия. Протоки правой и левой желез открываются наружу у основания первых члеников — кокс пятой пары ходных ног. Отсюда возникло и название самих органов.

Половая система. Мечехвосты раздельнополы. Половые железы парны и имеют вид сильно ветвящихся и анастомозирующих между собой трубчатых мешочков (рис. 385, Г); их выводные протоки открываются под жаберными крышками на первом сегменте брюшка.

Развитие. Эмбриональное развитие сопровождается метаморфозом. Однако личинка, выходящая из яйца, обладает полным числом сегментов, хотя задние сегменты брюшка несколько недоразвиты, так как лишены еще конечностей. Эта личинка известна под названием трилобитной стадии вследствие ее внешнего сходства с трилобитами (рис. 386). Брюшко личинки вместо хвостового шипа заканчивается небольшим щитком.

Современные *Xiphosura* обитают в тропических и субтропических морях; их распространение носит прерывистый характер, они встречаются в Атлантическом океане у берегов Северной и Центральной Америки (*Limulus polyphemus*), а также на Малайском архипелаге, близ Индокитая, у Филиппинских и Японских островов (*Tachypleus* и *Carcinoscor-*



Рис. 386. «Трилобитная» личинка *Limulus*. Вид с брюшной стороны (по П. Иванову)

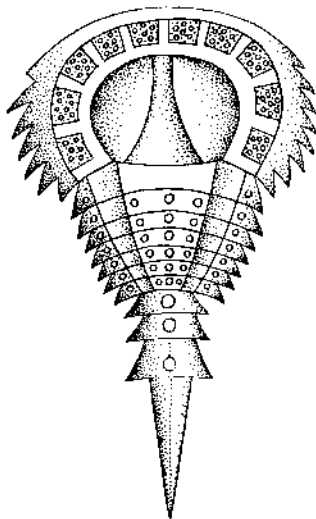


Рис. 387. Ископаемый мечехвост *Hemiaspis limuloides* (по Вудворду)

pius). Мечехвосты живут близ берегов на глубине 4—10 м. Самки откладывают яйца в песок в полосе отлива.

Остатки современных мечехвостов находят, начиная с триаса. Но известны и гораздо более древние представители этого класса. Так, *Hemiaspis* (рис. 387) встречается в силурийских отложениях. Следует заметить, что у *Hemiaspis* брюшко состояло еще из свободных сегментов.

КЛАСС II. ГИГАНТСКИЕ ЩИТНИ, ИЛИ РАКОСКОРПИОНЫ (EURIPTERIDA, ИЛИ GIGANTOSTRACA)

Этот целиком вымерший класс объединяет около 200 видов. По сегментации и развитию конечностей Euripterida представляют наиболее примитивных хелицероных.

Euripterida — палеозойские водные Chelicerata со слитной головогрудью и 12-сегментным брюшком, состоящим из переднебрюшия и заднебрюшия (рис. 388). На переднебрюшии сохраняются видоизмененные конечности — половые крышечки (на первом сегменте) и 4 пары жаберных ножек.

Сверху на головогрудь располагались простые маленькие медиальные глазки и боковые сложные глаза. Хелицеры несут маленькие клешни. Иногда недипальпы и 1-я пара ног были хватательными. У ряда форм задние ноги были веслообразно уплощены и служили для плавания. Брюшко заканчивалось анальной лопастью (тельсоном) в форме расширенной пластинки, шипа или вздутия с иглой.

Представители ракоскорпионов, например *Eurypterus* (рис. 388А), встречаются в силурийских или даже в кембрийских отложениях. Это

были хищные, донные, морские, солоноватоводные и частью пресноводные животные, достигающие 1,8 м длины и походившие на громадных скорпионов. Личинка ракоскорпионов обладала хотя и большим, но неполным числом сегментов, недостающие сегменты развивались в процессе метаморфоза.

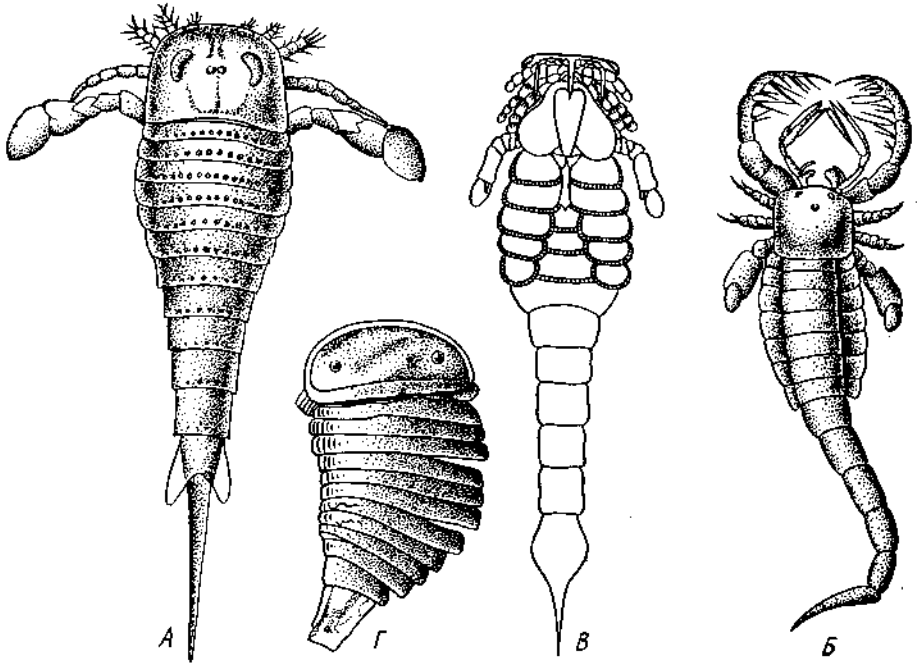


Рис. 388. Различные Gigantostromatolites. А — *Eurypterus fischeri* со спинной стороны; Б — *Mixopterus kiaeri* (реконструкция по Штремеру); В — *Stimonion acuminata* с брюшной стороны; Г — *Stimonion thacheri* (по Клерку и Рюденену)

КЛАСС III. ПАУКООБРАЗНЫЕ (ARACHNIDA)

Класс паукообразных объединяет свыше 36 000 видов наземных хелицеровых, относящихся более чем к 10 отрядам.

Arachnida — высшие хелицеровые членистоногие с 6 парами головогрудных конечностей. Они дышат посредством легких или трахей и обладают помимо коксальных желез выделительным аппаратом в виде мальпигиевых сосудов, лежащих в брюшке.

Строение и физиология. Внешняя морфология. Тело паукообразных чаще всего состоит из головогруды и брюшка (рис. 389). В образовании головогруды участвуют акрон и 7 сегментов (7-й сегмент недоразвит). У сольпуг и некоторых других низших форм воедино спаяны лишь сегменты 4 передних пар конечностей, тогда как задние 2 сегмента головогруды свободны, а за ними следуют ясно разграниченные сегменты брюшка (рис. 390, Д). Таким образом, у сольпуг имеются: передний отдел тела, по сегментарному составу отвечающий голове трилобитов (акрон + 4 сегмента), так называемый пропельтидий; два свободных грудных сегмента с ногами и сегментированное брюшко. Сольпуги, следовательно, принадлежат к паукообразным с наиболее богато расчлененным телом. Следующий по степени расчлененности отряд — скорпионы (см.

рис. 389), у которых головогрудь слитная, но за ней следует длинное 12-сегментное, как у *Gigantostrepsis*, брюшко, подразделяющееся на более широкое переднебрюшие (из 7 сегментов) и узкое заднебрюшие (из 5 сегментов). Тело заканчивается тельсоном, несущим искривленную ядовитую иглу. Таков же характер сегментации (только без подразделения брюшка на два участка) у представителей отрядов жгутоногих, лже-скорпионов, сенокосцев, у некоторых клещей и у примитивных членисто-брюхих пауков (рис. 390). Следующий этап слияния туловищных сегментов обнаруживают большинство пауков и некоторые клещи. У них не только головогрудь, но и брюшко представляют сплошные нерасчлененные отделы тела (рис. 391), однако у пауков между ними имеется короткий и узкий стебелек, образованный 7-м сегментом тела. Максимальная степень слияния сегментов тела наблюдается у ряда представителей отряда клещей, у которых все тело цельное, без границ между сегментами и без перетяжек (рис. 392,А).

Как уже говорилось, головогрудь несет 6 пар конечностей. Две передние пары участвуют в захвате и размельчении пищи — это хелицеры и

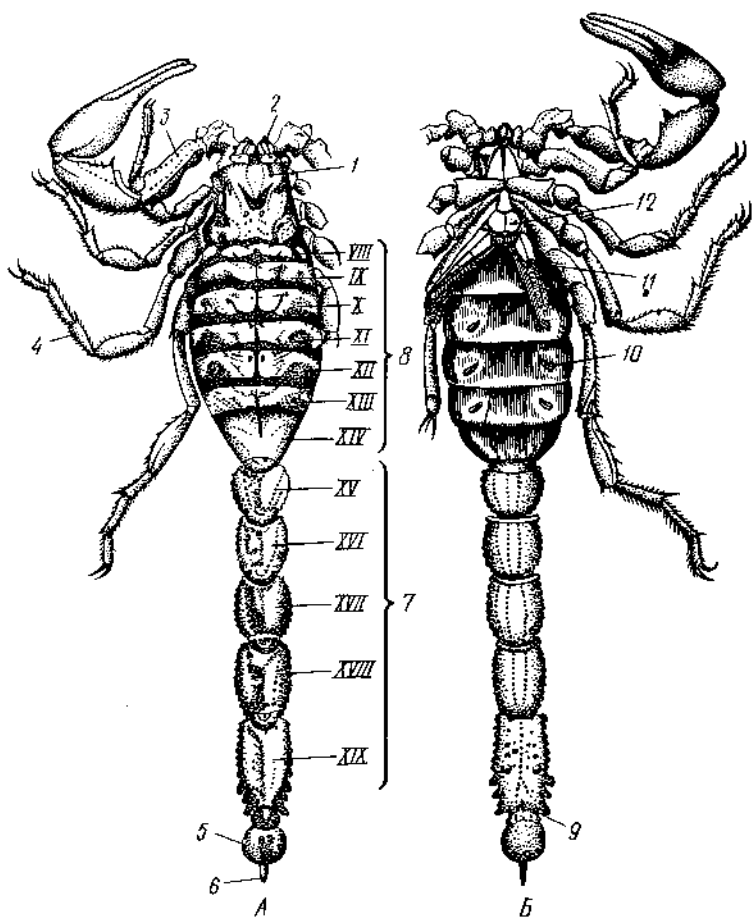


Рис. 389. Скорпион *Buthus eurus*. А — вид со спинной и Б — с брюшной сторон (по Бялыницкому-Бируле):

1 — головогрудь, 2 — хелицера, 3 — педипальпа, 4 — нога, 5 — тельсон, 6 — ядовитая игла, 7 — заднебрюшие, 8 — переднебрюшие, 9 — анальное отверстие, 10 — легочные щели, 11 — гребенчатые органы, 12 — половые крышечки; римскими цифрами (VIII—XIX) обозначены сегменты брюшка

педипальпы (см. рис. 389, 393). Хелицеры располагаются впереди рта, чаще всего у паукообразных они в виде коротких клешней (сольпуги, скорпионы, лжескорпионы, сенокосцы, некоторые клещи и др.). Они обычно состоят из трех члеников, концевой членик играет роль подвижного пальца клешни. Реже хелицеры заканчиваются подвижным когтевидным члеником (рис. 393) или имеют вид двучленистых придатков с заостренным и зубчатым краем, которым клещи прокалывают покровы животных (см. рис. 392, Б).

Конечности второй пары, педипальпы, состоят из нескольких члеников. При помощи жевательного выроста на основном членике педипальп

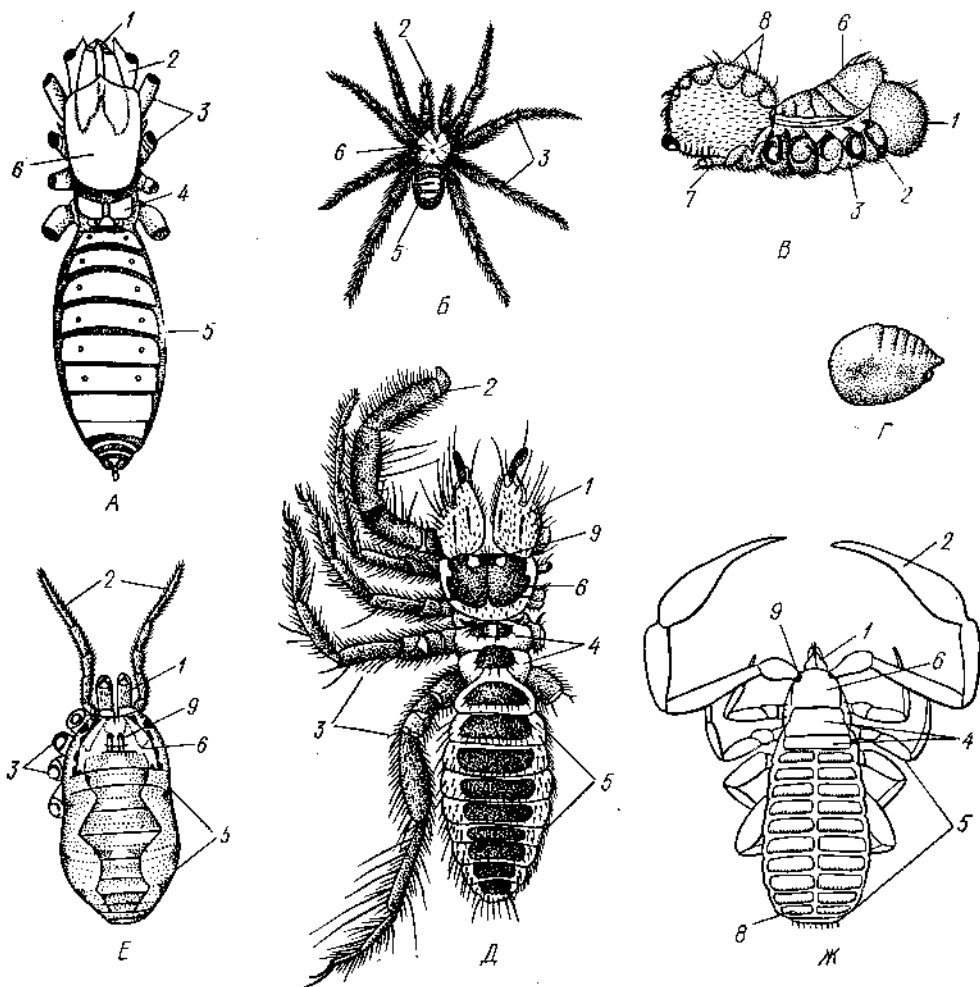


Рис. 390. Расчленение тела у паукообразных. А — жгутоногое *Trithyreus cambridgei* (отр. Pedipalpi), самка со спинной стороны (по Бернеру); Б — паук *Liphistius malayanus* (отр. Aranei), видна сегментация брюшка (по Абрагам); В — паук *Heptateta kimurai* (отр. Aranei), сбоку (по Кишида); Г — сегментированное брюшко молодого паука семейства Lycosidae (отр. Aranei) (по Кестнеру); Д — сольпуга *Galeodes araneoides* (отр. Solifugae), самец (по Лессеру); Е — сенокосец *Phalangium opilio* (отр. Opiliones), самец (по Лессеру); Ж — лжескорпион *Chelifer cancroides* (отр. Pseudoscorpiones) (по Байеру):

1 — хелицера, 2 — педипальпа, 3 — ходные ноги, 4 — задние сегменты груди, свободные или еще не утратившие своих границ, 5 — брюшко, 6 — головогрудь, 7 — паутинные бородавки, 8 — спящие щитки сегментов, 9 — глаза

размельчается и разминается пища, тогда как прочие членики составляют род щупальца. У представителей некоторых отрядов (скорпионы, лжескорпионы) педипальпы превращены в мощные длинные клешни (см. рис. 389, 390, Ж), у других — похожи на ходные ноги (см. рис. 390, Е, Д; рис. 393).

Остальные 4 пары головогрудных конечностей состоят из 6—7 члеников и играют роль ходных ног. Они заканчиваются коготками.

У взрослых паукообразных брюшко лишено типичных конечностей, хотя они, несомненно, произошли от предков, обладавших хорошо развитыми ножками на передних брюшных сегментах. У эмбрионов многих паукообразных (скорпионов, пауков) на брюшке закладываются зачатки ножек, которые лишь впоследствии подвергаются регрессу. Впрочем, и во взрослом состоянии брюшные ножки иногда сохраняются, но в модифицированном виде. Так, у скорпионов на первом сегменте брюшка есть пара половых крышечек, под которыми открывается половое отверстие, на втором — пара гребенчатых органов (см. рис. 389), которые слабыми многочисленными нервными окончаниями и играют роль осязательных придатков. И те и другие представляют видоизмененные конечности. Такова же природа и легочных мешков, расположенных на сегментах брюшка у скорпионов, некоторых пауков и лжескорпионов (с. 413). От конечностей берут свое начало и паутинные бородавки пауков. На нижней поверхности брюшка впереди порошницы у них находится 2—3 пары бугорков, усаженных волосками и несущих трубковидные протоки многочисленных паутинных желез (рис. 394). Гомология этих паутинных бородавок брюшным конечностям доказывается не только их эмбриональным развитием, но и строением их у некоторых тропических пауков, у которых бородавки особенно сильно развиты, состоят из нескольких члеников и даже по виду напоминают ножки.

Покровы хелицеровых состоят из кутикулы и подлежащих слоев: гиподермального эпителия (гиподермы) и базальной мембраны. Сама кутикула представляет сложное трехслойное образование. Снаружи располагается липопротеиновый слой, надежно предохраняющий организм от потери влаги при испарении. Это позволило хелицеровым стать настоящей сухопутной группой и заселить самые засушливые районы земного шара. Прочность кутикуле придают белки, задубленные фенолами и инкрустирующие хитин.

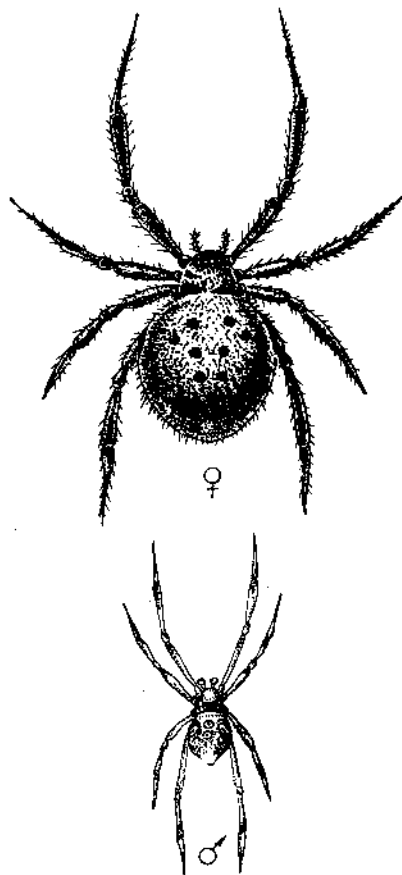
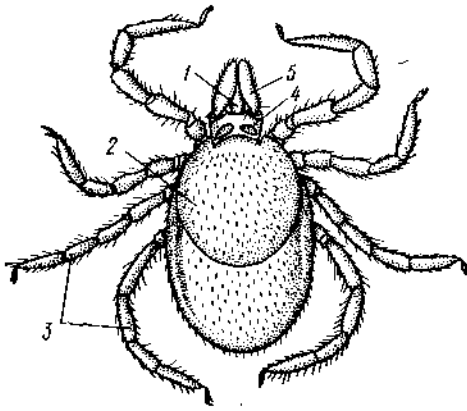
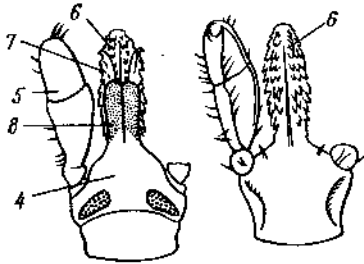


Рис. 391. Самец и самка каракурта *Latrodectus tredecimguttatus* (по Мариковскому)



А



Б

Б'

Рис. 392. Собачий клещ *Ixodes ricinus*. А — самка, вид со спинной стороны (по Померанцеву); Б — ротовые органы со спинной стороны; Б' — то же, с брюшной стороны (из Догеля):

1 — хоботок, 2 — туловище, 3 — ходные ноги, 4 — основание хоботка, 5 — педипальпа, 6 — гипостом, вырост основания хоботка, 7 — хелицеры, 8 — кроющие пластинки

Производными кожного эпителия являются некоторые железистые образования, в том числе ядовитые и паутинные железы. Первые свойственны паукам, жгу-

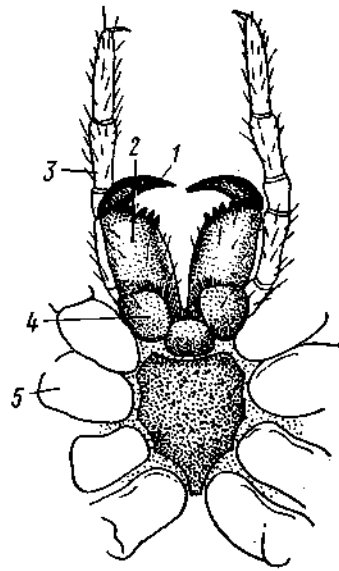


Рис. 393. Ротовые органы паука крестовника *Araneus diadematus* (по Иванову):

1 — конечный когтевидный членик хелицеры, 2 — основной членик хелицеры, 3 — педипальпа, 4 — жевательный вырост основного членика педипальпы, 5 — основной членик ходной ноги

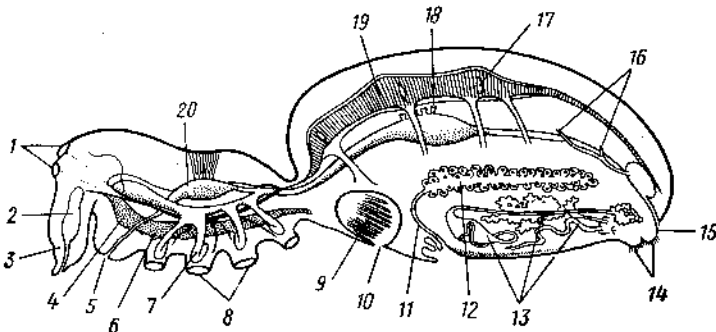


Рис. 394. Схема организации паука (отр. Aranei) (из Аверинцева):

1 — глаза, 2 — ядовитая железа, 3 — хелицера, 4 — мозг, 5 — рот, 6 — подглоточный нервный узел, 7 — железистый вырост кишечника, 8 — основания ходных ног, 9 — легкое, 10 — легочное отверстие — дыхальце, 11 — яйцевод, 12 — яичник, 13 — паутинные железы, 14 — паутинные бородавки, 15 — анус, 16 — мальпигиевы сосуды, 17 — остии, 18 — протоки печени, 19 — сердце, 20 — глотка, связавшая со стенкой тела мускулатурой

топогим и скорпионам; вторые — паукам, лжескорпионам и некоторым клещам.

Пищеварительная система у представителей разных отрядов хелицеровых сильно варьирует. Передняя кишка обыкновенно образует расширение — снабженную сильными мышцами глотку, которая служит в качестве насоса, втягивающего полужидкую пищу, так как паукообразные не принимают твердую пищу кусками. В переднюю кишку открывается пара небольших «слюнных желез». У пауков секрет этих желез и печени способен энергично расщеплять белки. Он вводится в тело убитой добычи и приводит содержимое ее в состояние жидкой кашицы, которая затем всасывается пауком. Здесь имеет место так называемое внекишечное пищеварение.

У большинства паукообразных средняя кишка образует длинные боковые выпячивания, увеличивающие вместимость и всасывающую поверхность кишечника. Так, у пауков (рис. 394) от головогрудной части средней кишки к основаниям конечностей идут 5 пар слепых железистых мешков; аналогичные выпячивания имеются у клещей, сенокосцев и других паукообразных. В брюшной отдел средней кишки открываются протоки парной пищеварительной железы — печени (рис. 395); она выделяет пищеварительные ферменты и служит для всасывания питательных веществ. В клетках печени происходит внутриклеточное пищеварение.

Огромное большинство *Arachnida* — хищники, но имеются паразитические формы, питающиеся кровью позвоночных, и много растительноядных форм, сосущих соки растений или поедающих растительные остатки.

Выделительная система паукообразных по сравнению с мечехвостами имеет совершенно иной характер. На границе между средней и задней кишкой в пищеварительный канал открывается пара большей частью ветвящихся мальпигиевых сосудов. В отличие от *Tgacheata* они энтодермального происхождения, т. е. образуются за счет средней кишки (см. рис. 394, 395). Как в клетках, так и в просвете мальпигиевых сосудов есть многочисленные зерна гуанина — главного продукта выделения паукообразных. Гуанин, как и мочевая кислота, экскретируемая насекомыми (с. 352), обладает малой растворимостью и удаляется из организма в виде кристаллов. Потери влаги при этом минимальные (с. 353), что важно для животных, перешедших к жизни на суше.

Кроме мальпигиевых сосудов паукообразные обладают еще и типичными коксальными железами — парными мешковидными образованиями мезодермальной природы, лежащими в двух (реже в одном) сегментах головогруды. Они хорошо развиты у зародышей и в молодом возрасте, но у взрослых животных более или менее атрофируются. Вполне сформированные коксальные железы (рис. 396) состоят из концевой эпителиальной мешочка, петлевидно извитого канала и более прямого выводного протока с мочевым пузырь-

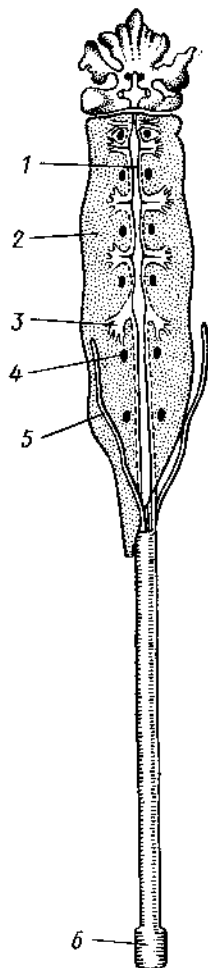


Рис. 395. Пищеварительная система скорпиона (по Павловскому):

1 — средняя кишка, 2 — печень, 3 — протоки печени, 4 — dorзо-вентральные мышцы, пронизывающие печень, 5 — мальпигиев сосуд, 6 — задняя кишка

ком и паружным отверстием. Концевой мешочек отвечает ресничной воронке целомадукта, отверстие которой замкнуто остатком целомического энителля. Коксальные железы открываются у основания 3-й или 5-й пары конечностей.

Нервная система *Arachnida* разнообразна. Будучи связанной в происхождении с брюшной нервной цепочкой кольчатых червей, у паукообразных она обнаруживает четко выраженную тенденцию к концентрации.

Головной мозг имеет сложное строение. В его состав входят два отдела: передний, иннервирующий глаза, — протоцеребрум и задний — тритоцеребрум, посылающий нервы к первой паре конеч-

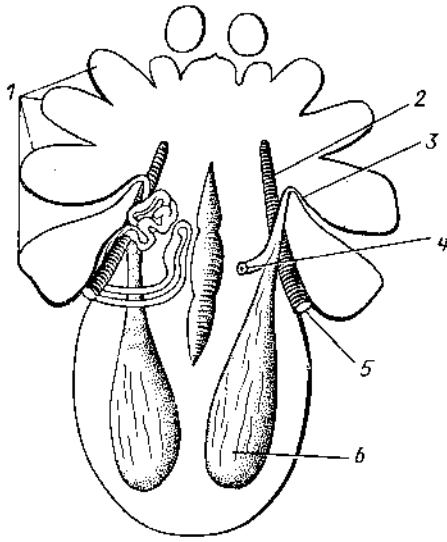


Рис. 396. Коксальные железы сенокоса *Garella variegata* (из Ланга):

1 — основания ходных ног, 2 — трахейный ствол, 3 — выделительное отверстие, 4 — перерезанный выводной канал железы (на левой стороне он сохранился полностью), 5 — стигма, 6 — резервуар железы (мочевой пузырь)

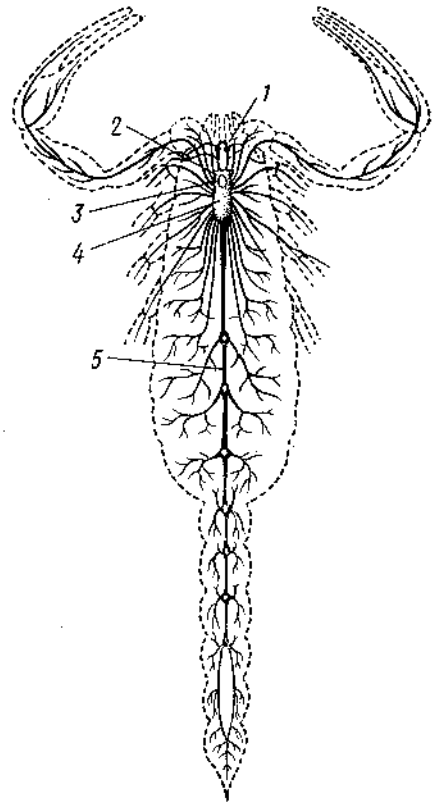


Рис. 397. Нервная система скорпиона *Androctonus* (из Ганштрома):

1 — глаза, 2 — мозг, 3 — окологлоточные коннективы, 4 — подглоточная ганглиозная масса, 5 — брюшная нервная цепочка

ностей — хелицерам. Характерный для других членистоногих (ракообразные, пасскомые) промежуточный отдел мозга — дейтоцеребрум у паукообразных отсутствует. Связано это с исчезновением у них, как и у остальных хелицеровых, придатков акрона — антеннул, или усиков, которые иннервируются имепио от дейтоцеребрума.

Метамерность брюшной нервной цепочки всего яснее сохраняется у скорпионов (рис. 397). У них имеется помимо головного мозга и окологлоточных коннективов большая ганглиозная масса в головогрудь па брюшной стороне, дающая нервы к 2—6-й парам конечностей и 7 ганглиев на протяжении брюшного отдела первой цепочки. У сольпуг кроме сложного головогрудного ганглия на первой цепочке сохраняется еще один узел, а у пауков уже вся цепочка слилась в головогрудный ганглий.

Только леточные мешки имеются у скorpionов, жгутоногих и у пры-
мивных пауков. У скorpionов на брюшной поверхности 3—6-го сег-
ментов переднбрюшия расположены 4 пары узких щелей — дышалац,
которые ведут в леточные мешки (см. рис. 389). В полость мешка вла-

мешки, у других — трахеи, у третьих — и те и другие одновременно.
Органы дыхания *Arachnida* разнообразны. У одних — это леточные
прозрачные асфальтовыем лаком, то они перестают различать самок и
характерный для периода спаривания «любовный танец».
Зрение ирраст особенно важную роль: если самцам замазать глаза не-
которые пауки — за 20—30 см. У пауков-скакунов (см. Salticidae)
Скорпионы узнают себе подобных лишь на расстоянии в 2—3 см, а
не глаза передней пары крупных остальных.

представлены простыми глазами, которые имеются у большинства пау-
кообразных. Они расположены на дорзальной поверхности головогруди
и обычно их бывает несколько: 12, 8, 6, реже 2. У скorpionов, например,
имеется пара средних более крупных глаз и 2—5 пар боковых. У пау-
ков чаще всего 8 глаз, расположенных обычно в две дуги, причем сред-

Рис. 399. Трахейная система сольпуги (из Ланга)

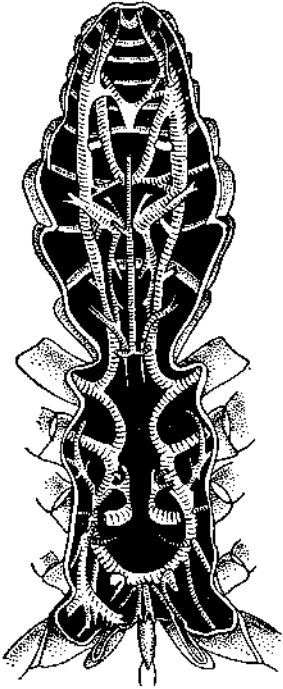
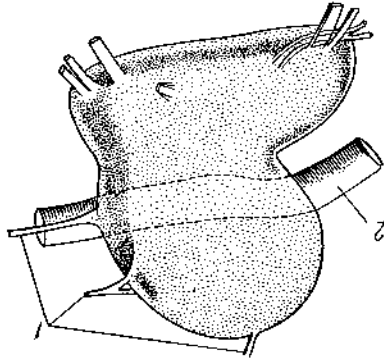


Рис. 398. Центральная нервная система сенокосцев (группа Opiliones) (по Гольмдрену): 1 — нервы, 2 — пищевод, пронизывающий нервную массу



Наконеч, у сенокосцев и клещей нет даже явственного разграничения
между головным мозгом и головогрудным ганглием (рис. 398), так что
нервная система образует вокруг пищевода сплошное ганглиозное
кольцо.
Органы чувств *Arachnida* разнообразны. Очень важные для пауко-
образных механические, осязательные раздражения воспринимаются
различно устроенными чувствительными во-
локами, которые особенно многочисленны на
педипальпах. Специальные волоски — трихо-
ботрии, расположенные на педипальпах, ногах
и поверхности туловища, регистрируют коле-
бания воздуха. Так называемые лировидные
органы, представляющие собой небольшие ще-
ли в кутикуле, к непонятному для которых
подходят чувствительные отростки нервных
клеток, являются органами химического чув-
ства и служат для обоняния. Органы зрения

ются многочисленные параллельные друг другу листовидные складки, между которыми остаются узкие щелевидные пространства, в последние проникает через дыхательную щель воздух, а в легочных листочках циркулирует гемолимфа. У жгутоногих и низших пауков имеются лишь две пары легочных мешков.

У большинства других паукообразных (сольпуги, сенокосцы, лжескорпионы, часть клещей) органы дыхания представлены трахеями (рис. 399, 400). На 1—2-м сегментах брюшка (у сольпуг на 1-м членике груди) имеются парные дыхательные отверстия, или стигмы. От каждой стигмы внутрь тела отходит пучок длинных, тонких, слепо замкнутых на концах воздухоносных трубочек эктодермального происхождения (образуются как глубокие впячивания наружного эпителия). У лжескорпионов и клещей эти трубочки, или трахеи, устроены просто и не ветвятся, у сенокосцев они образуют побочные веточки.

Наконец, в отряде пауков оба рода дыхательных органов встречаются совместно. У низших пауков, как уже отмечалось, имеются только легкие; в числе 2 пар они расположены на нижней стороне брюшка. У остальных пауков сохраняется лишь одна передняя пара легких, а позади последних имеется пара трахейных пучков (рис. 400, В), открывающихся наружу двумя стигмами. Наконец, у одного семейства пауков (Саропиды) легких нет вовсе, а единственные органы дыхания — 2 пары трахей (рис. 400, Б).

Легкие и трахеи паукообразных возникли независимо друг от друга. Легочные мешки, несомненно, более древние органы. Считается, что раз-

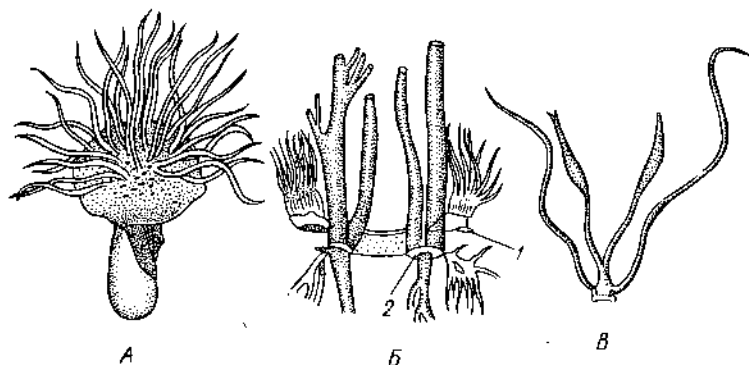


Рис. 400. Трахеи паукообразных (из Догеля). А — трахеи второй пары *Chelifer cancrivorus* (отр. Pseudoscorpiones); Б — трахеи паука *Nops coccineus* — две пары трахейных пучков с соответствующими стигмами (1 и 2); В — трахеи паука *Araneus diadematus*



Рис. 401. Схема происхождения легочных мешков у паукообразных. А — стадия «мечехвоста»; Б — стадия «скорпиона»:

1 — дыхательная щель легкого. Стрелки показывают токи крови и воздуха

витие легких в процессе эволюции было связано с видоизменением брюшных жаберных конечностей, которыми обладали водные предки паукообразных и которые были похожи на жаберносные брюшные ножки мечехвостов. Каждая такая конечность впятилась внутрь тела. При этом образовалась полость для легочных листочков (рис. 401). Боковые края ножки приросли к телу почти на всем протяжении, кроме того участка, где сохранилась дыхательная щель. Брюшная стенка легочно-

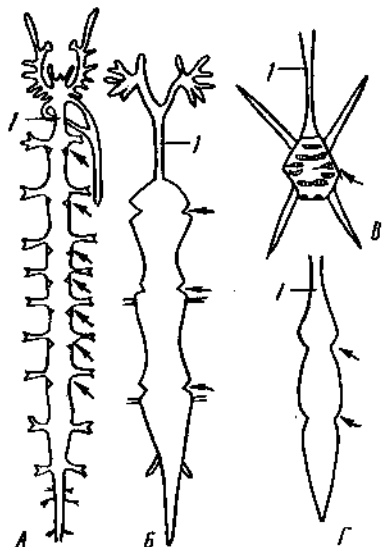


Рис. 402. Строение сердца у паукообразных (из Ланга). А — скорпион; Б — паук; В — клещ; Г — сенокосец;

1 — аорта. Стрелками показаны остии

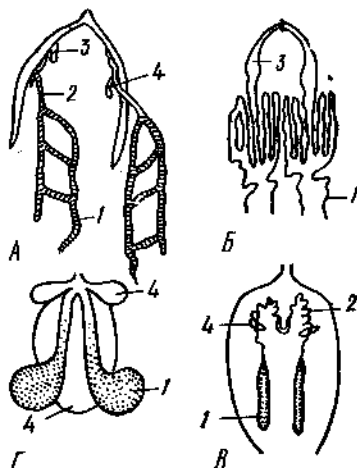


Рис. 403. Мужской половой аппарат паукообразных (из Ланга). А — скорпион; Б — сольпуга; В — паук; Г — клещ;

1 — семенники, 2 — семяпровод, 3 — семенной пузырь, 4 — дополнительные железы

го мешка соответствует, следовательно, самой бывшей конечности, передний участок этой стенки — основанию ноги, а легочные листочки произошли от жаберных пластинок, находящихся на задней стороне брюшных ножек предков. Такое толкование подтверждается развитием легочных мешков. Первые складчатые зачатки легочных пластинок возникают на задней стенке соответствующих зачаточных ножек прежде, чем конечность углубится и превратится в нижнюю стенку легкого.

Трахен возникли независимо от них и позже их как органы, более приспособленные к воздушному дыханию.

У некоторых мелких паукообразных, в том числе у части клещей, органы дыхания отсутствуют, и дыхание совершается через тонкие покровы.

Кровеносная система. У форм с ясно выраженной метамерией (скорпионы) сердце представляет длинную трубку, залегающую в переднебрюшii над кишечником и снабженную по бокам 7 парами щелевидных остий (рис. 402, А). У других паукообразных строение сердца более или менее упрощается: так, у пауков оно несколько укорочено и несет всего 3—4 пары остий (рис. 402, Б), а у сенокосцев число последних сводится до 2—1 пары (рис. 402, Г). Наконец, у клещей сердце в лучшем случае превращается в короткий мешочек с одной парой остий (рис. 402, В). У большинства клещей в связи с их малыми размерами сердце совершенно исчезает.

От переднего и заднего концов сердца (скорпионы) или только от переднего (пауки) отходит по сосуду — передняя и задняя аорты (рис. 402, А, Б). Кроме того, у ряда форм от каждой камеры сердца отходит по паре боковых артерий. Концевые веточки артерий изливают гемолимфу в систему лакун, т. е. в промежутки между внутренними органами, откуда она поступает в перикардиальный участок полости тела,

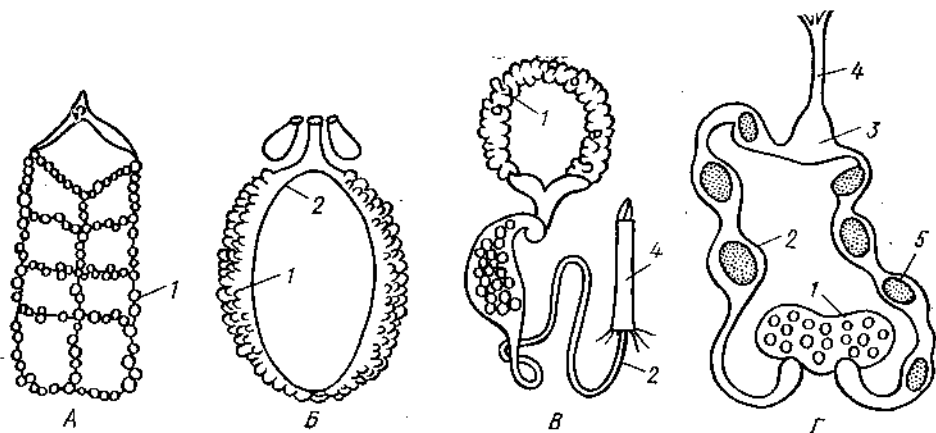


Рис. 404. Женский половой аппарат паукообразных (из Ланга). А — скорпион; Б — паук; В — сенокосец; Г — клещ;

1 — яичник, 2 — яйцевод, 3 — влагалище, 4 — яйцеклад, 5 — яйца в яйцеводе

а затем через остии — в сердце. Гемолимфа паукообразных содержит дыхательный пигмент — гемоцианин.

Половая система. Паукообразные раздельнополы. Половые железы (рис. 403, 404) лежат в брюшке и в наиболее примитивных случаях парны. Очень часто, однако, происходит частичное слияние правой и левой гонад. Иногда у одного пола гонады еще парны, тогда как у другого слияние уже произошло. Так, у самцов скорпионов имеются два семенника (каждый из двух трубок, связанных перемычками), а у самок — один цельный яичник, состоящий из трех продольных трубок, соединенных поперечными спайками. У пауков в одних случаях гонады сохраняют обособленность у обоих полов, в других же у самок задние концы яичников срастаются, и получается цельная гонада. От гонад отходят всегда парные половые протоки, которые у переднего конца брюшка сливаются вместе и открываются наружу половым отверстием, последнее у всех паукообразных лежит на первом сегменте брюшка. У самцов имеются различные дополнительные железы, у самок нередко развиваются семяприемники.

Развитие. Вместо наружного оплодотворения, которое было свойственно далеким водным предкам паукообразных, у них развилось внутреннее оплодотворение, сопровождаемое в примитивных случаях сперматофорным осеменением или у более развитых форм копуляцией. Сперматофор представляет собой мешочек, выделяемый самцом, в котором находится порция семенной жидкости, защищенной таким образом от высыхания во время пребывания на воздухе. Самец у лжескорпионов и у многих клещей оставляет сперматофор на почве, а самка захватывает его наружными половыми органами. Обе особи при этом совершают «брачный танец», состоящий из характерных поз и движе-

ний. Самцы многих паукообразных переносят сперматофор в половое отверстие самки с помощью хелицер. Наконец, у некоторых форм имеются копулятивные органы, а сперматофоры отсутствуют. В ряде случаев для копуляции служат части тела, не связанные непосредственно с половой системой, например видоизмененные концевые членики педипальп у самцов пауков (рис. 405).

Большинство паукообразных откладывает яйца. Однако у многих скорпионов, лжескорпионов и у некоторых клещей наблюдается живорождение. Яйца большей частью крупные, богатые желтком.

У паукообразных встречаются различные типы дробления, однако в большинстве случаев имеет место поверхностное дробление. Позднее за счет дифференциации бластодермы образуется зародышевая полоска. Поверхностный слой ее образован эктодермой, более глубокие слои представляют мезодерму, а самый глубокий слой, прилегающий к желтку, — энтодерма. Остальная часть зародыша одета лишь эктодермой. Формирование тела зародыша происходит главным образом за счет зародышевой полоски.

В дальнейшем развитии следует отметить, что у зародышей сегментация бывает выражена лучше, а тело состоит из большего числа сегментов, чем у взрослых животных. Так, у зародышей пауков брюшко состоит из 12 сегментов, сходно со взрослыми ракоскорпионами и скорпионами, причем на 4—5 передних имеются зачатки ножек (рис. 406,Б). При дальнейшем развитии все брюшные сегменты сливаются, образуя цельное брюшко. У скорпионов конечности закладываются на 6 сегментах среднебрюшия (рис. 406,А). Передняя пара их дает половые крышечки, вторая — гребенчатые органы, а развитие прочих пар связано с образованием легких. Все это указывает на то, что класс Arachnida про-

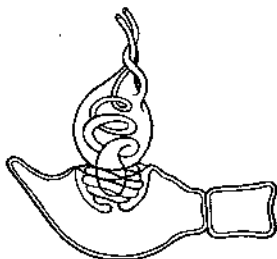
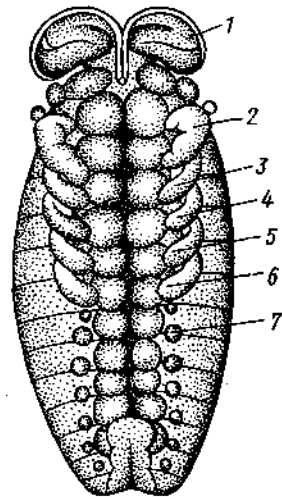
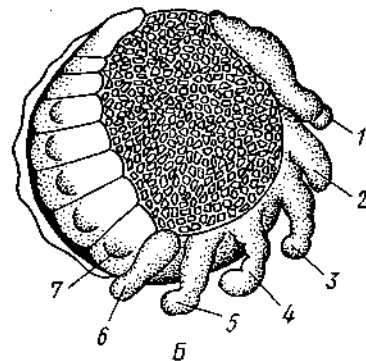


Рис. 405. Концевые членики — педипальпы самца паука с копулятивным придатком, заключающим семя (из Догеля)



А



Б

Рис. 406. Зародыши паукообразных (из П. Иванова). А — зародыш скорпиона *Euscorpium*; Б — зародыш паука, вид сбоку;

1 — хелицеры, 2 — педипальпы, 3—6 — зачатки ходных ног, 7 — зачатки брюшных конечностей

изошел от предков с богатой сегментацией и с конечностями, развитыми не только на головогрудь, но и на брюшке (переднебрюшны). Почти у всех паукообразных развитие прямое, но у клещей имеется метаморфоз.

Классификация и экология. Arachnida делятся на ряд отрядов, из которых будут отмечены лишь главные.

Отряд 1. Скорпионы (Scorpiones). Средних размеров или крупные (иногда свыше 15 см длиной) паукообразные (см. рис. 389), обитающие в областях с теплым климатом. Скорпионы легко узнаются по характерным клешневидным педипальпам, длинному сегментированному брюшку с гибким тонким заднебрюшiem, заканчивающимся тельсоном.

Ядовитый аппарат скорпионов служит для умерщвления добычи и для защиты от врагов. Пара ядовитых желез находится внутри вздутого тельсона, который несет изогнутое острие. На его вершине открываются протоки ядовитых желез. Скорпион схватывает добычу педипальпами, перегибает брюшко через спину вперед и вонзает иглу в тело жертвы. Мелкие скорпионы человеку не опасны, но в литературе описан ряд смертельных случаев, особенно среди детей, от укула крупных тропических скорпионов. Днем скорпионы прячутся под корнями и в других укромных местах, ночью выходят на охоту за насекомыми. Большинство скорпионов живородящи, причем самка некоторое время носит на себе детенышей.

Известно около 600 видов скорпионов. В пределах СССР обитает 15 видов, большинство в Средней Азии, где обычен пестрый скорпион — *Buthus eupeus* (см. рис. 389) до 6,5 см в длину.

Отряд 2. Жгутоногие (Pedipalpi). Представители этого отряда (рис. 407, А) несколько напоминают скорпионов, но лишены деления 10-членикового брюшка на передне- и заднебрюшны. У некоторых форм на заднем конце тела имеется длинная членистая нить. Жгутоногие отличаются преобразованием первой пары ходных ног в вытянутые жгутовидные осязательные придатки. Педипальпы превращены в клешни, или хватательные конечности. Седьмой сегмент тела образует стебельск, соединяющий головогрудь и брюшко. Головогрудь может быть цельной или же у некоторых форм разделя-

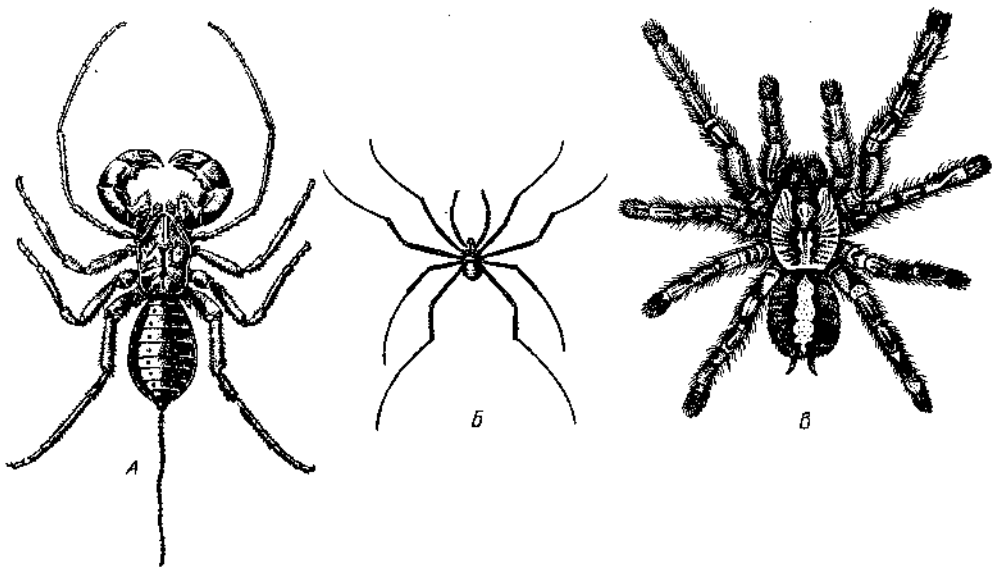


Рис. 407. Представители паукообразных. А — жгутоногое *Telyphonus caudatus* (отр. Pedipalpi) (из Матвеева); Б — сенюкозек *Phalangium opilio* (отр. Opiliones) (из Брема); Б' — паук птицеяд *Poecilotheria regalis* (отр. Aranci) (по Милло)

ется на пропельтидий и два грудных сегмента. Дышат легкими, которых одна или две пары.

Ночные хищники. Многие скрываются днем в норках. Самки проявляют заботу о потомстве, охраняя яйца до вылупления молоди.

Известно свыше 180 видов, преимущественно в тропических странах.

Отряд 3. Сольпуги, или бихорки (Solifugae). Крупные богато расчлененные паукообразные с пропельтидием, двумя грудными сегментами и 10-члениковым брюшком. Вперед выдаются мощные клешневидные хелицеры. Педипальпы похожи на ноги и участвуют в ходьбе. Дышат трахеями, открывающимися стигмами по бокам головогруди и на брюшке.

Известно до 600 видов сольпуг, приуроченных преимущественно к странам с жарким и сухим климатом. В пределах СССР встречается около 50 видов, главным образом в Средней Азии. Преимущественно почные хищники. Укус сольпуг не ядовит, развивающееся воспаление бывает вызвано загрязнением ранки, наносимой хелицерами, в опухении которых застревают загнившие остатки пищи. Фаланга — *Galeodes araneoides* (см. рис. 390, Д), обитающая в Крыму и на Кавказе, имеет до 5 см в длину.

Отряд 4. Лжескорпионы (Pseudoscorpiones). Мелкие паукообразные, несколько похожие на скорпионов, но обладающие широким 11-члениковым брюшком (см. рис. 390, Ж). Педипальпы в виде больших клешней. Дышат двумя парами трахей, стигмы расположены по бокам 2-го и 3-го сегментов брюшка. На конце подвижного членика клешневидных хелицер открываются протоки паутинных желез; выделяемая ими паутина служит для постройки гнезд.

Биология размножения и эмбриональное развитие лжескорпионов отличаются рядом интересных особенностей. Перенос семенной жидкости в половые пути самки совершается с помощью сперматофора. Самец и самка располагаются напротив друг друга, самец производит характерные движения телом и педипальпами, затем, прикасаясь брюшком к субстрату, самец выделяет капельку вязкого секрета, вытягивает его в затвердевающий стебелек, на конце которого оказывается мешочек сперматофора, наполненный спермой и снабженный полыми рожками с отверстиями на концах. Далее самка располагается над сперматофором и вводит его рожки в отверстия семяприемников.

Оплодотворенные яйца очень мелкие и бедны желтком; они развиваются внутри особой выводковой камеры на брюшной стороне самки. Эмбрионы прикреплены к стенке камеры и питаются желтком, поступающим в камеру из яичника. Для сосания у них развивается мощный провизорный сосательный орган. Из выводковой камеры выходят первые личинки, которые остаются прикрепленными к камере снаружи и продолжают питаться через нее. После первой линьки образуются вторые личинки, похожие на взрослое животное. Они покидают мать и начинают самостоятельно питаться. Известно 1300 видов лжескорпионов. Размеры их колеблются от 1 до 7 мм, максимум до 12 мм. Обычно они встречаются в почве, под камнями и корой пней, в лесной почвенной трухе, нередко в жилищах человека, в старых книгах, в гербариях и т. д. Охотятся на мелких насекомых. Книжный лжескорпион — *Chelifer cancellarius* (см. рис. 390, Ж) нередок в домах.

Отряд 5. Сенокосцы (Opiliones). Эти паукообразные несколько напоминают пауков, но легко отличаются по расчленению тела (см. рис. 390, Е). Брюшко состоит из 9—10 хорошо выраженных сегментов и соединяется с головогрудью широким основанием. Хелицеры клешневидны. Тело покоится на очень длинных и тонких ногах. Дышат трахеями.

Насчитывается 3200 видов. Обыкновенный сенокосец — *Phalangium opilio* (рис. 407, Б) широко распространен и нередко поселяется на деревьях, заборах и стенах домов даже в больших городах. Встречаются на всей территории СССР.

Отряд 6. Пауки (Aranei). Чрезвычайно обильный видами (более 20 000) отряд.

Пауки отличаются цельным (у громадного большинства) брюшком, соединенным с головогрудью узким стебельком, образованным 7-м сегментом (см. рис. 391; 407, В). Хелицеры заканчиваются подвижным когтевидным члеником. Педипальпы щупальцевидны, у самцов они играют роль совокупительных органов. Имеется 1 или 2 пары легких, а у большинства пауков также пара пучков трахей. Конечности двух сегментов брюшка превращены в паутинные бородавки.

Существенным эволюционным приобретением пауков было развитие у них паутинных желез; выделяемая ими паутина играет очень важную роль в жизни этих животных. Многочисленные (до 1000) паутинные железы лежат в полости брюшка на его вентральной стороне. Протоки их открываются на паутинных бородавках или на небольшой пластинке, лежащей у некоторых пауков впереди бородавок. Железы выделяют клейкое тянущееся вещество, затвердевающее на воздухе. С совокупность сотен выделяемых тончайших ниточек паутины склеивается в одну общую шелковистую паутинную нить. У пауков существует несколько различных сортов паутины (сухая, влажная, клейкая, гофрированная и т. д.), служащих для различных целей — изготовления ловчей сети, жилого домика, яйцевого кокона и т. д.

Образ жизни пауков разнообразен. Они делятся на бродячих, которые ловят добычу на земле или на растениях, подстерегая и бросаясь на нее, и на сидячих, или тенетных, растягивающих паутинные сети, в которые добыча запутывается сама. Ловчая сеть или расстилается на почве при входе в норку паука, или растягивается на деревьях и кустах между ветвями. Попавшее в сеть насекомое паук оплетает паутиной, после чего начинает высасывать. Пауки, делающие норку, выстилают паутиной ее стенки, при помощи паутины устраивается откидная крышечка с шарниром, закрывающая вход в норку. Некоторые древесные пауки строят из паутины жилые трубки или гнезда, а иногда пользуются паутиновыми нитями лишь для скрепления свернутых в трубку листьев, образующих стенку убежища.

Водяной паук — *Argyroneta aquatica* строит под водой паутинный колокол, прикрепляет его к подводным частям растений и наполняет воздухом. Тело ныряющего паука одевается слоем воздуха, который удерживается его короткими несмачивающимися водой волосками.

Паутина применяется пауками и для плетения кокона вокруг отложенных яиц. Самка охраняет кокон или таскает его с собой. Наконец, паутина служит иногда и для воздушных странствий. В теплые осенние дни с легким, но постоянным ветерком молодь пауков порой в большом количестве забирается на верхушки трав или на концы веток и выпускает длинную нить, подхватываемую ветром. Когда нить достигнет достаточной длины для того, чтобы вынести тяжесть паучка, последний складывает ноги, отрывается от опоры и уносится на паутине воздушными течениями.

У пауков имеется половой диморфизм, выражающийся не только в строении педипальп. Самцы обычно меньше самок. Мелкие и слабые самцы нередко поедаются самкой после спаривания, если не успевают спастись бегством. По-видимому, самки многих пауков во время копуляции впадают в род каталептического состояния, облегчающего самцу выполнение половой функции. Сам процесс копуляции пауков своеобразен. У самцов, как уже отмечалось, последний членик педипальп снабжен имеющим сложное строение придатком. Последний и представляет собой совокупительный орган. Он содержит полость, сообщающуюся с внешней средой. Перед копуляцией самец набирает внутрь придатка семенную жидкость, выпущенную из полового отверстия, а затем переносит сперму в семяприемник самки. Наполнение придатка семенем происходит следующим образом. Самец сплетает между несколькими былинками паутинный гамачок, на который и выпускает капельку семени. Семенная жидкость просачивается на нижнюю поверхность гамачка сквозь его пряжу. В это время паук подставляет под стекающую капельку кончики педипальп, придаток которых наполняется семенем.

Пауки в значительных количествах уничтожают насекомых-вредителей, что и определяет их полезное значение. Число вредных форм невелико. К таким, например, относятся широко распространенные в Средней Азии и в южных и центральных районах европейской части СССР тарантул (*Lycosa singoriensis*) и каракурт (*Latrodectus tredecimguttatus*; см. рис. 391). Укус тарантула может быть болезненным, но не опасен. Напротив, укус каракурта очень опасен для человека и домашних животных (верблюдов, лошадей и т. п.). В СССР обитает около 1500 видов пауков.

Отряд 7. Клещи (Acari): Мелкие, иногда микроскопически малые паукообразные с различным образом жизни. Некоторые клещи — вторичноводные животные, многие — паразиты растений и животных. Описано около 10 000 видов, среди которых много важных в практическом отношении.

Клещи обладают разнообразным расчленением тела. В этой группе прослеживается весь переход от форм, имеющих большое число свободных сегментов и тем сходных с сольпугами, к формам, расчленение которых приближается к таковому лжескорпионов, сенокосцев и пауков (с. 406). Нередко тело клещей вообще не расчленено. Сегменты хелицер и педиальпы обычно объединены в более или менее подвижную головку или хоботок. Хелицеры клещневидные или входят в состав сосущего ротового аппарата (см. рис. 392, Б, В). Часть клещей лишена органов дыхания, но большинство дышит трахеями, которые, по-видимому, развились в разных группах клещей независимо.

В большинстве случаев осеменение самки осуществляется с помощью сперматофора. Самцы некоторых форм имеют настоящий копулятивный аппарат, который служит для введения в половые протоки самки настоящей спермы.

Из яйца выходит личинка с 3 парами ног (рис. 408). Она превращается в неполовозрелую нимфу, которая, как и взрослый клещ, имеет 4 пары ног (см. рис. 410, А). Обычно имеется несколько нимфальных стадий.

Разнообразие сегментации и других признаков дало повод некоторым зоологам разбивать клещей на 3 самостоятельных отряда. Эта точка зрения, однако, не может быть принята. Слияние сегментов в крупные отделы тела есть проявление возрастающей интеграции организма, совершающейся независимо, по сходным путям в разных группах паукообразных (и членистоногих вообще). Поэтому не только среди клещей, но и среди других отрядов (пауков, жгутоногих и т. п.) имеются формы как с примитивным богатым расчленением, так и менее расчлененные.

Клещи приспособились к различным местам обитания. Так, представители семейства

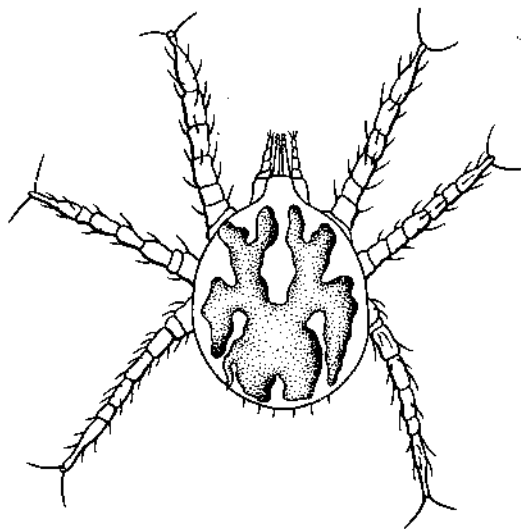


Рис. 408. Личинка клеща *Ornithodoros tolozani* (по Павловскому)

Oribatidae (*Galumna*; рис. 409, А) и очень разнообразные клещи из группы Trombidiformes живут в почве, в лесной подстилке, во мху. Другие клещи, например из группы Gamasoidea, отчасти тоже ведут свободный образ жизни, питаются мелкими животными, отчасти перешли к паразитизму (например, трупный клещ — *Poecilochirus*; рис. 410). Паразитами являются и многие другие формы, которые держатся на поверхности тела хозяина и питаются его соками (кровью) или его покровами. Так, например, известно несколько сотен видов клещей, живущих только на перьях птиц и питающихся исключительно пером (*Analgopsis*; рис. 409, Б, и др.).

Водяные клещи (Hydrachnellae) — обычные обитатели пресноводных водоемов. Водяные клещи — хищники, питающиеся мелкими рачками и

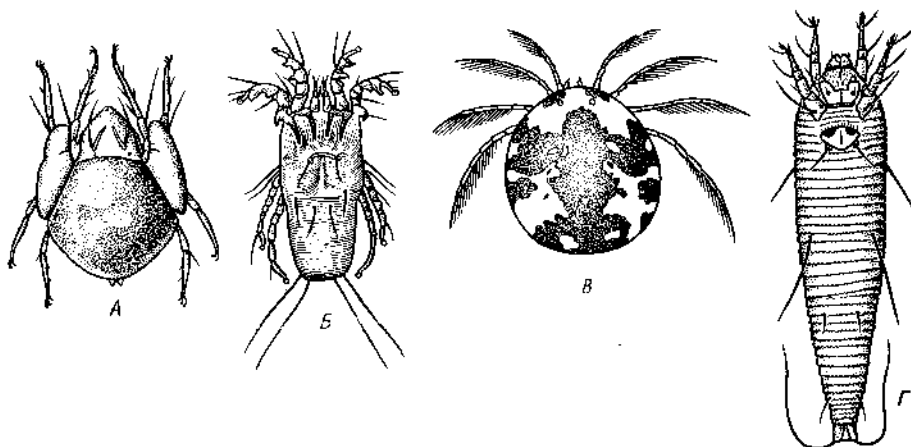


Рис. 409. Различные клещи (из Ланга). А — панцирный клещ *Galumna mucronata*; Б — перьевой клещ с воробья — *Analgopsis passerinus*, самка; В — водяной клещ *Hydrarachna geographica*; Г — четырехногий клещ *Eriophyes*

личинками насекомых. Яйца откладываются самкой на подводные растения. Выходящие личинки паразитируют на водных насекомых. Обычными представителями этой группы клещей в заросших прудах и озерах являются виды родов *Hydrarachna* (рис. 409, В, и др.).

Клещи имеют серьезное практическое значение как паразиты человека, домашних животных и культурных растений, как переносчики возбудителей многих заболеваний или как вредители пищевых запасов.

Из клещей — паразитов человека заслуживает упоминания чесоточный зудень (*Sarcoptes scabiei*; рис. 411, А), живущий в коже человека и различных млекопитающих. Это очень мелкие клещи — от 0,15 до 0,3 мм, сверлящие длинные ходы в роговом слое кожи. Зудень вызывает заболевание — чесотку. Другой паразитический клещ — железница угревая (*Demodex folliculorum*; рис. 411, Б) обитает у человека в сальных железах кожи и в волосяных сумках, вызывая появление гнойных прыщей — угрей.

Однако гораздо большее значение имеют ведущие эктопаразитический образ жизни иксодовые (сем. Ixodidae) и аргасовые (сем. Argasidae) клещи, которые переносят возбудителей таких тяжелых заболеваний человека и домашних животных, как клещевые сыпные и возвратные тифы, клещевой энцефалит, туляремия, пироплазмоз крупного рогатого скота (с. 66) и др.

Широко распространены таежный клещ (*Ixodes persulcatus*; рис. 412, А), особенно многочисленный в тайге Дальнего Востока, и собачий клещ (*Ixodes ricinus*; см. рис. 392, А), встречающийся по всей Европе. Взрослые клещи обычно заползают на траву и кустарники, откуда и нападают на людей и крупных млекопитающих. Напитавшиеся

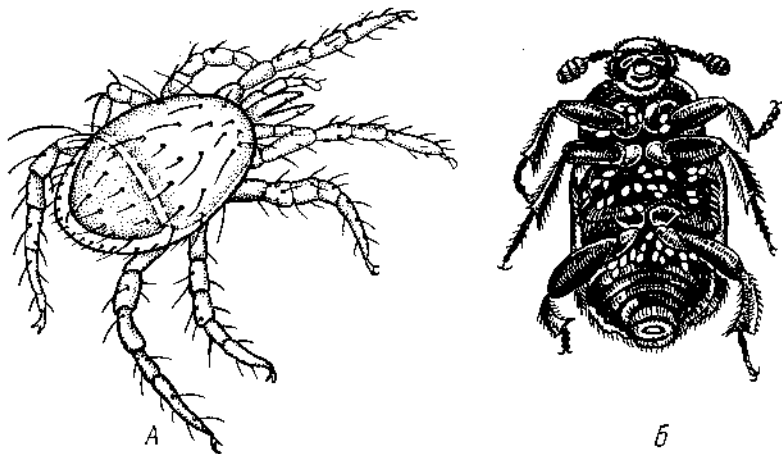


Рис. 410. Трупный клещ *Poecilochirus necrophori* (из Ланга). А — нимфа; Б — клещи на жуке-могильщике *Necrophorus*

кровью самки отваливаются от хозяина и откладывают в подстилке яйца. Из них выходят личинки, которые сосут кровь ящериц, птиц, мелких млекопитающих (грызуны, насекомоядные и т. п.). Сытые личинки уходят в почву, где и происходит линька. Нимфы нападают уже на более крупных животных — зайцев, белок, бурундуков и т. п. По завершении метаморфоза для взрослых клещей основными хозяевами являются человек, крупный рогатый скот, лоси, олени, крупные хищники. Таким образом, клещи рода *Ixodes*, как и многие другие представители этого семейства, в течение жизни сменяют соответственно стадиям развития трех хозяев. В то же время у некоторых видов личинки и нимфы живут на одном хозяине, и только взрослые особи нападают на другого. И наконец, ряд форм всю жизнь проводит на одном животном-хозяине.

Ixodes persulcatus — переносчик возбудителя клещевого весенне-летнего энцефалита; *Ixodes ricinus*, как и многие другие клещи, распространяет пироплазмы. Представители рода *Dermacentor* (рис. 412, Б), относящегося к этому же семейству, переносят туляремию, клещевой сыпной тиф, энцефалит.

Велико значение клещей семейства Argasidae. Так, клещи рода *Ornithodoros*, из которых наиболее важен *O. papillipes* (рис. 412, В), распространяют клещевой возвратный тиф (республики Средней Азии, Индия).

Возбудителей различных заболеваний (вирусы, бактерии, спирохеты, простейшие) клещи получают, питаясь на диких животных, а возможность перехода клещей с одного хозяина на другого обеспечивает циркуляцию этих болезнетворных организмов в природе. Таким образом, в естественных условиях сколь угодно долго может существовать очаг опасного заболевания, от которого, однако, дикие животные страдают мало. Длительная совместная эволюция позволила животным-хозяевам выработать стойкие защитные механизмы, нейтрализующие вредные последствия пребывания в их организме паразитов. Острая патогенность

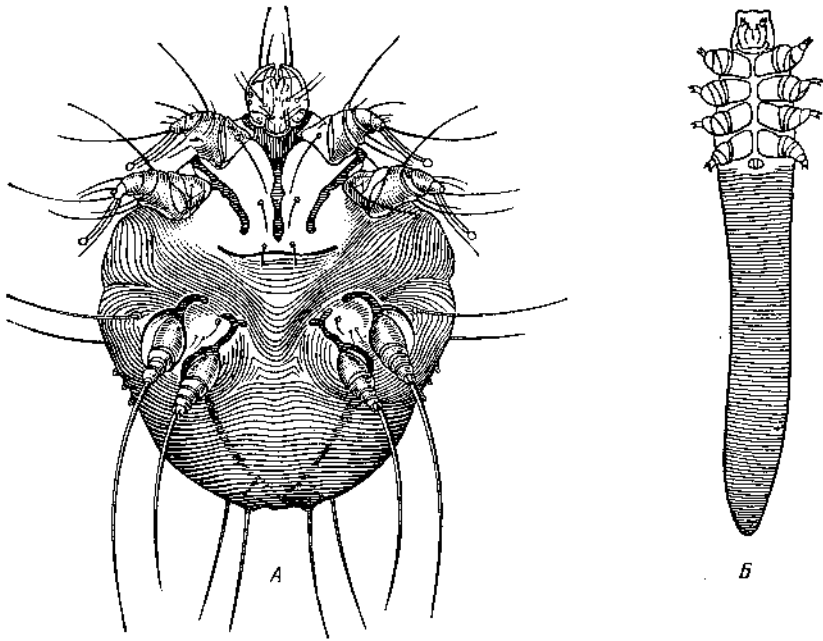


Рис. 411. Клещи — паразиты человека. А — самка чесоточного зудня *Sarcoptes scabiei*, с брюшной стороны (из Матвеева); Б — железница угревая *Demodex folliculorum* (по Берлезе)

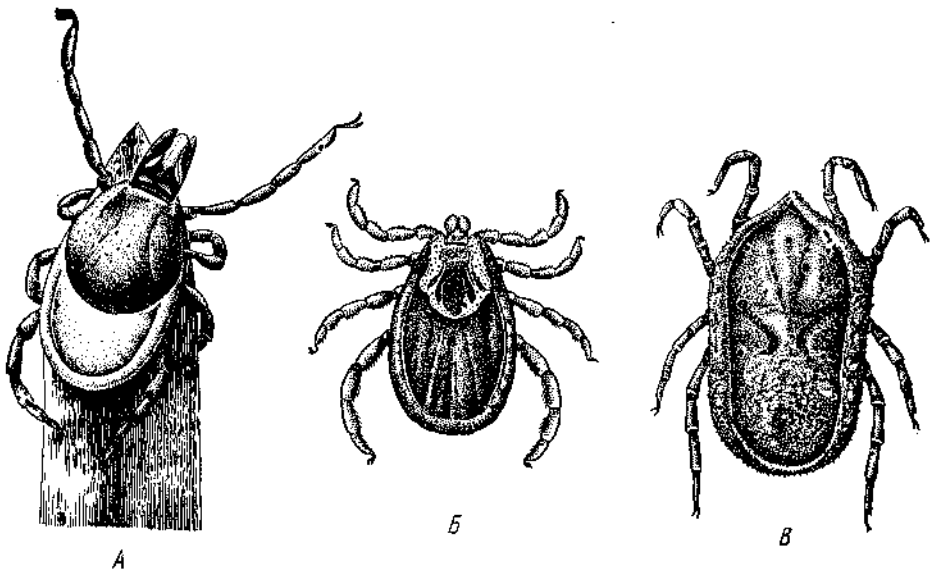


Рис. 412. Клещи — переносчики заболеваний. А — самка тасжного клеща *Ixodes persulcatus* в позе ожидания животного-хозяина (из Померанцева); Б — самка иксодового клеща *Dermacentor pictus* (по Померанцеву); В — самка аргазового клеща *Ornithodoros papillipes* (по Филипповой)

последних проявляется лишь в тех случаях, когда в такой природный очаг попадают человек или домашние животные, не обладающие еще соответствующим иммунитетом.

Заболевания, возбудители которых передаются переносчиками (кровососущими клещами или другими животными), называются трансмиссивными. Существование стойких природных очагов трансмиссивных заболеваний ставит серьезные задачи по защите человека и домашних животных от клещей и других переносчиков. Защита должна основываться прежде всего на детальном изучении жизненных циклов возбудителей, путей циркуляции инфекций в зоне их распространения, условий заражения человека и т. д.

Большая группа клещей тесно связана с растениями. Галлообразующие клещи паразитируют в тканях растений. Так, на ольхе, липе и других деревьях встречаются очень мелкие, обладающие двумя парами конечностей клещи из сем. Eriophyidae (см. рис. 409, Г). Они вызывают появление опухолей — галлов.

Дополнение к типу Arthropoda

КЛАСС I. МОРСКИЕ ПАУКИ (PANTOPODA)

Морские членистоногие с очень тонким телом и длинными ногами, ведущие преимущественно полупаразитический образ жизни на гидридных и коралловых полипах. Тело морских пауков состоит из головы, грудного отдела и рудиментарного брюшка (рис. 413). Усики отсутствуют, на голове имеются хоботок, глаза и три пары конечностей. Грудь снабжена 4—6 парами ног.

К классу относятся около 500 видов. Самый крупный из них — *Dodecalopoda tawsoni* — имеет тело около 6 см длины с ногами до 24 см в длину. Сидящее на дне животное занимает площадь почти в 1/4 квадратного метра. Большинство морских пауков, однако, более скромных размеров (от 1 до 30 мм в длину).

Строение. Внешняя морфология. Голова пантопод состоит из акрона и сегментов, несущих первые три пары конечностей. Массивный хоботок представляет собой лишь придаток головы, на конце его расположено ротовое отверстие.

Грудь слагается из 4 (редко из 5 или из 6) сегментов. Каждый сегмент груди имеет пару ног. За грудью следует маленькое нерасчлененное брюшко. Таким образом, все тело несет 7—8, в одном случае даже 9 пар одноветвистых конечностей, та или другая из трех передних пар у некоторых родов атрофируется. Первая пара — хелифоры, прикрепленная над основанием хоботка и заканчивающаяся маленькими клешнями,

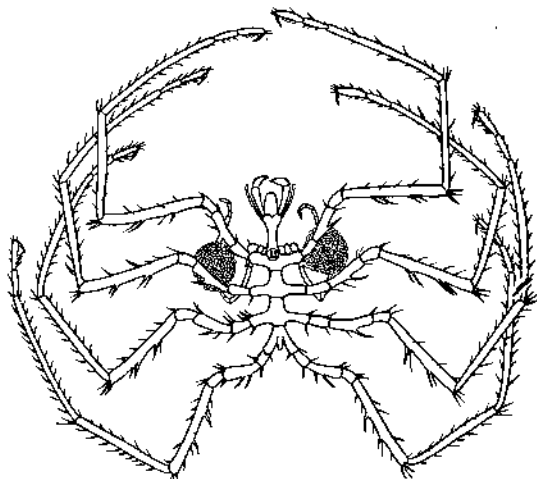


Рис. 413. Самец с яйцами на яйценосцах морского паука *Nymphon rubrum* (по Сарсу)

служит для схватывания добычи. Вторая пара — пальпы — имеет характер щупалец. Третья пара, тоже щупальцевидная, имеется большей частью только у самцов и служит для вынашивания яиц. Остальные конечности являются ходными ногами; их 4 пары (реже 5 или 6). Характерна для морских пауков огромная, по сравнению с туловищем, длина и мощность конечностей. Следствием этой черты служит другая особенность *Raptopoda* — перемещение многих систем органов из тела в конечности.

Пищеварительная система. Рот ведет в полость хоботка, которая выстлана хитиновой кутикулой. Последняя несет многочисленные волоски, образующие фильтрующий аппарат для процеживания пищи. Далее следует средняя кишка, дающая длинные отростки, простирающиеся в ходные ноги вплоть до их последнего членика. В маленьком рудиментарном брюшке помещается короткая задняя кишка, заканчивающаяся анусом.

Большинство морских пауков медленно передвигается в зарослях гидрондных полипов. При помощи хелифор они обрывают гидранты или гонофоры и вводят их в хоботок, производящий сосательные движения. Кроме *Hydrozoa* пантоподы питаются тканями актиний, моллюсков, иглокожих и ряда других беспозвоночных животных.

Нервная система устроена по общему для членистоногих типу. Как и у хелицерат, в головном мозге отсутствует дейтоцеребрум. Брюшная нервная почка содержит 4—5 парных ганглиев. В пределах класса наблюдается тенденция к концентрации нервных элементов, в результате чего у наиболее специализированных представителей в теле образуется сплошная ганглиозная масса.

Органы чувств представлены четырьмя маленькими простыми глазами, лежащими на общем бугорке на спинной стороне переднего участка тела. Кроме того, некоторые из разбросанных по телу волосков несут чувствительную функцию.

Органы дыхания отсутствуют. Имеется длинное сердце, обладающее, как правило, двумя парами остей. Кровеносных сосудов нет.

Выделение осуществляется особыми клетками, лежащими в полости тела, специальных органов выделения нет.

Половая система. Морские пауки раздельнополы. Гонады парны, расположены по бокам и над кишечником и имеют вид длинных трубок, вдающихся внутрь конечностей 4—7-й пар. Внутри ног происходит и созревание половых продуктов, которые выводятся наружу через отверстия на втором членике всех (или части) указанных пар ног. Оплодотворенные яйца наматываются самцом на 3-ю пару конечностей и склеиваются выделением особых железок в плотные шары, сидящие в виде муфты на конечностях (рис. 413). В таком виде потомство вынашивается самцом до вылупления личинок или даже до окончания метаморфоза.

Развитие сопровождается метаморфозом и временным паразитизмом. Из яйца выходит 6-ногая личинка — протонимфон (рис. 414, А), у которой тело еще не расчленено, сердце и половые железы отсутствуют, зато имеется набор провизорных личиночных органов. Самые интересные из них — двуклеточные или многоклеточные паутинные железы, лежащие в основном членике хелифор. Протоки этих железок открываются на конце полого шипа, сидящего на основном членике. Выделение желез в виде нити, твердеющей в воде, служит либо для прикрепления личинки к яйцевому клубку (если она вынашивается самцом до конца метаморфоза), либо для закрепления на колонии гидрондных полипов.

Кроме того, в хелифорах у личинок залегают особые ядовитые железы.

Чаще всего личинка — протонимф — покидает самца и переходит к паразитированию на гидроидах. В самом простом случае она прокалывает хоботком оболочку колонии и высасывает содержимое. При этом она растет, проделявает несколько линек, приобретая каждый раз по новой паре конечностей, до тех пор, пока не достигнет взрослого состоя-

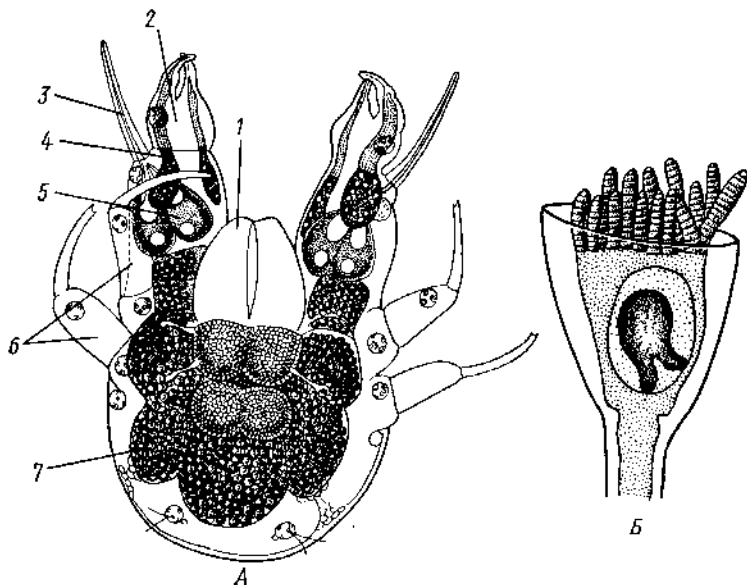


Рис. 414. Личинки Pantopoda (по Догелю). А — шестиногая личинка *Nymphon*; Б — личинка *Anoplodactylus*, развивающаяся внутри полипа *Obelia*:

1 — хоботок, 2 — хелифоры, 3 — шип основного членика хелифоры, 4 — ядовитые железы, 5 — паутиные железы, 6 — конечности, 7 — кишечник

ния. У других видов личинка линяет, утрачивает при этом 2-ю и 3-ю пары конечностей и забирается через рот одного из полипов в гастральную полость колонии (рис. 414,Б), образуя там мешковидное вздутие, в котором происходит дальнейший метаморфоз. Нередко метаморфоз сопровождается утратой хелифор и пальп. В качестве животных-хозяев развивающиеся личинки пантопод используют и разных моллюсков (пластинчатожабрных, голожабренных и др., с. 472, 473), поселяясь в их мантийной полости или на поверхности тела.

КЛАСС II. ТИХОХОДКИ (TARDIGRADA)

Небольшая группа (180 видов) наземных, пресноводных, реже морских очень мелких организмов, положение которых в системе еще неясно.

Строение. Тихоходки (рис. 415) не имеют обособленной головы, тело короткое, малосегментное, несущее 4 пары простых нерасчлененных ходных ножек, заканчивающихся коготками. Антенн нет. Органы дыхания и кровообращения отсутствуют.

Размеры тихоходок варьируют от 0,1 до 1,2 мм. Это цилиндрические неуклюжие, сравнительно короткие и толстые животные. Три пары бугорковидных ножек сидят по бокам, четвертая пара часто помещается у заднего полюса тела. У некоторых (*Microlyda dujardini*) конечности,

по-видимому, двучленистые. На концах ножек выдаются по 2—9 подвижных коготков.

Пищеварительная система. На переднем конце тела лежит рот, на заднем — порошица. Кишечник прямой, глотка с трехгранным просветом и открывающейся в нее парой слюнных желез (рис. 415). В ротовой полости лежит пара острых, направленных вперед стилетов, служащих для прокалывания стенок растительных клеток, которыми тихоходки питаются. Кишечник образует два трубчатых выпячивания, иногда рассматриваемые как гомологи мальпигиевых сосудов.

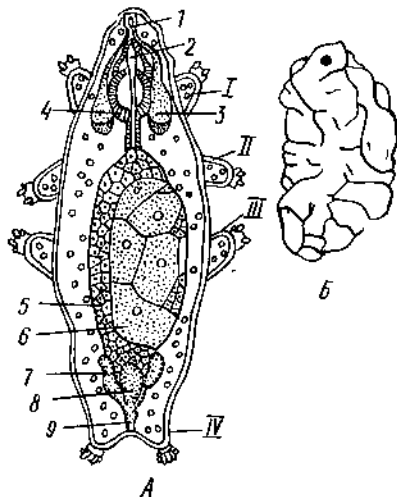


Рис. 415. Тихоходка *Macrobiotus tufelandi*. А — нормальное животное; Б — высохшая особь (по Гертвигу):

1 — надглоточный узел, 2 — стилет, 3 — слюнные железы, 4 — глотка, 5 — средняя кишка, 6 — яичник, 7 — мальпигиевые сосуды, 8 — воздушные средней кишки, 9 — порошица, I—IV — конечности

Нервная система обнаруживает метамерный и притом гомономный характер. Она состоит из надглоточного ганглия, окологлоточных коннективов и брюшной цепочки из 5 парных ганглиев. Есть пара маленьких глаз, а также парные чувствительные сосочки, главным образом на переднем и заднем концах тела.

Нервная система обнаруживает метамерный и притом гомономный характер. Она состоит из надглоточного ганглия, окологлоточных коннективов и брюшной цепочки из 5 парных ганглиев. Есть пара маленьких глаз, а также парные чувствительные сосочки, главным образом на переднем и заднем концах тела.

Мускулатура представлена отдельными пучками гладких мышц: продольными, поперечными, идущими к конечностям, и др.

Половая система. Тихоходки раздельнополы, причем у наземных форм самцов гораздо меньше, чем самок. Половые железы непарны, имеют мешковидную форму и лежат над кишечником. Половой проток (яйцевод или семяпровод) огибает кишечник и открывается в заднюю кишку. Самцы нередко вдвое меньше самок.

Яйца откладываются самкой во время линьки в сбрасываемую ею старую кутикулу, которая служит чехлом вокруг отложенной кучки яиц. Развитие тихоходок еще недостаточно изучено, но по имеющимся данным начальные стадии его отличаются от таковых аннелид и членистоногих: дробление полное, равномерное, гастрюляция, по-видимому, происходит путем впячивания, но, главное, мезодерма обособляется энтероцелью (с. 555) в виде 5 парных боковых выпячиваний средней кишки. Выпячивания отшнуровываются от кишечника и дают целомические мешки. Развитие прямое, причем рост выплупляющихся из яйца маленьких тихоходок сопровождается рядом линек.

Биология. Тихоходки живут чаще всего в сыром мху, притом не только на земле, но и в подушечках мха, помещающихся на скалах, деревьях, в сточных желобах крыш и т. д.

Наземные тихоходки могут подвергаться длительному (до 2 лет) полному высыханию, не погибая (рис. 415, Б). После смачивания они пробуждаются от оцепенения; чем дольше длилось высыхание, тем больший срок проходит между моментом смачивания и пробуждением. Интересно, что в высушенном состоянии тихоходки обладают несравненно большей жизненной стойкостью, чем в нормальном. Так, они могут в течение короткого времени переносить температуру в 150°C , а температура, пониженная до -270°C , переносится без вреда по нескольку часов. Тихоходки очень медлительны, скорость движения их равна 2 мм в минуту. Обычный представитель — *Macrobiotus* (рис. 415).

КЛАСС III. ЯЗЫЧКОВЫЕ, ИЛИ ПЯТИУСТКИ (LINGUATULIDA)

В класс язычковых объединяются паразитические животные с длинным кольчатым телом, снабженным двумя парами рудиментарных конечностей в виде крючков. Во время эмбрионального развития закладываются еще две пары конечностей, которые позднее исчезают. Дыхательная и кровеносная системы отсутствуют.

Положение этой группы (около 70 видов) в системе не установлено. Во взрослом состоянии язычковые (рис. 416) паразитируют в дыхательных путях и в легких у некоторых хищных млекопитающих, ящериц и особенно у змей.

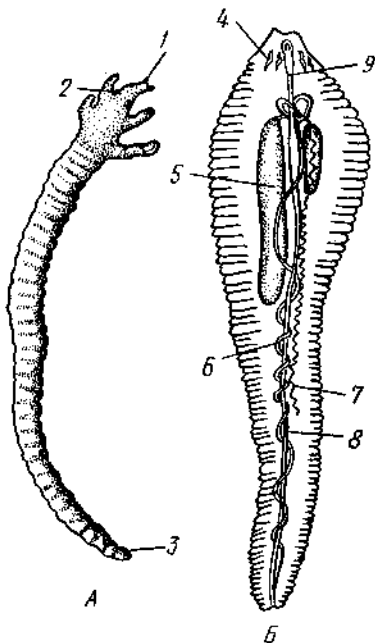


Рис. 416. Пятиустки. А — *Cephalobaena tetrapoda*, паразит легких змей (по Геймонсу); Б — самка *Linguatula serrata* (по Лейкарту):

1 — передние папиллы, 2 — слюнные папиллы, 3 — сосочки, между которыми лежит анус, 4 — крючки, 5 — семяприемник, 6 — влагалище, 7 — яичник, 8 — кишка, 9 — пищевода

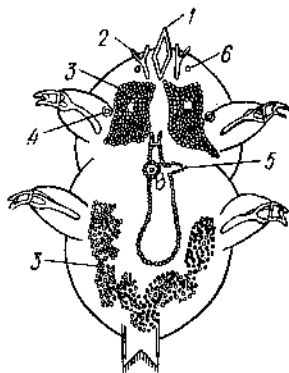


Рис. 417. Личинка пятиустки *Porocephalus clavatus* (по Штиле):

1 — хоботок, 2 — боковые иглы, 3 — железистые клеточки, 4 — пора желез, 5 — зачаток нервной системы, 6 — передняя папилла

Строение. Червеобразное тело расчленено, но только внешне, на поперечные колечки. На переднем конце тела, несколько вентрально, лежит рот, на заднем — порошица; между ними вытянут прямой трубковидный кишечник. Позади рта имеются две пары придатков — редуцированные конечности. В большинстве случаев это просто двучленистые хитиновые крючки, торчащие из тела, но у некоторых тропических видов крючки сидят на вершине более или менее высоких нерасчлененных мускулистых ножек. У молодых личинок этих видов развивается даже третья пара ножек с крючками. Тело одето тонкой хитиновой кутикулой.

Нервная система включает слабо развитый мозг, который у высших форм проявляет тенденцию к редукции, и сложную подглоточную массу, возникающую в результате слияния 4—5 пар ганглиев. От последней отходит пара широко расставленных нервных стволов.

Органы чувств представлены многочисленными чувствительными кожными сосочками, рассеянными по телу. Имеется кожно-мускульный

мешок, состоящий из поперечнополосатых мускульных волокон; полость тела в виде миксоцеля, целомические мешочки развиваются лишь во время эмбрионального развития. Язычковые раздельнополы; их половая система (рис. 416) имеет парные протоки, сливающиеся в непарный концевой отдел, половое отверстие лежит на брюшной стороне тела.

Развитие. Яйца язычковых очень мелки и многочисленны, покрыты толстой оболочкой и развиваются в половых путях самки. Дробление полное. Поздний зародыш (рис. 417) имеет 4 пары зачаточных конечностей и состоит из 4 сегментов с целомическими мешочками и короткого зачатка туловища. Впереди рта располагаются зачатки головного мозга, у основания ножек лежат сегментарные ганглии.

В яйцах развиваются короткие коренастые личинки (рис. 417) без наружной кольчатости с мускулистыми выростами по бокам тела, на которых сидят крючки. Кроме того, на переднем конце тела личинки развито особое вооружение из трех хитиновых стилетов, используемых для проникновения в ткани животного-хозяина; у взрослого животного они не сохраняются. Дальнейшее развитие язычковых осуществляется лишь в том случае, если яйца будут проглочены промежуточным хозяином. В пищеварительном тракте последнего личинки выходят из яиц и активно проникают через стенки кишечника в брюшную полость и инкапсулируются на внутренних органах (в брыжейке, на печени). В таком положении личинки растут, принимают общий вид взрослого животного, но половая система не развивается. Для достижения половой зрелости необходимо, чтобы промежуточный хозяин был съеден окончательным. В Европе чаще всего встречается *Linguatula serrata*, живущая в носовых полостях собак, реже волков и лисиц. Промежуточными хозяевами для него служат зайцы и кролики, но изредка личинки развиваются в печени и других органах рогатого скота, лошадей, свиней и человека.

Филогения типа Arthropoda

Происхождение типа Arthropoda в общих чертах ясно. Предками их были примитивные полимерные кольчатые черви из класса многощетинковых (Polychaeta). Сходство плана строения членистоногих и кольцецов настолько велико, что некоторые современные зоологи предпочитают объединять их, как это делали свыше 100 лет назад, в один тип членистых -- Articulata.

По расчленению на отделы тела (тагмы), характеру и степени дифференциации головных и туловищных конечностей и по особенностям личиночных стадий подтипы членистоногих заметно отличаются друг от друга.

Переход от кольцецов к членистоногим сопровождался усложнением строения: превращением довольно тонкой кутикулы в жесткий наружный скелет, распадом кожно-мускульного мешка на отдельные мышцы, появлением смешанной полости тела (миксоцеля), превращением пароподий в членистые конечности, спинного сосуда — в более резко обособленное сердце, развитием сложных глаз, а также постепенной заменой гомономной сегментации тела гетерономной в процессе цефализации, т. е. превращения передних туловищных сегментов в головные, а их конечностей — в ротовые органы.

Часть членистоногих сохраняет первоначальный водный образ жизни кольцецов, сохраняет и органы водного дыхания, т. е. наружные кожные жабры. В связи с тем что жабры помещались у полихет на пароподиях, они сохраняют то же положение и у низших представителей типа Arthro-

рода с той разницей, что пароподии расчленяются и превращаются в настоящие ноги. Пальпы предковых форм, по-видимому, дают начало антеннулам членистоногих.

Наиболее примитивные формы членистоногих мы находим среди представителей подтипов *Branchiata* и *Trilobitomorpha*. Обе эти группы обладают рядом исходных первичных признаков, и тем не менее они резко отличаются друг от друга. В первую очередь эти различия касаются строения конечностей: у ракообразных они сохранили древнюю двуветвистость, а у трилобитов претерпели специализацию и стали одноветвистыми. С другой стороны, у трилобитов отсутствует морфологическая дифференциация пожек (и на туловищных и на головных сегментах они имеют одинаковое строение). В то же время даже у многих примитивных раков морфологическая и функциональная специализация конечностей выражена достаточно отчетливо. Далеко зашел у трилобитов и процесс цефализации — все они обладают вполне обособленной цельной головой, тогда как у низших представителей подтипа *Branchiata* сохраняется расчленение головного отдела на протоцефалон и свободные челюстные сегменты. Все это, несомненно, говорит о том, что трилобиты и ракообразные — две самостоятельные филогенетические ветви, очень рано обособившиеся от каких-то общих предков.

Branchiata — древняя группа членистоногих. Уже в кембрийских отложениях встречаются представители современных отрядов. У ракообразных четыре передних сегмента становятся головными, а их конечности соответственно дают антенны и три пары челюстей. Тем не менее цефализация у многих ракообразных остается еще на сравнительно низкой ступени — у отрядов *Anostraca* и *Mystacocarida*, а также у многих представителей подкл. *Malacostraca* имеется первичная голова — протоцефалон.

Подтип *Tracheata* составляет еще одну группу членистоногих, тесно связанную с подтипом *Branchiata*, с которыми они, несмотря на наземный образ жизни, имеют очень много общего. В самом деле, в обеих группах дифференциация головных конечностей в сущности одинакова. Трахейные, правда, не имеют усиков II — антенн, но они утратили их вторично. В составе головы сохранился еще сегмент антенн с принадлежащими ему ганглиями, т. е. тритоцеребрумом. У зародышей некоторых трахейных были найдены зачатки антенн, которые позднее исчезают. Ротовые органы жабродышащих и трахейных сходны, в обоих случаях это верхние челюсти (мандибулы) и две пары нижних челюстей (максилл). Все это — свидетельства общности происхождения подтипов *Branchiata* и *Tracheata* и в какой-то мере оправдывает объединение их в большую группу жвалоносных, или челюстных, членистоногих (*Mandibulata*).

Вторая филогенетическая ветвь членистоногих берет начало от *Trilobitomorpha*. Последние просуществовали до конца палеозоя, оставив видоизмененных потомков — хелицероных (*Chelicerata*); последние утратили усики-антеннулы; первая пара их головных ножек дифференцировалась в клещноносные хелицеры, вторая — в педипальпы, остальные две пары превратились в две передние пары ходных ног. Как и ходные ноги, дифференцировались также конечности двух передних сегментов туловища, которые у большинства хелицероных слились с головой, образовав головогрудь. Остальные сегменты образовали передне- и заднебрюшные, причем на первом конечности долгое время сохраняли дыхательную функцию, тогда как на втором — редуцировались. Таким образом, *Chelicerata* связаны с *Polychaeta* через трилобитов; низшие классы хелицероных, подобно своим предкам, — водные животные с жаберным дыха-

нием, высший класс — паукообразные (кл. *Arachnida*) — приспособился к жизни на суше. Особенности специализации конечностей головных сегментов у трилобитообразных и хелицерных позволяют их также объединять в большую группу *Amandibulata* — бесчлустных членистоногих.

Таким образом, среди членистоногих следует различать по крайней мере две большие очень рано обособившиеся филогенетические ветви: *Mandibulata* (*Branchiata* — *Tracheata*) и *Amandibulata* (*Trilobitomorpha* — *Chelicerata*).

Так как аннелидные предки типа *Arthropoda* обладали неопределенно большим числом гомонимных сегментов, то естественно, что эта черта строения характерна и для наиболее примитивных членистоногих. Прослеживая эволюцию отдельных ветвей типа *Arthropoda*, мы видим ряд параллельно протекающих процессов. Одни из них суть характерные явления, сопровождающие всякую прогрессивную эволюцию: это дифференциация частей и олигомеризация органов, а также интеграция отделов тела и всего организма. Так, во всех ветвях членистоногих мы неизменно видим, как постепенно число сегментов уменьшается, т. е. происходит их олигомеризация. Параллельно с этим гетерономность сегментации возрастает, происходит дифференциация самих сегментов, конечностей и вначале метамерных внутренних органов. Другие изменения объясняются общностью происхождения — в ветвях, дивергирующих друг от друга, тем не менее переход к одинаковому образу жизни (например, наземному) приводит к сходным изменениям (появление трахей, развитие мальпигиевых сосудов и др.).

Перейдем к рассмотрению филогенетических отношений внутри подтипов членистоногих.

***Branchiata*.** Среди ракообразных примитивные признаки сохраняются полнее всего у отряда жаброногих (*Apostraca*): туловище их гомонимно расчленено. Антенны иннервируются от окологлоточных коннективов, нервная система имеет характер брюшной лестницы и мало концентрирована, сердце длинное, трубчатое. Короткие конечности двуветвисты, сохраняется первичная голова — протоцефалон. Наконец, число сегментов у жаброногих очень велико — до 31 (*Branchipus* и др.). Велико оно и в другом очень примитивном отряде листоногих раков (*Phyllopora*), в частности в подотряде щитней (*Notostraca*) достигает 46; у раковинных листоногих раков (подотряд *Conchostraca*) в состав тела входит 36—14 сегментов; среди этих ракообразных есть формы, во многих отношениях приближающиеся к подотряду ветвистоусых (*Cladocera*), примитивные представители которых (*Sida*) имеют только 10 сегментов (считая и входящие в состав головы), у прочих же ветвистоусых число сегментов падает до 9, а у специализированного *Polyphaemus* — даже до 8.

Примитивны и цефалокариды, сохранившие ряд признаков, характерных, по-видимому, для предков всех ракообразных.

Другие линии эволюции ракообразных представляют подклассы ракушковых (*Ostracoda*) и максиллопод (*Maxillopora*). Эти специализированные в разных направлениях группы, несомненно, тоже произошедшие от многосегментных предков (хотя точные филогенетические связи их неясны), обладают небольшим числом сегментов (*Ostracoda* — менее 10, *Maxillopora* — 14). Таким образом, у ракообразных мы видим в разных филогенетических ветвях независимую и параллельную олигомеризацию сегментов.

Несомненно, подкл. *Malacostraca* не находится в непосредственном родстве с другими подклассами, так как в некоторых отношениях они примитивнее остальных ракообразных (наличие у них брюшных ножек,

сохранение первичной головы — протоцефалона, свойственной лишь самым низшим группам раков, и т. п.). Поэтому надо считать, что подкласс *Malacostraca* берет начало независимо от других подклассов от общих для всех ракообразных примитивных и отдаленных предков. Среди высших раков наиболее примитивен отряд тонкопанцирных (*Leptostraca*). Об этом можно судить по присутствию у взрослых раков двух пар целомодуктов — антеннальных и максиллярных желез, наличию седьмого сегмента брюшка и т. д., напротив, отряды *Isopoda* и *Amphipoda* отличаются далеко зашедшей цефализацией, у них сложная голова, к которой присоединились 1—2 сегмента груди.

Tracheata. Вопрос о филогенетических взаимоотношениях внутри класса *Mugilopoda* в настоящее время не может считаться окончательно решенным. Одни исследователи рассматривают отдельные группы многоножек как самостоятельные, рано обособившиеся классы членистоногих. Другие считают, что для этого нет достаточных оснований и более правильно всех многоножек объединить. Наиболее примитивными из *Mugilopoda*, по-видимому, нужно считать губоногих (*Chilopoda*), о чем свидетельствует ряд признаков, и, в первую очередь, большое и непостоянное в пределах группы число сегментов (до 177) и гомономность, отчетливо выраженная у ряда низших форм. Вторичные изменения сильнее всего проявляются у двупарноногих, или кивсяков (*Diplopoda*), у которых произошло попарное слияние большинства туловищных сегментов.

На происхождение насекомых имеются два взгляда. Одни ученые, точки зрения которых придерживаемся и мы, ведут генеалогию насекомых от многоножек. Другие, к которым принадлежат в особенности палеонтологи, производят насекомых непосредственно от трилобитов или от древнейших раков. Остановимся на второй точке зрения. Она основана прежде всего на том, что почти все самые древние из известных нам ископаемых насекомых, а именно каменноугольные, относятся к группам, похожим на современных поденок, веснянок и стрекоз, которые ведут земноводный образ жизни, но личинки их живут в воде. Отсюда делается вывод, что они представляют собой как бы переход от древних водных членистоногих к предкам современных насекомых. Трахейные жабры личинок упомянутых насекомых рассматриваются как видоизмененные конечности трилобитных предков. Не умаляя значения палеонтологической летописи, мы, однако, полагаем, что, судя по раннему обособлению почти всех других беспозвоночных, настоящих предков насекомых надо искать где-нибудь глубже каменноугольных слоев. Кроме того, все насекомые дышат трахеями; между тем трахеи возникают всегда в виде впячиваний покровов и притом у членистоногих, уже прочно перешедших к наземному образу жизни. Поэтому трахейные жабры поденок и веснянок могут рассцениваться как вторично приобретенное приспособление к водному дыханию наземных животных, вторично перешедших к жизни в воде. Следовательно, и земноводный характер каменноугольных насекомых вторичен.

Поэтому мы предпочитаем держаться первого взгляда на филогению насекомых. Насекомые ведут начало от каких-то многоножкообразных предков. Ни одну из современных групп многоножек нельзя признать предками насекомых, но совокупность признаков, имеющих у разных представителей многоножек, поддерживает высказанную точку зрения. Большое количество сегментов тела, более гомономная сегментация, присутствие ходных ножек почти на всех сегментах тела — все эти признаки доказывают большую примитивность многоножек по сравнению с насекомыми.

Взаимоотношения отдельных групп в пределах самого класса насекомых не столь ясны. У представителей подкласса *Eptognatha* сохраняется ряд примитивных черт организации — богатое расчленение тела (брюшко обладает исходным для насекомых числом сегментов — 11), наличие рудиментарных или сильно видоизмененных конечностей на части брюшных сегментов, первичное отсутствие крыльев, развитие с апоморфозом. Однако наряду с этим у них в процессе эволюции появились и признаки далеко зашедшей специализации — образование ротовой капсулы, в которую погружаются ротовые части, возникновение колющих и сосущих ротовых аппаратов и т. п. Мы не склонны рассматривать скрыточелюстных в качестве самостоятельного класса и тем более как ряд самостоятельных классов, хотя подобная точка зрения и существует в современной зоологической литературе. Однако необходимо признать, что подкласс *Eptognatha* довольно рано отделился от общего ствола насекомых и прошел свой длительный и самостоятельный путь эволюции. Сохранению же целого комплекса примитивных признаков, встречающегося у представителей этой группы, способствовало обитание в почве и скрытный образ жизни.

Среди представителей подкласса *Ectognatha*, не утративших исходное первичное положение ротовых конечностей на поверхности головы, наиболее примитивными, несомненно, являются тизануры (отр. *Thysanura*), у которых некоторые исследователи обнаруживают ряд признаков, роднящих их с многоножками.

Что касается олигомеризации у *Tracheata*, то она ярче всего проявляется в числе сегментов, конечностей, трахей и дыхалец. Многоножки обладают большей частью многочисленными сегментами, количество которых сильно варьирует в разных группах. Но для высшего класса *Tracheata* насекомых характерно заметное уменьшение количества сегментов. Лишь у протур 18 сегментов (считая 4 головных). У других форм эта цифра сокращается до 17. Тело многих высших насекомых состоит всего из 11—12 сегментов.

Trilobitomorpha — Chelicerata. Трилобиты — один из наиболее примитивных классов членистоногих. Самые древние трилобиты из кембрия отличаются расчлененным и гомономным туловищем, напротив, более поздние обнаруживают уменьшение числа туловищных сегментов и слияние задних сегментов в хвостовой щит. Максимального расцвета трилобиты достигли в нижнем силуре, число семейств дошло до 77 при большом количестве видов с очень разнообразной биологией. Начиная с верхнего силура идет постепенное вымирание трилобитов, и уже в пермский период они исчезают. Приблизительно в одно время с трилобитами развиваются и произошедшие от них древние водные формы подтипа *Chelicerata*, а именно класса *Gigantostroma*, появляющиеся в кембрии и вымирающие в пермский период. Большой древностью отличается и другой класс хелицеровых — *Xiphosura*, дожившие с силура до наших дней. С того же времени становятся известны и паукообразные, а именно очень близкий к современным скорпионам, но живший в воде *Palaeophonus*. Однако сильного развития сухопутные хелицеровые достигли лишь в карбоне.

Оба низших класса подтипа *Chelicerata* в отличие от многосегментных трилобитных предков имеют уменьшенное и стабилизированное число сегментов: класс *Gigantostroma* обладает 19 сегментами, а у класса *Xiphosura* часть задних сегментов выпадает совсем, часть входит в состав хвостового шипа (с. 403), так что у взрослых животных туловище состоит лишь из 13 сегментов. Антеннулы редуцируются.

Класс паукообразных теснее всего связан с классом *Gigantostroma*.

У них одинаковое количество, а отчасти форма и функция конечностей головогруды, происхождение легких от жаберносных брюшных ножек и отсутствие у обеих групп антеннул и ряд других общих признаков. Силурийский скорпион — *Palaeophonus* настолько еще сходен с некоторыми *Gigantostroaca*, что может рассматриваться как настоящая переходная форма.

Среди наукообразных наиболее примитивные отношения сохраняются у богато расчлененных скорпионов и жгутоногих, а также может быть у сольпуг и некоторых низших клещей. По мере эволюции отдельных ветвей *Arachnida* наблюдается олигомеризация числа сегментов. Скорпионы имеют в составе тела 19 сегментов, жгутоногие и ложные скорпионы — 18, примитивные членистоногие пауки — 17, сольпуги и сенокосцы — 16, большинство клещей — 13, высшие пауки 12 и, наконец, некоторые специализированные клещи — 10. Общим признаком хелицеровых является отчетливо выраженная у них тенденция к рудиментации или полному исчезновению VII сегмента (с. 401). Параллельно происходит слияние сегментов и концентрация отделов тела. Гомологи брюшных конечностей, свойственные некоторым отрядам, — половые крышечки, гребневидные органы, легкие, паутинные бородавки — также подвергаются олигомеризации. Так, например, примитивные скорпионы имеют 4 пары легких, низшие пауки и жгутоногие — 2 пары, высшие пауки — 1 пару, у остальных *Arachnida* легкие совсем исчезают и полностью замещаются трахеями.

Рассмотрим взаимоотношения трех сравнительно небольших групп: кл. *Pantopoda*, кл. *Tardigrada* и кл. *Linguatulida* и остальных представителей типа *Arthropoda*. Каждая из этих групп обладает рядом специфических особенностей, которые не позволяют безоговорочно относить их ни к одной из известных групп членистоногих.

Морские пауки (кл. *Pantopoda*), по-видимому, ближе других стоят к хелицеровым. С последними они сближаются отсутствием усиков (антенн), наличием хелифор и палпы, которые очень похожи на хелицеры и педипальпы, далее — развитием ног на грудном отделе и редукцией их на брюшке. Хелифоры иннервируются, так же как хелицеры, от тритоцеребрального отдела мозга. Некоторое сходство с наукообразными проявляется в общем виде, в форме головных конечностей и в наличии паутинных желез. Делались попытки сближать морских пауков с ракообразными на основании некоторого сходства между метаморфоза. Однако в основном морские пауки явно очень далеки и от хелицеровых, и от ракообразных, что особенно ярко проявляется в особенностях сегментации этих животных (с. 293, 402, 425). Некоторые исследователи считают, что морские пауки — это самостоятельная эволюционная веточка, берущая начало от каких-то древних предковых форм членистоногих.

Еще более неясно систематическое положение тихоходок. Сделано много попыток сближения кл. *Tardigrada* с различными группами: кольчатками, нематодами, низшими ракообразными и даже с регрессивными неотеническими формами личинок насекомых. Наличие 4 пар ходных ног и толкование стилетов как измененных хелицер заставляло некоторых зоологов считать тихоходок одним из отрядов наукообразных.

В настоящее время правильнее всего считать тихоходок за самостоятельный примитивный класс, близкий к членистоногим, который, возможно, независимо от членистоногих ведет происхождение от многощетинковых червей. Конечности тихоходок еще не перешагнули через ступень сложности строения, свойственную параподиям полихет, коготки вполне похожи на некоторые формы щетинок; нервная система своєю

гомономностью даже ближе стоит к аннелидам, чем к членистоногим. С другой стороны, полная кутикуляризация покровов и стенок передней и задней кишок, отсутствие ресничек, наличие линек, мальпигиевы сосуды, если за таковые можно принять выросты задней части кишки, — признаки, свойственные членистоногим.

Столь же затруднительно точное определение положения в системе кл. *Linguatulida*. Подавляющее большинство признаков как будто говорит в пользу отнесения их к типу *Arthropoda*, а именно к подтипу *Chelicerata*, но окончательное решение вопроса затруднено отсутствием выделительной, кровеносной и дыхательной систем. О принадлежности к членистоногим свидетельствует гистологическое строение: хитиновая кутикула, поперечнополосатые мышцы, отсутствие ресничек. Сближение с хелицеровыми членистоногими обосновывается некоторым сходством с частью клещей по форме тела и конечностей. Кроме того, некоторые клещи паразитируют в дыхательных органах позвоночных, и как раз в отряде клещей мы видим тенденцию к утрате дыхательной и кровеносной систем.

Однако наличие нерасчлененных простых конечностей не позволяет относить кл. *Linguatulida* к настоящим членистоногим и сближает их с кл. *Tardigrada*. Все это заставляет считать перечисленные группы как дополнения к типу *Arthropoda*.

ТИП ОНИХОФОРЫ (ONYCHOPHORA)

Онихофоры — небольшая группа (70 видов) червеобразных, сегментированных наземных животных, обитающих в тропиках и умеренных странах южного полушария. Прежде их причисляли к членистоногим, именно к подтипу *Tracheata*, под названием Первичнотрахейных (*Prottracheata*) и рассматривали как промежуточное звено между кольчатыми червями и многоножками. Строение и эмбриональное развитие онихофор показывают, что общие с подтипом *Tracheata* черты выработались у них независимо в результате параллельного эволюционного развития. Поэтому в настоящее время *Onychophora* рассматриваются как самостоятельный тип сегментированных первичпоротых животных.

Для онихофор характерны следующие особенности.

1. Тело неясно разделяется на голову с усиками и длинное очень гомономное туловище без границ между сегментами, но с парными конечностями примитивного строения.

2. Паружный хитиновый скелет отсутствует, имеется кожно-мышечный мешок, состоящий из гладкой мускулатуры.

3. Полость тела смешанная (миксоцель).

4. Незамкнутая кровеносная система представлена лежащим на спинной стороне тела сердцем с метамерными остиями.

5. Органы выделения представлены почти во всех сегментах метамерными целомодуктами.

6. Дыхание осуществляется посредством воздухоносных трубочек — трахей.

К типу онихофор принадлежит один класс — Первичнотрахейные (*Prottracheata*).

КЛАСС I. ПЕРВИЧНОТРАХЕЙНЫЕ (PROTRACHEATA)

Все первичнотрахейные внешне напоминают кольчатых червей или крупных медлительных голых гусениц. Большое наружное сходство *Prottracheata* с некоторыми формами *Polychaeta* (например, *Hesione*)

одно время заставляло считать их особым семейством многощетинковых кольчатых червей.

Строение и физиология. Длинное (до 15 см) цилиндрическое тело (рис. 418) состоит из ряда (от 13 до 43) сегментов, снабженных каждый парой ножек. Голова (рис. 419) состоит из трех сегментов, присоединившихся к головной лопасти (акрону); на спинной ее стороне, впереди рта, выдаются длинные антенны, у основания которых лежит пара глаз.



Рис. 418. Перипатопсис *Peripatopsis capensis* (по Седжвику)

Антенны иннервируются от головного мозга и отвечают первой паре усиков (антеннулам) раков и единственной паре антенн многоножек и насекомых (с. 333, 341). Антенны имеют поверхностную кольчатость, но в действительности не расчленены. Глаза и антенны принадлежат головной лопасти — акрону. Первый сегмент головы, вставочный или интеркалярный, лишен придатков, но имеет соответствующий ему отдел головного мозга. Второй головной сегмент несет конечности, превратившиеся в ротовые органы. В ротовой полости лежат два мускулистых бугорка, снабженных каждый хитиновой зазубренной пластинкой. Это челюсти, гомологичные ходным ножкам, которые переместились в ротовую полость и приняли на себя функцию размельчения пищи. Третий сегмент головы также имеет пару измененных ножек в виде ротовых сосочков, расположенных по бокам головы и несущих на своих вершинах отверстие особых слизистых кожных желез. Из этих отверстий животное при раздражении выпрыскивает на далекое расстояние (15 см) струйку слизи — единственное средство защиты первичнотрахейных.

Ходные конечности состоят из конического бугорка, или ножки, и сидящей на ней более короткой лапки с двумя хитиновыми коготками (рис. 419). По степени расчлененности конечности не сложнее параподий кольцецов. Двигутся первичнотрахейные медленно и неповоротливо.

Покровы первичнотрахейных состоят из тончайшей, нежной, покрытой шипиками хитиновой кутикулы и из однослойного кожного эпителия. Под эпителием лежит слой соединительной ткани, а еще глубже помещается отлично развитый кожно-мускульный мешок из гладких мышц. Он состоит из наружного слоя кольцевых и внутреннего — продольных мышц (см. рис. 422). Как расположение, так и гистологическое строение мышц напоминает кольцецов.

Полость тела первичнотрахейных в общем сходна с таковой членистоногих (с. 291).

У зародышей образуются парные метамерные целомнические мешки, которые позднее разрушаются, так что вторичная полость тела смешивается с первичной. Из клеточного материала целомнических мешков формируются мускулатура, соединительная ткань и т. д. Сохраняются лишь небольшие участки мешков, превращающиеся в пузырьки выделительных органов и дающие стенку гонад (см. рис. 423). Однако кроме этих остатков целома сохраняется также перитонсальный эпителий на поверхности внутренних органов (кишечника и др.).

Пищеварительный канал (рис. 420) состоит из передней, средней и задней кишок. Рот лежит на брюшной стороне головы не прямо на поверхности тела, а на дне особой ротовой полости, образуемой посредством втягивания покровов головы. В ротовую полость впадает пара длинных трубковидных слюнных желез. Затем следует глотка, а за ней короткий пищевод, связанный с прямой длинной средней кишкой. Короткая задняя кишка заканчивается порошицей на заднем конце тела.

Нервная система устроена примитивно (рис. 420), но мозг состоит из трех отделов, как у членистоногих (с. 292). Передний отдел мозга — протоцеребрум — иннервирует глаза, второй отдел — дейтоцеребрум — антенны, а третий отдел — тритоцеребрум — посылает нервы к передней кишке. Нервы к челюстям отходят от основания окологлоточных коннективов, а нервы ротовых сосочков — несколько сзади. Окологлоточными коннективами мозг соединяется с двумя широко расставленными брюшными нервными стволами. Нервные клетки равномерно распределяются по поверхности последних и не образуют ганглиозных скоплений. Между стволами

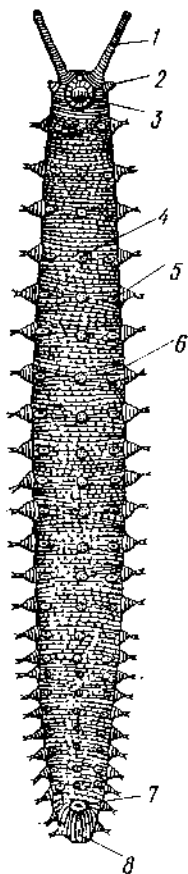


Рис. 419. *Eupriipatus weldoni* с брюшной стороны (по Бувье):

1 — антенна, 2 — окологротовой сосочек, 3 — рот с челюстями, 4 — брюшные органы, 5 — отверстия половодитов, 6 — ножка, 7 — половое отверстие, 8 — анус

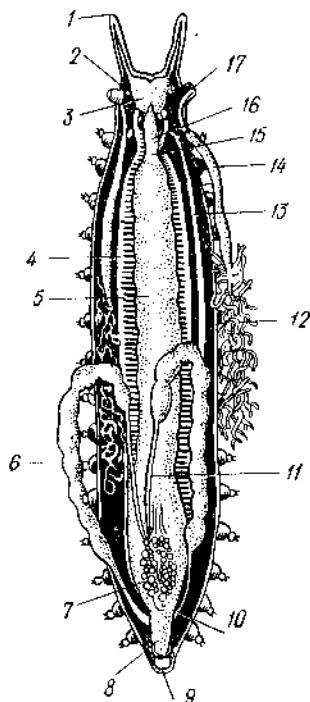


Рис. 420. Анатомия самки *Peripatoides novae-zealandiae* (по Снодграссу):

1 — антенна, 2 — глаза, 3 — мозг, 4 — брюшной нервный ствол, 5 — кишка, 6 — матка, 7 — яичник, 8 — задняя кишка, 9 — анус, 10, 11 — яйцевод, его средняя часть, содержащая зародышей, служит маткой (6), 12 — слизистая железа, 13 — слюнная железа, 14 — проток слюнной железы, 15 — пищевод, 16 — глотка, 17 — окологротовой сосочек

имеются многочисленные тонкие комиссуры. На заднем конце тела, над задней кишкой, стволы соединяются. Итак, брюшная нервная система представляет род очень просто устроенной нервной лестницы. На всем протяжении нервных стволов от них направляются многочисленные нервы к ножкам и к стенкам тела.

Органы чувств. Кроме глаз и антенн имеются многочисленные кожные осязательные сосочки. Глаза лежат непосредственно над мозгом; они одиночные, построены по типу глазного пузырька и похожи на глаза полихет.

Органы дыхания представлены просто устроенными трахеями (рис. 421). На поверхности тела рассеяны многочисленные мелкие дыхальца, или стигмы. Каждое ведет в пучок длинных неветвящихся хитиновых трахейных трубочек, слепо замкнутых на концах. По ним воздух свободно проникает в глубь тела, кислород воздуха диффундирует в миксоцель, окисляя гемолимфу, заполняющую полость тела. Простое строение трахей привело к гипотезе о происхождении их от сильно развившихся, изменивших свою функцию кожных желез.

Кровеносная система. Сердце первичнотрахейных длинное, трубчатое, тянется над кишкой от первого до предпоследнего туловищного сегмента (рис. 422, 423). Оно снабжено парными метамерными остиями и лежит, как и у *Arthropoda*, в перикардальном синусе, отделенном от остальной полости тела тонкой диафрагмой. Периферические сосуды отсутствуют.

Выделительная система представлена метамерно расположенными парными сегментарными органами, наружные отверстия которых лежат у основания конечностей. Каждый орган состоит из узкого выводного канала, переходящего потом в расширение или мочевого пузыря. Обе эти части лежат в основании конечности. От мочевого пузыря внутрь отходит извитой канал, имеющий на внутреннем конце широкую воронку. Воронка выделительного канала открывается в небольшой целомический мешочек — остаток целомических мешков зародыша. Часть петлеобразного канала покрыта мерцательным эпителием. Общее расположение, отношение к целому (рис. 423), гистологическое строение (мерцательный эпителий) и развитие (происходят из мезодермы) позволяют установить тесную связь этих органов с целомодуктами кольцецов. Интересно, что, судя по эмбриологическим данным, «слиюные» железы первичнотрахейных также представляют пару видоизмененных целомодуктов.

Половая система. *Protracheata* раздельнополы, причем самцы нередко значительно мельче самок. Половые железы парны, протоки же обнаруживают слияние в одном или даже двух участках на всем протяжении. Пара семенников ведет в два семяпровода, образующих в начальной

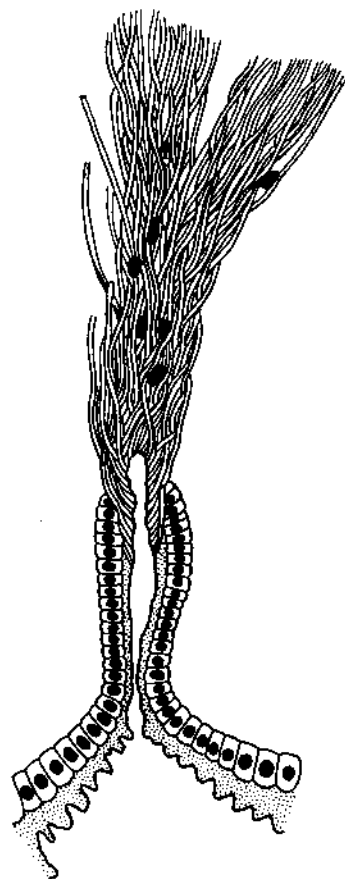


Рис. 421. Разрез через стигму и пучок трахей *Peripatopsis capensis* (из Ланга)

части вздутия — семсные пузырьки. Затем семяпроводы сливаются в непарный семяизвергательный проток, открывающийся наружу между последней парой ног, т. е. на предпоследнем членике тела. У самки (см. рис. 420) имеются два яичника, от которых отходят яйцеводы, расширяющиеся в трубчатые матки. Последние сливаются в непарное

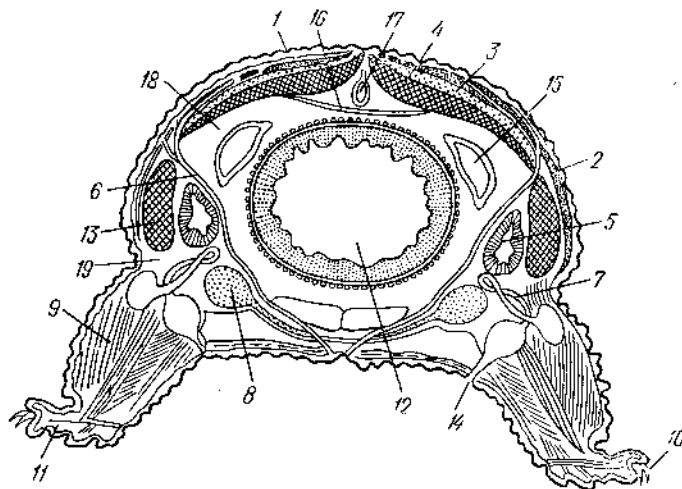


Рис. 422. Поперечный разрез через туловище *Peripatoides novae-zealandiae* (из Аверинцева):

1 — кутикула, 2 — кольцевая мускулатура, 3 — косая мускулатура, 4 и 13 — продольная мускулатура, 5 — слюнная железа, 6 — поперечная мышца, 7 — целомодукт, 8 — нервный ствол, 9 — мускулатура ножек, 10 — коготки, 11 — лапка, 12 — средняя кишка, 14 — выделительное отверстие, 15 — проток слизистой железы, 16 — диафрагма, отделяющая околосердечный участок полости тела, 17 — сердце, 18 — средний отдел полости тела (миксоцеля), 19 — боковой отдел полости тела (миксоцеля)

влагалище, открывающееся наружу между основаниями предпоследней пары ножек. В том сегменте, где лежит половое отверстие, отсутствуют выделительные органы. Это обстоятельство и история развития половых протоков показывают, что последние представляют пару видоизмененных целомодуктов.

Развитие. Оплодотворение внутреннее; сперматозонды в половом протоке самца склеиваются в сперматофоры, которые или прикрепляются самцом к поверхности тела самки, или откладываются на почву. В первом случае из сперматофоров спермии проникают через трещины кожи в полость тела самки и оплодотворяют яйца, находящиеся еще в яичниках. Во втором случае самка подбирает сперматофоры с почвы краями своего полового отверстия. Почти все первичотрахейные, кроме одного вида, живородящие.

У некоторых родов зародыши, развивающиеся в матках, срстаются в определенном участке тела со стенкой матки, развивается нечто вроде детского места, или плаценты, млекопитающих. Через плаценту и совершается питание зародыша за счет материнского организма. Развитие прямое.

Экология и распространение. Первичотрахейные встречаются главным образом в подстилке влажных тропических лесов, под упавшими стволами деревьев, камнями. Географическое распространение их очень своеобразно, близкородственные формы обитают на разных континен-

тах. Первичнотрахейные известны из Центральной и Южной Америки, Центральной и Южной Африки, Индии, Малайского архипелага, Новой Гвинеи, Новой Зеландии и Австралии. Наиболее характерные представители: *Peripatus* в Америке, к этому роду относится *P. torquatus* — самый крупный вид, достигающий в длину 15 см, *Peripatopsis* — в Южной Африке, *Peripatoides* — в Южной Австралии.

Филогения. Ряд признаков первичнотрахейных указывает на их родство с аннелидами, в частности с кл. Polychaeta. Таковы: гомономность сегментации туловища, строение конечностей, близких к параподиям, развитие целомодуков почти во всех сегментах, наличие кожно-мускульного мешка и гладкая мускулатура и, наконец, «пузыревидные» глаза. Вместе с тем первичнотрахейные обнаруживают много особенностей организации, общих с членистоногими: миксоцель, превращение конечностей в ротовые органы, сердце с остиями, трахеи, общее строение мозга и характер движения: первичнотрахейные ползают, перебирая ногами, а не посредством перистальтики кожно-мускульного мешка.

Некоторые черты строения, не склоняясь ни в ту, ни в другую сторону, указывают на очень большую примитивность первичнотрахейных. Такова брюшная часть нервной системы. С другой стороны, в строении их половой системы и в эмбриональном развитии имеются явные признаки вторичной специализации.

Общие с членистоногими черты строения недостаточны для включения онихофор в состав типа Arthropoda. У первичнотрахейных нет столь характерного для последних

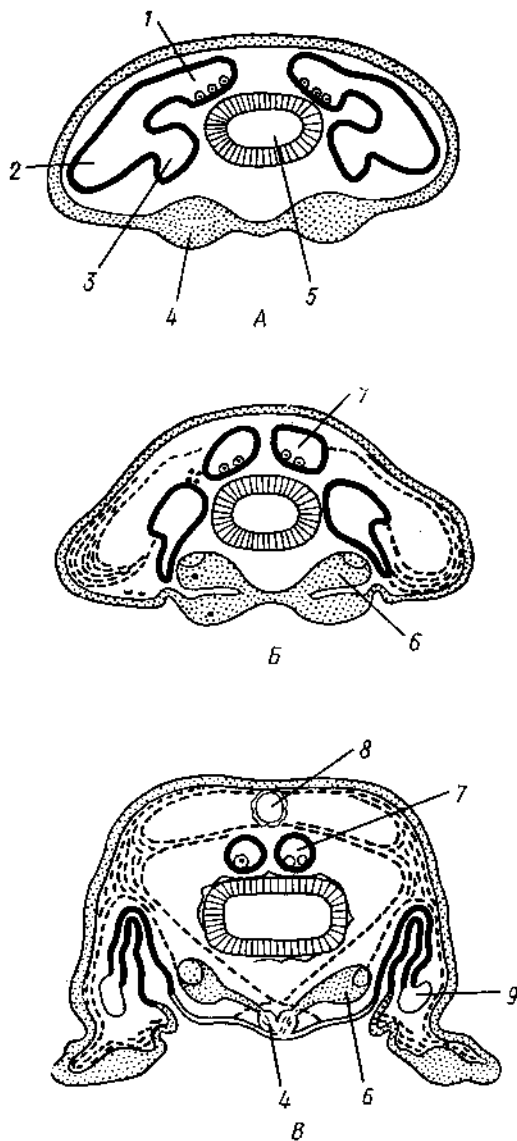


Рис. 423. Развитие пелома у *Peripatus*. А — поперечный разрез зародыша; целомические мешки подразделены на 3 отдела: спинной, брюшной и боковой; Б и В — то же, превращение спинного отдела в половые железы и образование целомодуков за счет брюшного и отчасти бокового отделов. Стенка значительной части боковых отделов разрушается, и на их месте образуется смешанная полость тела (миксоцель) (из Давыдова): 1 — спинной отдел пелома, 2 — боковой, 3 — брюшной, 4 — брюшной орган, 5 — кишка, 6 — нервный ствол, 7 — половая железа, 8 — сердце, 9 — концевой пузырек целомодука

прочного наружного скелета, хотя их тонкая кутикула и содержит хитин. В состав головы у них входит всего три сегмента, а у членистоногих не менее четырех (с. 291). Конечности онихофор несравнимы с ногами членистоногих.

Анализ всех признаков типа *Опушорного* показывает, что их предками были многощетинковые кольцецы и их эволюция отчасти проходила параллельно эволюционному развитию членистоногих. В настоящее время известны ископаемые формы из кембрийских отложений, напоминающие современных онихофор, но обитавшие в море.

ТИП МОЛЛЮСКИ (MOLLUSCA)

Моллюски, или мягкотелые, образуют ясно ограниченный тип животных, ведущий начало от кольчатых червей. К моллюскам относятся главным образом водные, реже наземные животные, характеризующиеся следующими признаками.

1. Моллюски — билатерально-симметричные животные, однако у части моллюсков вследствие своеобразного смещения органов тело становится асимметричным.

2. Тело моллюсков несегментированное, лишь у ряда низших представителей обнаруживаются некоторые признаки метамерии.

3. Моллюски — вторичнополостные животные с неметамерным остаточным целомом, представленным у большинства форм окологердечной сумкой (перикардием) и полостью гонад. Все промежутки между органами заполнены соединительной тканью.

4. Тело моллюсков, как правило, состоит из трех отделов — головы, туловища и ноги. Очень часто туловище разрастается на спинную сторону в виде внутренностного мешка. Нога — мускулистый испарный вырост брюшной стенки тела, служит для движения.

5. Основание туловища окружено большой кожной складкой — мантией. Между мантией и телом находится мантийная полость, в которой лежат жабры, некоторые органы чувств и открываются отверстия задней кишки, почек и полового аппарата. Все эти образования вместе с почками и сердцем (расположенными в близком соседстве с мантийной полостью) называются мантийным комплексом органов.

6. На спинной стороне тела, как правило, имеется выделяемая мантией защитная раковина, чаще цельная, реже двустворчатая, или состоящая из нескольких пластинок.

7. Для большинства моллюсков характерно присутствие в глотке особого аппарата для размельчения пищи — терки (радулы).

8. Кровеносная система характеризуется наличием сердца, состоящего из желудочка и предсердий; она не замкнута, т. е. часть своего пути кровь проходит по системе не оформленных в сосуды лакун и синусов. Органы дыхания обычно представлены первичными жабрами — ктенидиями. Последние, однако, у ряда форм исчезают или замещаются органами дыхания иного происхождения (с. 459).

Для выделения служат почки — видоизмененные целомодукты, сообщающиеся внутренними концами с окологердечной сумкой.

9. Нервная система у примитивных форм состоит из окологлоточного кольца и четырех продольных стволов; у высших форм на стволах в результате концентрации нервных клеток формируется несколько пар ганглиев. Нервная система такого типа называется разбросанно-узловой.

10. Развитие моллюсков очень похоже на таковое многощетинковых червей; у большинства дробление спирального типа, детерминированное. У низших представителей из яйца выходит трохофора, у большинства

остальных — видоизмененная трохофорная личинка — парусник (велигер).

Тип Mollusca включает около 130 000 видов и подразделяется на два подтипа: боконервные (Amphineura) и раковинные (Conchifera).

ПОДТИП БОКОНЕРВНЫЕ (AMPHINEURA)

Примитивные моллюски с шиповатой кутикулой, часто также с 8 метамерными пластинками раковины на спинной стороне тела. Внутренний мешок отсутствует. Нервная система с двумя парами продольных стволов, причем боковые (плевро-висцеральные) стволы переходят друг в друга позади анального отверстия. Голова без глаз и щупалец. Статочистов нет.

КЛАСС I. ПАНЦИРНЫЕ, ИЛИ ХИТОНЫ (LORICATA, ИЛИ POLYPLACOPHORA)

Объединяет значительное число представителей подтипа Amphineura (1000 видов). Панцирные живут главным образом в полосе прибоя, где медленно ползают по камням или прочно присасываются к ним подошвой ноги, будучи вполне защищены покрывающими их сверху пластинками раковины.

Класс Loricata характеризуется следующими особенностями. Внутренний мешок отсутствует. Раковина, как правило, состоит из 8 пластинок. Мантия в виде кольцевой складки равномерно окружает тело со всех сторон, прикрывая не только ногу, но и голову. Мантийная полость имеет вид круговой борозды, в которой расположены многочисленные парные ктенидии. Нервная система складывается из окологлоточного церебрального кольца и двух пар продольных нервных стволов. Головные органы чувств отсутствуют. Характерно развитие спинных органов чувств на раковине (эстеты, глаза). Панцирные — раздельнополые животные; в развитии имеется личинка — трохофора.

Строение и физиология. Внешняя морфология. Форма тела большей частью продолговато-овальная, несколько сплюснутая в спинно-брюшном направлении (рис. 424). Размеры хитонов варьируют от нескольких миллиметров до 33 см (у толстого мясистого *Cryptochiton* из дальневосточных морей). Тело состоит из трех характерных для моллюсков отделов: головы, туловища и ноги. Голова слабо обособлена от туловища и лишена органов чувств; она обращена на брюшную сторону тела (рис. 425). Остальную часть брюшной поверхности занимает широкая плоская мускулистая

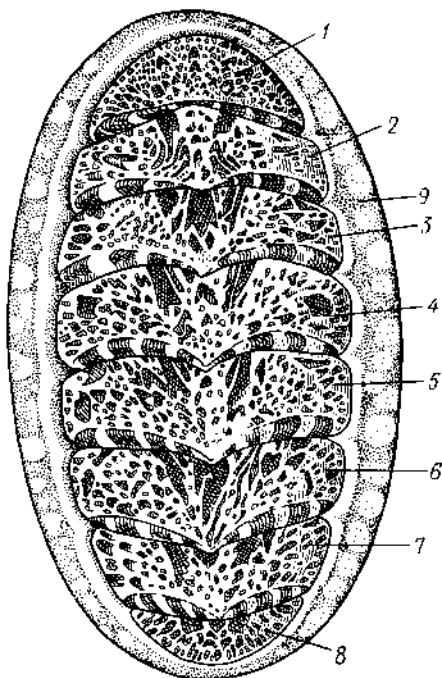


Рис. 424. Хитон *Tonicella marmorea* со спинной стороны (по Иванову): 1-8 — пластинки раковины, 9 — край мантии

нога, в результате сокращения мышц которой и происходит медленное ползание моллюска по субстрату. Спинные покровы туловища хитонов образуют по всей периферии мясистую складку, нависающую со всех сторон книзу, а спереди покрывающую также голову и называемую мантийной складкой. Между этой складкой, с одной стороны, и головой и туловищем, с другой — получается промежуток в виде глубокого желобка — мантийная борозда. В полости помещаются органы дыхания и открываются также выводные отверстия пищеварительной, половой и выделительной систем.

Раковина. Спинная сторона тела покрыта раковиной, которая представляет собой продукт выделения наружного эпителия. Восемь пластинок раковины расположены друг за другом в один ряд и подвижно сочленены (см. рис. 424). Они черепицеобразно прикрывают друг друга так, что задний край первой пластинки находит на передний край второй и т. д. Вследствие такого расположения пластинок хитоны могут сворачиваться на брюшную сторону, как мокрицы и трилобиты. Пластинки покрывают всю спинную поверхность, оставляя обнаженной только узкую краевую зону мантии. Раковина в пределах класса может подвергаться частичной редукции. Именно пластинки раковины могут уменьшаться в размерах (*Cryptoplax*) или обрастаются толстым слоем кожи, так что раковина становится внутренней (*Cryptochylon*).

Каждая раковинная пластинка состоит из нескольких слоев, отличающихся по составу. В наружном слое преобладает органическое рогоподобное вещество, в самом внутреннем — известь. Стросные раковины может упрощаться за счет выпадения поверхностных слоев, что особенно часто наблюдается у видов, обладающих внутренней раковиной. В эпителии краевой зоны спины развиваются многочисленные известковые чешуйки и иглы. Каждая игла формируется одной клеткой эпителия. Снаружи эпителий одет эластичной кутикулой.

Строение раковины наложило отпечаток на

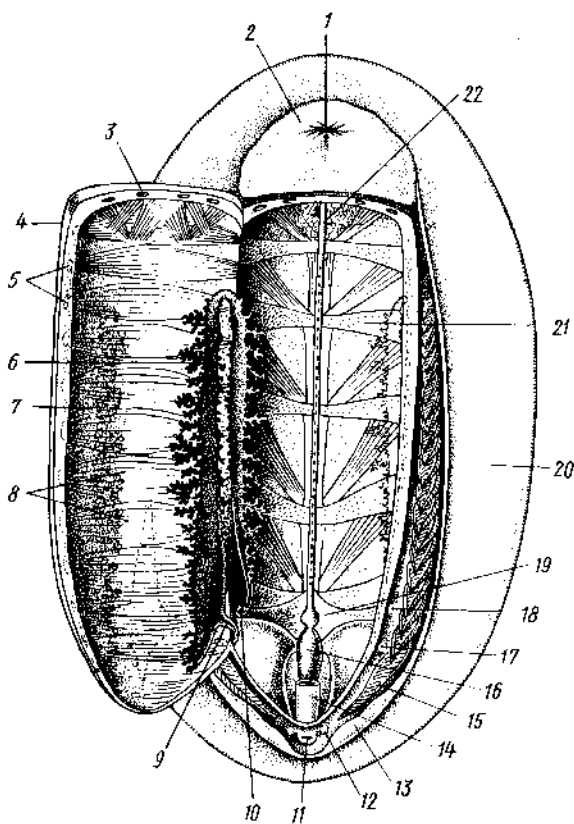


Рис. 425. Хитон *Tonicella marmorea*, вскрытый с брюшной стороны. Большая часть органов удалена (по Иванову):

1 — рот, 2 — голова, 3 — перерезанные кровеносные синусы (оформленные лакуны), 4 — нога, 5, 8 — ножные мышцы, 6 — правая почка, 7 — левая почка, 9 — проток почки, 10 — отверстие почки в перикардии, 11 — анальное отверстие, 12 — осфрадий, 13 — край мантии, 14 — кишка, 15 — жабры, 16 — желудочек сердца, по бокам от него два предсердия, 17 — наружное почечное отверстие, 18 — наружное половое отверстие, 19 — перикардий, 20 — мантия, 21 — мышцы, связанные с раковиной, 22 — аорта

особенности строения мускулатуры *Loricata*. Группы мышечных пучков, прикрепляющиеся к раковинным пластинкам, следуют упорядоченно одна за другой, чем напоминают метамерное расположение органов у членистых животных (в первую очередь, кольчатых червей).

Пищеварительная система (рис. 426). Рот лежит на нижней стороне головы и ведет сначала в ротовую полость, затем в мускулистое расширение передней кишки — глотку. Со дна глотки в нее вдается продольный мускулистый валик — язык. Поверхность языка одета довольно толстой роговой кутикулой, на которой сидят в несколько поперечных и продольных рядов роговые зубцы. Это перетирающий пищу аппарат — терка, или радула. Передний конец языка свободно торчит в полость глотки, тогда как задний погружен в глубину узкого и длинного кармашка, образованного выпячиванием глоточной полости. Роговая пластинка, покрывающая язык, доходит до самого конца этого влагалища радулы. Передний край радулы от употребления постепенно стирается, но на дне влагалища имеется несколько рядов эпителиальных клеток (одонтобластов), выделяющих новые роговые зубчики. Они выдвигаются постепенно из влагалища на поверхность языка и замещают стертые части радулы. Со спинной стороны в глотку открывается пара небольших слюнных желез, а несколько далее, на месте перехода глотки в пищевод, пара особых сахарных желез, секрет которых способствует превращению крахмала в сахар.

За глоткой следует более узкий пищевод, переходящий в энтодермальную среднюю кишку. Начальный отдел последней образует мешковидное расширение — желудок. В него открываются протоки большой двухлопастной печени, правая лопасть которой меньше левой и лежит несколько впереди нее. Остальная часть средней кишки, или тонкая кишка, отличается большой длиной (в несколько раз длиннее тела); она образует многочисленные изгибы, затем направляется назад и открывается при помощи короткой задней кишки на заднем конце туловища в мантийную полость. Пищей панцирным служат преимущественно водоросли, которых они соскребают при помощи радулы с камней и скал.

Нервная система (рис. 427) носит примитивный характер. Она состоит из окологлоточного нервного кольца, верхняя половина которого соответствует парным мозговым, или церебральным, узлам других моллюсков, и

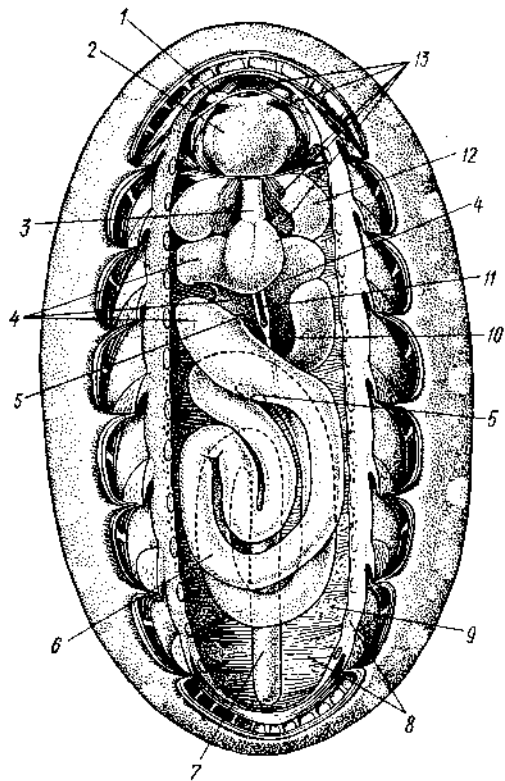


Рис. 426. Хитон *Tonicella marmorea*, вскрытый со спинной стороны; аорта, сердце, половая система, лопасти печени удалены (по Иванову):

1 — слюнная железа, 2 — глотка, 3 — пищевод, 4 — желудок, 5 — отверстия печени в желудок, 6 — кишка, 7 — задняя кишка, 8 — ножные мышцы, 9 — выросты почки, 10 — внутренняя артерия, 11 — радула, 12 — сахарная железа, 13 — мышцы глотки

из двух педалных и двух плевровисцеральных нервных стволов. Педалные стволы расположены ниже и кнутри от плевровисцеральных; они проходят внутри ноги и связаны между собой многочисленными, расположенными без особого порядка поперечными перемычками. Плевровисцеральные стволы проходят под мантийным желобком и сзади, над порошицей, переходят один в другой. Кроме того, плевровисцеральный ствол каждой стороны соединяется с педалным той же стороны множеством поперечных перемычек. В общем, нервная система получает вид как бы двойной веревочной лестницы, несколько напоминающая таковую некоторых *Polychaeta*. Окологлоточное кольцо снабжает нервами голову, педалные стволы — ногу, а плевровисцеральные — все остальное тело.

Органы чувств развиты слабо. В мантийной полости с каждой стороны залегает валик чувствительного эпителия, проходящий у основания жабр. Эти валики считаются органами химического чувства. Настоящие органы химического чувства — осфрадии, свойственные моллюскам других групп, у хитонов чаще всего рудиментарны. Они представляют группы высоких пигментированных клеток, расположенных у основания самой крупной пары жабр (см. ниже).

Очень распространены у *Logicata* мелкие органы чувств на спинной стороне тела, или эстеты. Это эпителиальные сосочки, входящие от кожного эпителия спинной стороны в наружный слой раковинных пластинок; они содержат группу продолговатых чувствительных клеток, над которой поверхностная

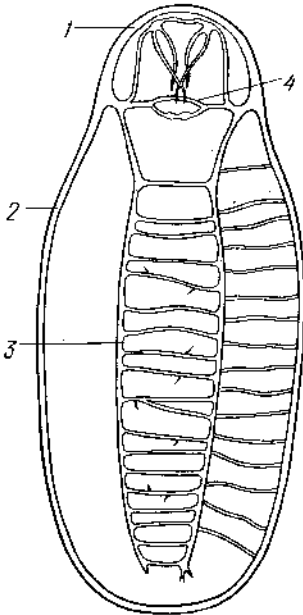


Рис. 427. Нервная система хитона *Acanthochiton disorepans* (по Пельнеру):

1 — церебральная нервная дуга, 2 — плевровисцеральный ствол, 3 — педалный ствол, 4 — подглоточная дуга

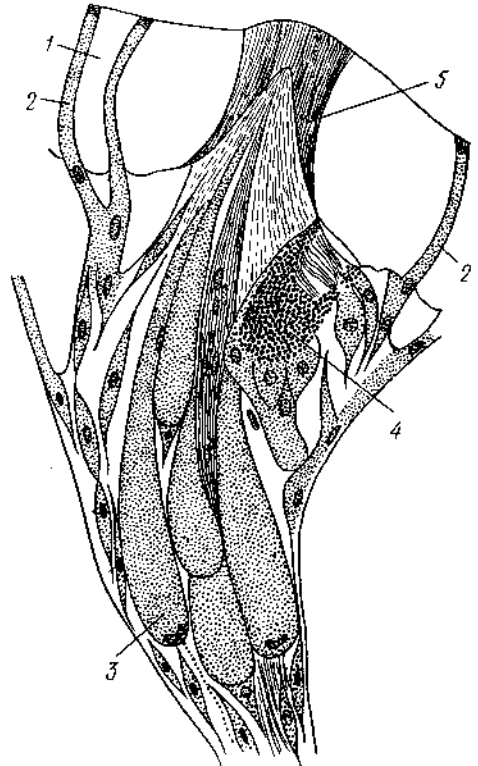


Рис. 428. Разрез через спинной орган чувств хитона *Callochiton* (из Гаймена):

1 — наружный слой раковины, 2 — микроворсинки, 3 — железистые клетки, 4 — глазок, 5 — мегалэстет

пленка органического слоя раковины образует утолщение в виде рогового колпачка. Внутренние концы чувствительных клеток эстетета продолжают в нервные волокна, которые вступают в связь с плевровисцеральными стволами. По размерам различают крупные, состоящие из нескольких, а иногда даже из многих клеток мегалэстететы, и мелкие, содержащие одну чувствительную клетку, микрэстететы. Эстететы рассеяны в большом числе на спине животного, образуя иногда более или менее правильные ряды; это органы осязания. У некоторых *Logisata* часть эстететов модифицируется в своеобразно устроенные глазки (рис. 428).

Настоящие глаза, органы равновесия —статоцисты и головные щупальца — у панцирных моллюсков отсутствуют.

Органы дыхания. Панцирные моллюски обладают жабрами. Число их в отличие от большинства моллюсков колеблется от 4 до 80 пар. Жабры располагаются в один ряд на каждой стороне тела в мантийной борозде (см. рис. 425), причем одна пара, лежащая позади почечных отверстий, больше других. Каждая жабра имеет вид ланцетовидной пластинки с широким основанием; на обеих плоских сторонах пластинки перпендикулярно к ней отходит по ряду лепестков, прилегающих друг к другу, как страницы книги. Таким образом, жабра имеет двоякоперистое строение. Вся поверхность ее одета мерцательным эпителием. Вдоль узкой стороны жаберной пластинки, обращенной к ноге, от основания к свободному концу жабры проходит приносящий жаберный сосуд с венозной кровью, а вдоль стороны, обращенной к мантии, от конца жабры к ее основанию идет выносящий сосуд с окисленной кровью. Веточки обоих сосудов продолжают в жаберные лепестки. Благодаря работе ресничек эпителия вокруг жабры циркулирует вода, что способствует газообмену между кровью жаберных сосудов и внешней средой.

Кровеносная система состоит из сердца и кровеносных сосудов. Сердце лежит над кишечником в задней части тела и образовано срединным желудочком и двумя боковыми предсердиями (см. рис. 425). Кровь поступает из предсердий в желудочек через одну-две пары атрио-вентрикулярных отверстий с клапанами, которые мешают крови возвращаться в предсердия при сокращениях желудочка. Оба предсердия сообщаются друг с другом позади желудочка. Желудочек сзади замкнут слепо, а на переднем конце продолжается в главный сосуд тела — аорту. Аорта направляется вперед, посылая от себя побочные артерии к половой железе. Из артерий кровь, постепенно отдавая кислород тканям, поступает в систему лакун, т. е. в неправильные промежутки между тканями и органами. Из лакун кровь, лишившись кислорода, собирается в два приносящих жаберных сосуда, располагающихся по бокам тела под плевровисцеральными стволами. От них отходят более тонкие сосуды, которые в жабрах распадаются на капилляры, где кровь окисляется и затем из каждой жабры по выносящему жаберному сосуду попадает в 2 более мощные жаберные вены. Последние идут параллельно приносящим сосудам, но только над плевровисцеральными стволами; обе жаберные вены открываются в предсердия.

Сердце окружено особым участком вторичной полости тела — околосердечной сумкой, или перикардием. Итак, кровеносная система панцирных незамкнута, но строение сердца более сложное, чем у членистоногих.

Органы выделения. Кровь освобождается от накапливающихся в ней азотистых продуктов обмена веществ, отдавая их выделительным органам — почкам. С обеих сторон кишечника залегает по V-образно изогнутому каналу, их вершины обращены вперед (рис. 429). Внутренняя,

обращенная к срединной линии ветвь этого канала, сообщается при помощи мерцательной воронки с перикардием, наружная открывается выделительной порой сбоку от порошицы в мантийный желобок, т. е. наружу. На всем протяжении канала от него отходят тонкие ветвящиеся слепые выпячивания. По мезодермальному происхождению и присутствию на внутреннем конце канала мерцательной воронки, открывающейся в целом (перикардий), выделительные органы моллюсков соответствуют целомодуктам (половым воронкам) высших червей.

Половая система. Панцир-

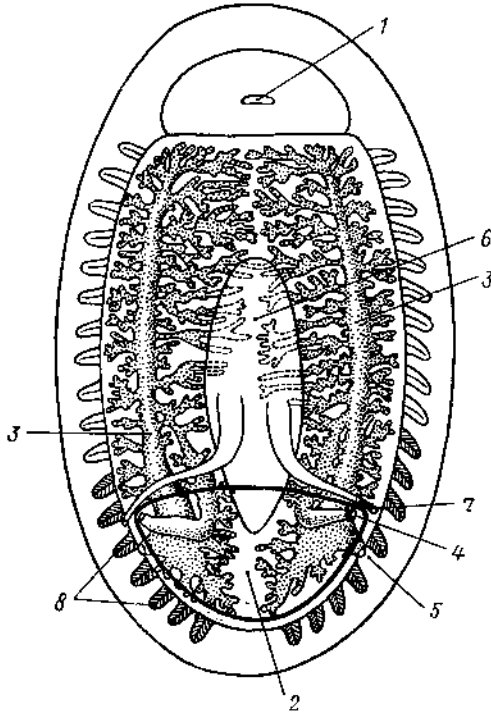


Рис. 429. Схема выделительной и половой системы *Logicata* (по Геллеру):

1 — рот, 2 — перикардий, 3 — почки, 4 — внутренние отверстия почек в перикардий, 5 — наружные отверстия почек, 6 — половая железа, 7 — половые отверстия, 8 — жабры

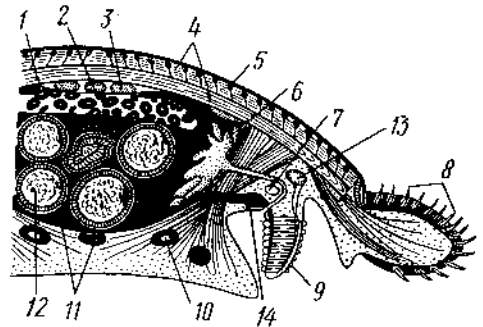


Рис. 430. Схема поперечного разреза хитона (из Лемке и Вингстрайда):

1 — яичник, 2 — аорта, 3 — продольные мышцы, 4 — раковина, 5 — эстеты, 6 — почки, 7 — плевровисцеральный ствол, 8 — кутикулярные шипы мантии, 9 — жабра, 10 — pedalный ствол, 11 — кровеносные лакуны, 12 — кишка, 13 — приносящий жаберный сосуд, 14 — выносящий жаберный сосуд

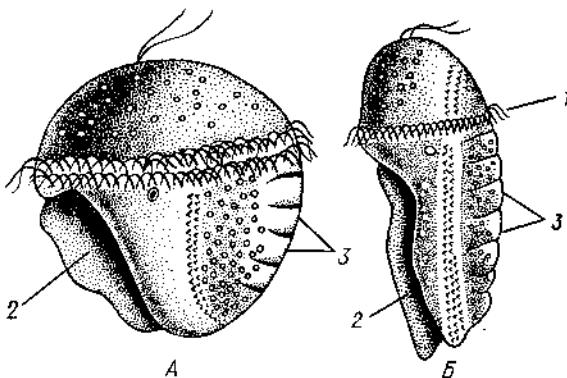


Рис. 431. Личинка хитона *Ischnochiton magdalenensis* и ее метаморфоз (по Хитсу). А — трохофора в начале метаморфоза; Б — несколько более поздняя стадия:

1 — прототрох, 2 — зачаток ноги, 3 — закладка пластинок раковины

ные раздельнополы, причем их половые железы в большинстве случаев сливаются в непарный семенник или яичник, лежащий над кишечником (рис. 430). Гонада не имеет сообщения с перикардием, но снабжена двумя специальными половыми протоками, открывающимися в мантийный желобок (см. рис. 429). Органов совоплощения нет, половые продукты выводятся прямо в воду.

Развитие. Из яйца хитонов развивается личин-

ка, снабженная предротовым венчиком ресничек, теменной пластинкой с султаном длинных ресничек и очень похожая на трохофору кольцецов. Затем она приобретает некоторые признаки, характерные для панцирных моллюсков: на спинной стороне закладываются особые ямки, в которых формируются раковинные пластинки; на брюшной стороне появляется зачаток ноги в виде выступа, покрытого ресничками, и зачатки двух пар небольших глазков (рис. 431). Личинка сначала ведет плавающий образ жизни, потом, по мере дальнейшего развития органов, свойственных взрослым хитонам, личиночные признаки — теменной султан, венчик ресниц, глаза — исчезают, и молодое животное опускается на дно.

КЛАСС II. БОРОЗДЧАТОБРЮХИЕ, ИЛИ БЕСПАНЦИРНЫЕ (SOLENOGASTRES, ИЛИ APLACOPHORA)

Класс объединяет Amphineura, лишенных раковины и ноги. Червеобразное тело покрыто кутикулой, несущей многочисленные известковые шипы. Мантийная полость находится на заднем конце тела.

Бороздчатобрюхие обитают в илу или поселяются на колониях гидридных полипов, гидрантов которых объедают. Это морские малоподвижные животные, встречающиеся преимущественно на глубинах. Число известных видов около 150. Их длинное червеобразное тело иногда достигает 30 см. На месте ноги у части бороздчатобрюхих имеется продольный мерцательный желобок с узким килем, представляющим рудимент ноги. Радула рудиментарна или отсутствует. Кишка прямая, многие виды лишены желудка и печени. Жабры отсутствуют (*Paramekia*, *Neomenia*; рис. 432,Б) или же они представлены одной парой, расположенной на заднем конце тела (*Chaetoderma*; рис. 432,А). Нервная система очень близка к таковой *Logicata*. Среди бороздчатобрюхих встречаются как гермафродитные, так и раздельнополые формы. Развитие осуществляется с метаморфозом, во время которого у животного на одной из стадий закладываются спинные пластинки, позднее отпадающие и заменяющиеся мелкими спикулами.

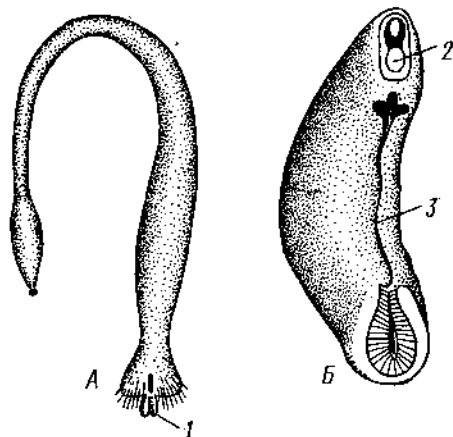


Рис. 432. Представители бороздчатобрюхих моллюсков. А — *Chaetoderma nitidulum*; Б — *Neomenia carinata* (из Гафмен):

1 — жабры, 2 — ротовое отверстие, 3 — брюшная бороздка

ПОДТИП РАКОВИННЫЕ (CONCHIFERA)

Моллюски с известковой раковиной, цельной или разделенной на две боковые створки. Покровы без кутикулы. Внутренностный мешок часто хорошо развит. Нервная система чаще разбросанно-узлового типа. Боковые нервные стволы сзади соединяются под задней кишкой. На голове расположены глаза и щупальца. Имеютсястатоцисты.

Различаются 5 классов: Моноплакофоры (Monoplacophora), Брюхоногие (Gastropoda), Лопатоногие (Scaphopoda), Пластинчатожаберные (Lamellibranchia) и Головоногие (Cephalopoda).

КЛАСС I. МОНОПЛАКОФОРЫ (MONOPLACOPHORA)

В ископаемом состоянии эти моллюски известны уже давно из отложений кембрия, силура и девона. Они обладали колпачковидной, блюдцевидной или спирально закрученной раковиной. По внешнему сходству с брюхоногими моллюсками они долго причислялись к классу Gastropoda и лишь в 1940 г. были выделены в особый класс (с. 500).

В 1952 г. неожиданно был найден современный представитель класса — *Neopilina galathea*. Эта замечательная находка была сделана в восточной части Тихого океана на глубине 3590 м датской зоологической морской экспедицией на судне «Галатейя».

Тело *Neopilina* состоит из небольшой головы, довольно высокого туловища и дисковидной ноги (рис. 433). Голова, лежащая спереди на брюшной стороне тела, почти не обособлена от туловища, несет ротовое отверстие. Перед ним располагается пара щупалец и особая кожная складка — велум. Глаза отсутствуют. У концов велума около переднего края ноги лежит пара кустикообразных щупалец, вероятно, имеющих обонятельную функцию. Туловище *N. galathea* покрыто низкой конусовидной раковиной с круглым нижним краем и вершиной, сдвинутой вперед (рис. 434, А). Диаметр раковины до 3 см. Колпачковидная раковина

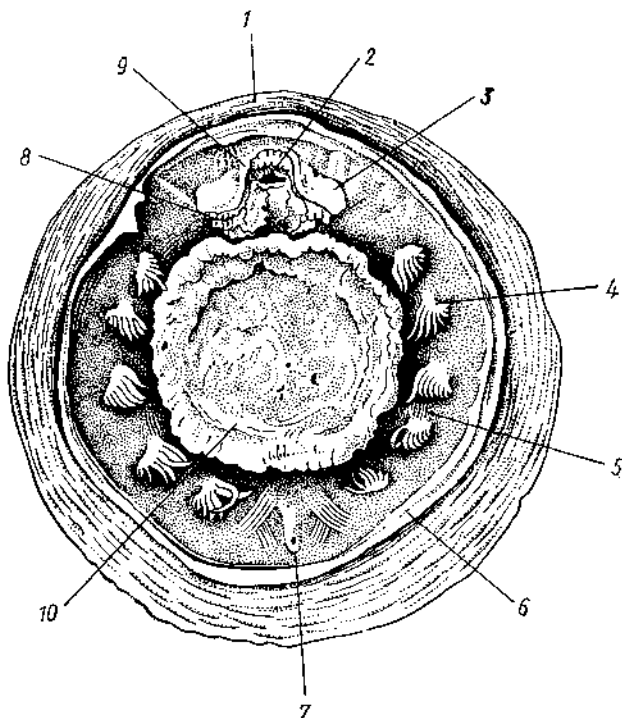


Рис. 433. *Neopilina galathea* с брюшной стороны (по Лемке):

1 — край раковины, 2 — рот, 3 — велум, 4 — жабра, 5 — мантийная борозда, 6 — край мантии, 7 — анус, 8 — орган химического чувства, 9 — голова, 10 — нога

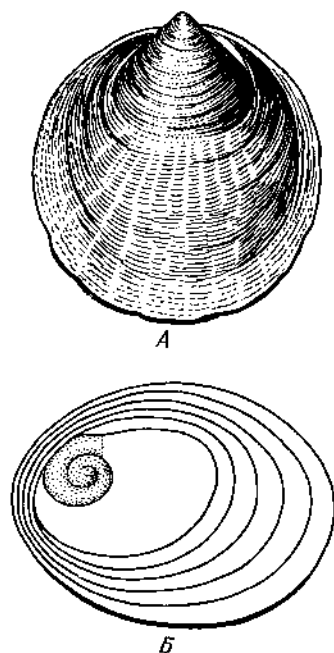


Рис. 434. *Neopilina galathea*. А — раковина со спинной стороны; Б — верхушка раковины с личиночной раковиной (по Лемке и Вингстранду)

современных моноплакофор, по-видимому, возникла в результате вторичного упрощения. В пользу этого предположения говорит наличие спиральных раковин у древних ископаемых форм. Кроме того, даже у *N. galathea* в процессе развития сначала формируется спирально закрученная раковина, сохраняющаяся и у взрослых животных на самой вершине колпачковидной раковины (рис. 434, Б). Нижние края туловища переходят в кольцевую кожную складку, окружающую голову и ногу и прилегающую к краям раковины. Это мантия, чрезвычайно похожая на таковую у панцирных. Между мантией, головой и ногой находится довольно широкая мантийная борозда. Нога, расположенная позади головы, имеет широкую плоскую подошву. Мускулатура *Neopilina* обнаруживает отчетливо выраженную метамерию — имеется 8 пар мышц, идущих от ноги к спинной стороне раковины (рис. 435). Позади ноги лежит небольшой сосочек с анальным отверстием, а по бокам от него на дне мантийной борозды располагаются 5—6 пар перистых жабр.

Пищеварительная система состоит из глотки, пищевода, желудка, средней и задней кишки. Имеется хорошо развитая радула с многочисленными роговыми зубами. В желудок двумя самостоятельными отверстиями открывается пара симметричных лопастей печени, а в его полости находится хрустальный столбик (с. 457). Длинная средняя кишка образует несколько больших петель и заканчивается довольно широкой задней кишкой.

Кровеносная система образована сердцем, состоящим из пары желудочков и двух пар предсердий, и кровеносными сосудами. От желудочков отходит аорта (рис. 435), по которой кровь поступает в систему лакунарных пространств, окружающих кишечник, гонады, печень и другие внутренностные органы. Венозная кровь из лакуп поступает в органы дыхания — жабры. Окисленная кровь из задней пары жабр изливается в

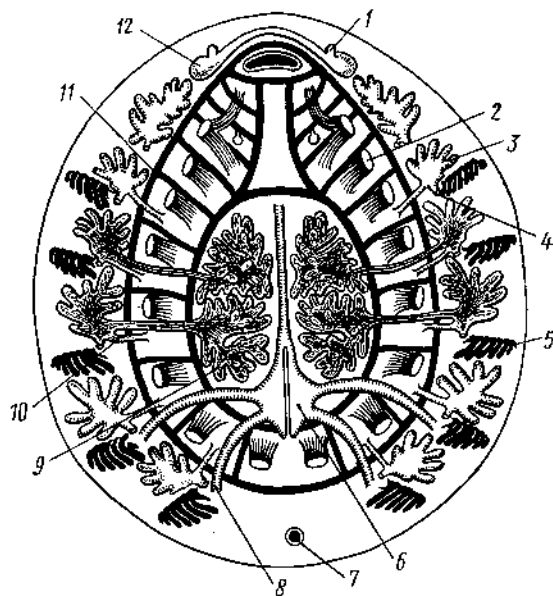


Рис. 435. Схема организации *Neopilina* (по Лемке и Вингстранду):

1 — головное щупальце, 2 — ножные мышцы, 3 — почка, 4 — наружное почечное отверстие, 5 — жабра, 6 — желудочек сердца, 7 — анальное отверстие, 8 — предсердие, 9 — половая железа, 10 — проток, соединяющий почку с целомом, 11 — плевровисцеральный ствол, 12 — велум

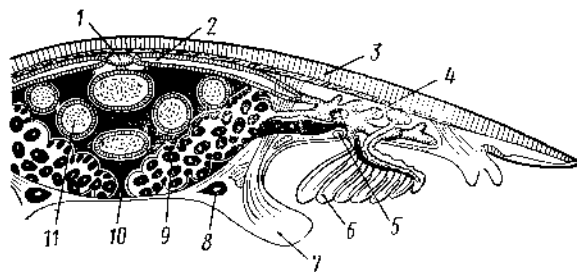


Рис. 436. Схема поперечного разреза *Neopilina* (из Лемке и Вингстранда):

1 — аорта, 2 — дорзальный целом, 3 — раковина, 4 — почка, 5 — плевровисцеральный ствол, 6 — жабра, 7 — нога, 8 — педальный ствол, 9 — половая железа, 10 — кровеносная лакуна, 11 — кишка

заднюю пару предсердий, кровь из остальных ктенидиев поступает в продольные боковые синусы, сообщающиеся с передней парой предсердий. Из предсердий кровь направляется в желудочки, расположенные по сторонам кишечника. Передние оттянутые концы желудочков объединяются и образуют аорту.

Каждый желудочек с прилегающими предсердиями заключен в тонкостенный целомический мешок — перикардий. Кроме перикардиальных целомов имеются очень обширные парные дорзальные целомы (рис. 436), сообщающиеся с наружной средой при помощи целомодуктов.

Выделительная система. Органы выделения представлены 6 парами почек, или целомодуктов, открывающихся внутренними концами в перикардии (две задние пары почек) или в парный дорзальный целом (остальные почки), а наружными — в мантийную бороздку у основания ктенидиев.

Нервная система (рис. 437) устроена так же, как у *Amphineura*, т. е. имеются нервное кольцо вокруг глотки и две пары продольных нервных стволов — педальные и плевровисцеральные. Педальные стволы при помощи многочисленных боковых нервов иннервируют

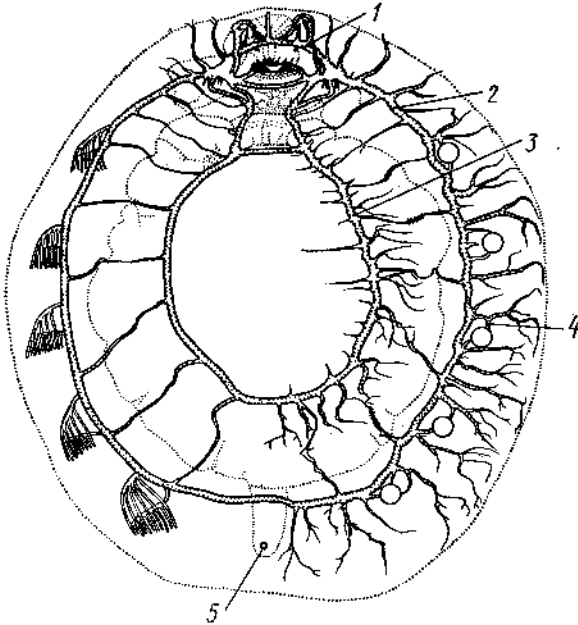


Рис. 437. Нервная система *Neopilina galathea* (по Лемке и Вингстранду):

1 — церебральная нервная дуга, 2 — плевровисцеральный ствол, 3 — педальный ствол, 4 — жаберные нервы, 5 — анальное отверстие

ют ногу и сзади соединяются друг с другом. Сходным образом объединяются и плевровисцеральные стволы, посылающие нервы к жабрам и другим мантийным органам. Между педальными стволами имеется лишь одна поперечная нервная перемычка; плевровисцеральные и педальные стволы каждой стороны объединяются 10 нервными перемычками.

Органы чувств представлены парой очень коротких головных щупалец и парой разветвленных придатков — органов химического чувства (см. рис. 433), расположенных между головой и передним краем ноги. Кроме того, имеется пара органов равновесия — статоцистов; каждый представляет уплощенный эпителиальный мешочек, сообщающийся длинным протоком с наружной средой.

Половая система. *Neopilina* раздельнопола. Две пары лопастных половых желез (см. рис. 435) расположены вентрально, ниже кишечника и печени. Яичники и семенники сообщаются протоками с почками, через которые и происходит выведение половых продуктов наружу. Оплодотворение яиц, по-видимому, осуществляется в морской воде.

Приведенный выше очерк организации *Neopilina* показывает наличие у *Monoplacophora* ряда примитивных черт, выраженных в сохране-

нии спинной части целома (парные дорзальные целомы) и в метамерии некоторых систем органов: кровеносной, выделительной, дыхательной, половой (см. рис. 435, 437).

КЛАСС II. БРЮХОНОГИЕ (GASTROPODA)

Брюхоногие, или улитки, — самый богатый представителями класс моллюсков.

Первично брюхоногие моллюски — обитатели моря, но многие из них приспособились к жизни в пресных водоемах и на суше. Очень небольшое число видов ведет паразитический образ жизни. Класс *Gastropoda* подразделяется на 3 подкласса: переднежаберных (*Prosobranchia*), заднежаберных (*Opisthobranchia*) и легочных (*Pulmonata*).

Размеры брюхоногих варьируют от 2—3 мм до нескольких десятков сантиметров. К самым крупным видам относятся *Hemifusus probosciferus* (подкл. *Prosobranchia*) с ракушкой в 60 см, морской заяц — *Aplysia* (подкл. *Opisthobranchia*), достигающий 25 см, и некоторые африканские виды наземных улиток *Achatina* (подкл. *Pulmonata*), плавающая форма *Pterotrachea coronata*, длина которой превышает 25 см, и др.

Голова брюхоногих явно обособлена от тела, нога хорошо развита и обычно имеет широкую ползательную подошву (рис. 438), туловище образует верху вырост в виде большого внутренностного мешка. Ракушка состоит из одного куса, но иногда может подвергаться редукции. Характерная черта всех брюхоногих — асимметричность строения. Обыкновенно она уже с первого взгляда бросается в глаза.

Асимметрия брюхоногих моллюсков выражается, во-первых, в редукции правых органов мантийного комплекса, сопровождающейся усиленным развитием их партнеров на левой стороне, и, во-вторых, внутренностный мешок закручивается спирально — эта особенность внешне ясно выражена в форме ракушки (рис. 438).

Строение и физиология. Форма тела брюхоногих разнообразна, но большей частью тело продолговато и на спинной стороне выпукло. Голова хорошо развита. Она несет рот, 1—2 пары щупалец и пару глаз. Передняя часть головы нередко вытягивается в длинный хобот, на конце которого располагается ротовое отверстие.

Нога представляет мускулистый брюшной вырост с плоской ползательной подошвой; при помощи сокращений ноги животное медленно и плавно ползет по субстрату. В зависимости от образа жизни нога может испытывать различные модификации. Сильнее всего изменена нога у некоторых представителей кл. *Gastropoda*, перешедших к плавающему образу жизни. Так, у киленогих (подкл. *Prosobranchia*, с. 471) нога сплющивается с боков и превращается в узкий вертикальный плавник (рис. 439), иногда еще с маленьким рудиментом подошвы на брюшном крае, которым животное оживленно машет в обе стороны. В то же время задний отдел ноги вытягивается в длинный хвостовидный руль. У другой группы плавающих *Gastropoda*, а именно у крылоногих (подкл. заднежаберных — *Opisthobranchia*, с. 472), боковые части ноги сильно разра-

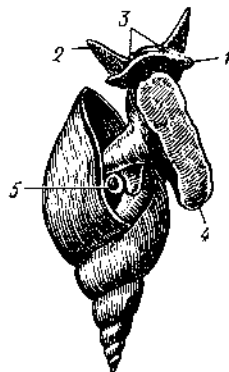


Рис. 438. Прудовик *Lymnaea stagnalis*, натуральная величина (из Ламберта):

1 — ротовые лопасти, 2 — щупальца, 3 — глаза, 4 — нога, 5 — дыхательное отверстие

стаются, образуя пару бьющих по воде крыловидных лопастей (рис. 440), тогда как основная центральная часть редуцируется.

Туловище, или внутренностный мешок, у низших брюхоногих (например, у некоторых *Diotocardia* из подкл. *Prosobranchia*) иногда симметричен и сравнительно неясно отграничен от ноги, так же как и у голожаберных (*Nudibranchia* из подкл. *Opisthobranchia*, с. 472) и у некоторых

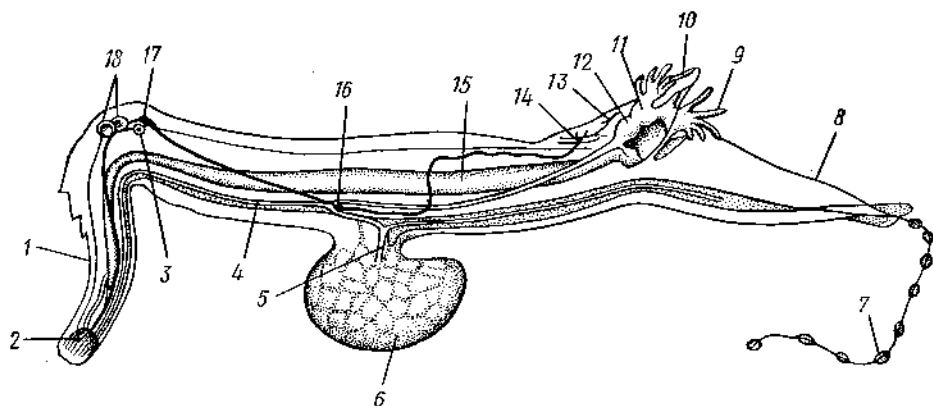


Рис. 439. Киленогий моллюск *Pterotrachea coronata* (из Каруса):

1 — передняя часть головы, 2 — глотка, 3 — статоцист, 4 — головная артерия, 5 — ножная артерия, 6 — передняя часть ноги, 7 — хвостовой придаток, 8 — задняя часть ноги, 9 — ктесмидий, 10 — анальное отверстие, 11 — предсердие, 12 — желудочек сердца, 13 — осфрадий, 14 — висцеральный ганглий, 15 — кишка, 16 — педалный ганглий, 17 — церебральный ганглий, 18 — глаза

легочных (подкл. *Pulmonata*). У большинства видов класса *Gastropoda* туловище, напротив, выдается над ногой в виде большого, более или менее спирально закрученного мешка. На туловище образуется по направлению книзу складка покровов, мантийная складка, под которой находится мантийная полость с расположенным в ней мантийным комплексом органов (см. 442). Как складка, так и полость обычно развиты на передней и на правой стороне туловища. Мантия выделяет раковину, в большинстве случаев закрученную спирально. На начальном конце раковина слепо замкнута — это ее вершина, на другом конце имеется отверстие — устье, через которое торчат наружу голова и нога животного. Лишь в редких случаях обороты раковины лежат в одной плоскости (например, у примитивной ископаемой формы *Tremnotus*, см. рис. 457, или у современных брюхоногих, например у катушки — *Planorbis*). Обычно спираль коническая (турбоспираль). Диаметр оборотов в соответствии с ростом животного увеличивается от вершины к устью. При этом каждый новый, более крупный оборот раковины может охватывать все предыдущие, делая их незаметными (*Supraea*); такие раковины называют инволютными. Гораздо чаще последний оборот лишь прилегает к предыдущим, так что все они заметны. Среди брюхоногих со спиральными раковинами различают два типа по направлению закручивания спирали. Если при взгляде со стороны вершины спираль закручивается (начиная от вершины) по направлению движения часовой стрелки, то раковина называется правовращающей или декстротропной — таких преобладающее большинство. Если же она закручивается влево, то мы имеем дело с левовращающей, лейотропной раковиной. Ось, вокруг которой закручена спираль, обыкновенно представлена плотным столбиком — колонкой (рис. 441); если же обороты не соприкасаются своими внутренними стенками, то вместо плотной колонки по оси спирали обра-

зается полость, пупок. Спиральная раковина обычно настолько обширна, что при опасности животное целиком может втягиваться в нее. У ряда форм, главным образом относящихся к подкл. *Prosobranchia*, на спинной стороне задней части ноги обычно имеется известковая или роговая пластинка, крышечка, более или менее соразмерная с диаметром

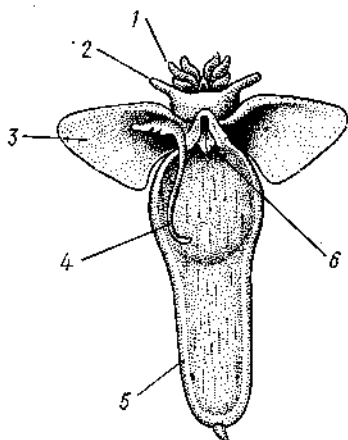


Рис. 440. Крылоногий моллюск *Clione limacina* (по Боасу):

1 — околоротовые придатки, 2 — щупальца, 3 — плавник — боковая часть ноги, 4 — совокупительный орган, 5 — внутренний мешок (туловище), 6 — средняя часть ноги

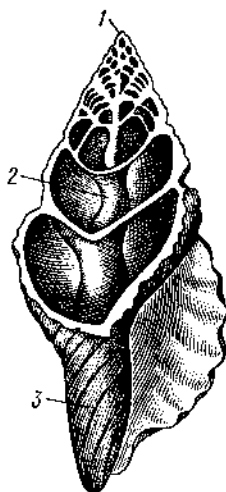


Рис. 441. Продольный распил раковины *Chaeronia* (по Оуэну):

1 — вершина раковины, 2 — столбик, 3 — сифональный вырост раковины

устья, для замыкания которого она и служит при втягивании животного.

Некоторые виды брюхоногих имеют более просто устроенную раковину колпачковидной формы (см. рис. 462, Г). Это не примитивные, но вторично упрощенные в отношении раковины брюхоногие, так как личинки их сначала обладают более или менее завитой раковинкой, которая лишь позже принимает вид колпачка.

Раковина брюхоногих состоит из тонкого органического наружного слоя (*periostracum*), под которым лежит фарфоровидный слой (*ostracum*), образованный известковыми пластинками, расположенными перпендикулярно к поверхности раковины.

Углекислая известь добывается из заглатываемой животным воды и пищи. У некоторых брюхоногих (*Haliotis*, *Turbo* и др.) имеется еще внутренний перламутровый слой (с. 476).

Во всех подклассах брюхоногих нередко наблюдается редукция раковины, достигающая в отдельных случаях до полной ее атрофии. Во многих случаях этот процесс идет по следующим этапам: 1) раковина еще хорошо развита, но недостаточна для втягивания в нее всего тела; 2) раковина еще более уменьшает-

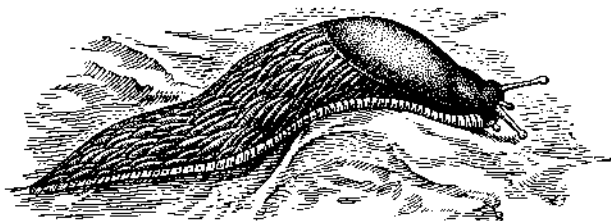


Рис. 442. Слизень *Arion ater* (из Гааке)

сы и отчасти прикрывается двумя заворачивающимися на нее складками мягких тканей. В одних случаях это могут быть складки мантии, в других к ним добавляются разрастающиеся боковые участки ноги; 3) складки срастаются друг с другом по срединной линии над раковиной (р. *Aplysia*, слизень *Limax*) — раковина из наружной становится внутренней и превращается в тонкую пластинку; 4) рудиментарная раковина распадается на отдельные известковые тельца, лежащие в покровах спины — слизень *Arion* (рис. 442); голожаберные, или *Nudibranchia* (рис. 443); 5) все следы раковины пропадают — *Pterotrachea* (см. рис. 439). Утрата раковины чаще всего наблюдается у плавающих и наземных форм, где полза раковины как защитного приспособления, очевидно, меньше невыгодной и при плавании и ползании ее тяжести. Исчезает раковина и у паразитических брюхоногих.

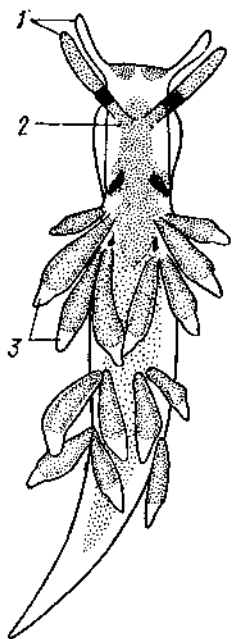


Рис. 443. Голожаберный моллюск *Catriona* (из Гаймса):

1 — щупальца, 2 — глаза, 3 — вторичные жаберы, содержащие отростки печени

Пищеварительная система. Рот лежит на нижней стороне переднего конца головы, которая у некоторых форм вытягивается и образует так называемое рыло. Еще более удлинясь, передний конец головы превращается у некоторых хищных форм из подкл. *Prosobranchia* в мускулистый хоботок, который может вворачиваться и выбрасываться наружу при захватывании добычи. Рот ведет в ротовую полость, переходящую в мускулистую глотку (рис. 444). Глотка содержит язык — мускулистый валик, покрытый тонкой кутикулой и несущий твердые зубы, расположенные поперечными рядами (рис. 445). Кроме того, в ротовой полости на границе с глоткой лежат так называемые челюсти — местные утолщения кутикулы; они роговые, а иногда содержат отложения извести. Число и расположение челюстей варьируют. В глотку открываются протоки одной пары слюнных желез. Слюнные железы некоторых хищных переднежаберных (*Tompa*,

Cassis и др.) замечательны большим содержанием в их секрете свободной серной кислоты (крепость до 4%). Кислый секрет служит этим хищникам для растворения раковины других моллюсков или панцирей иглокожих, которыми они питаются.

Глотка переходит в довольно длинный пищевод, образующий у некоторых брюхоногих местное расширение, или зоб (рис. 446). Все описанное до сих пор части принадлежат эктодермальной передней кишке.

Начальная часть энтодермальной средней кишки образует мешковидный желудок, в который впадают протоки «печени». Печень закладывается в виде парного выпячивания кишечника, но у взрослых брюхоногих в связи с их асимметрией во многих случаях представляет непарный орган; одна половина недоразвивается. Печень брюхоногих объемиста и состоит из многочисленных долек, протоки которых соединяются вместе, а затем впадают в желудок. Секрет печени растворяет углеводы, но, кроме того, печень обладает способностью к всасыванию пищи (подобно тонкой кишке позвоночных), а также служит для отложения в ней жира, гликогена. Часто, особенно у низших брюхоногих, пища подвергается в желудке сортировке, и более мелкие частицы мерцанием ресничного эпителия желудка направляются через протоки печени в полости печеночных долек. Здесь они захватываются клетками и персвариваются

внутриклеточно (фагоцитоз). В желудке некоторых низших брюхоногих имеется хрустальный столбик — студенистое образование, состоящее из белков и связанных с ними ферментов — амилазы и целлюлазы. Конец столбика в щелочной среде желудка постепенно растворяется, освобождая ферменты, способствующие перевариванию углеводов пищи.

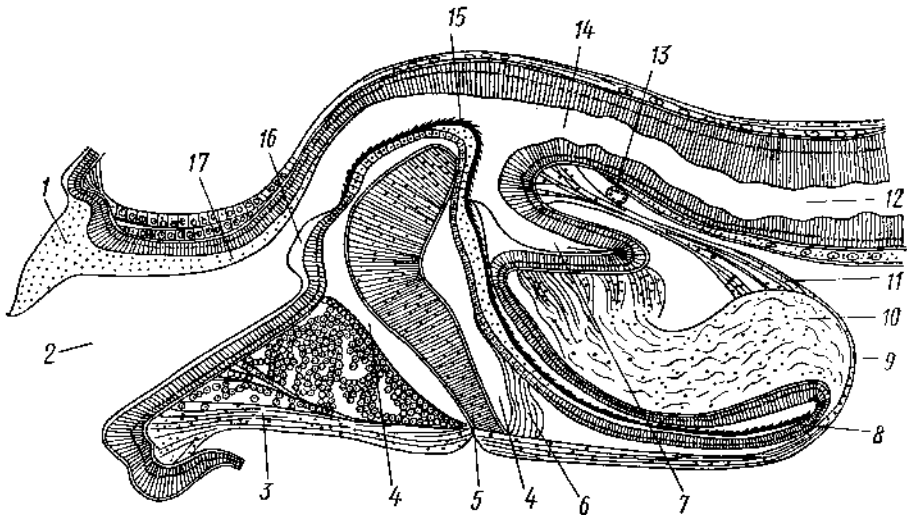


Рис. 444. Срединный разрез через глотку виноградной улитки *Helix pomatia* (по Траппману):

1 — челюсть, 2 — ротовая полость, 3 — мускульная стенка глотки, 4 — кровеносные полости языка, 5 — радулярный хрящ, 6 — внутренняя глоточная мышца, 7 — складка глоточного эпителия, 8 — образующий радулу эпителий, 9 — радулярное влагалище, 10 — соединительная ткань радулярного влагалища, 11 — мускул, поддерживающий радулярное влагалище, 12 — пищевод, 13 — буккальная комиссура, 14 — полость глотки, 15 — радула, 16 — язык, 17 — кутикула

Интересные изменения испытывает печень у голожаберных (подкл. *Opisthobranchia*, с. 472). У многих из них печень как бы разбивается на систему отходящих от кишечника кверху железистых каналов, веточки которых заходят в покрывающие спинную шупальцевидные выросты — вторичные жабры и на вершине их могут даже сообщаться с наружной средой.

Особенно интересно, что в эпителии этих веточек печени — там, где они сообщаются с внешней средой, на концах спинных жабр нередко наблюдается присутствие многочисленных стрекательных капсул (например, у сем. *Aeolididae*). Прежде считали, что стрекательные капсулы принадлежат самому организму голожаберных, но специальные эксперименты показали, что они попадают в моллюска из пищи. Именно представители сем. *Aeolididae* питаются гидроидными полипами, стрекательные капсулы которых не перевариваются моллюском, но поступают в печеночные выросты

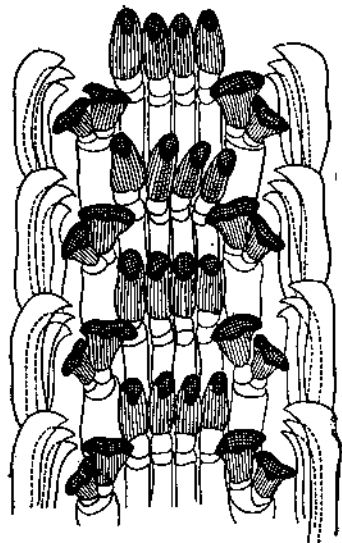


Рис. 445. Часть радулы морского блюдечка *Patella ponicica* (по Иванову)

хищника, сохраняя там способность функционировать так же, как они функционировали в теле полипа.

За желудком следует тонкая кишка, делающая одну или несколько петель, но затем заворачивающаяся кпереди и переходящая в заднюю кишку. Последняя заканчивается порошицей, лежащей или на переднем конце туловища, над головой, или где-нибудь на правой стороне тела.

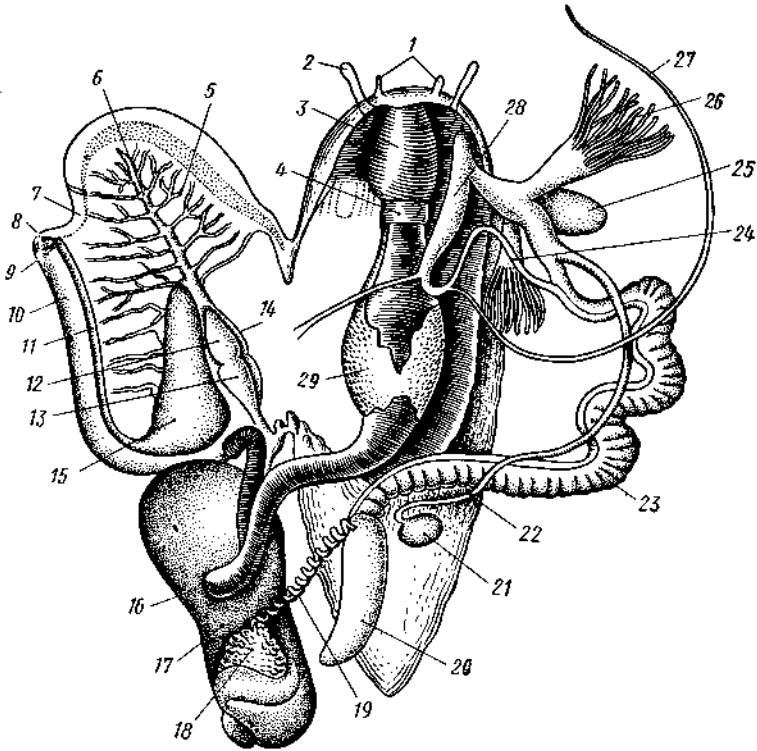


Рис. 446. Вскрытая виноградная улитка (из Бриана):

1 — губное щупальце, 2 — глазное щупальце, 3 — глотка, 4 — церебральный ганглий, 5 — легкое, 6 — легочная вена, 7 — перерезанное легочное отверстие, 8 — анальное отверстие, 9 — отверстие мочеточника, 10 — прямая кишка, 11 — мочеточник, 12 — предсердие, 13 — желудочек сердца, 14 — перикардий, 15 — почка, 16 — желудок, 17 — пояснь, 18 — гермафродитная железа, 19 — гермафродитный проток, 20 — белковая железа, 21 — семяприемник, 22 — канал семяприемника, 23 — яйцесемяпровод, 24 — семяпровод, 25 — мешок любовных стрел, 26 — пальцевидные железы, 27 — бич, 28 — пенис, 29 — слюнные железы

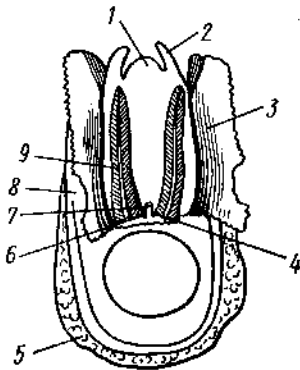


Рис. 447. Симметричный переднежаберный моллюск *Fissurella*. Вид со спины, раковина удалена, мантийная полость вскрыта (по Пельзенсеру):

1 — голова, 2 — щупальца, 3 — отвернутый лоскут мантии, 4 — отверстие правой почки, 5 — нога, 6 — отверстие левой почки, 7 — анальное отверстие, 8 — часть верхнего отверстия мантийной полости, 9 — левый ктений

Интересно, что у некоторых низших брюхоногих задняя кишка проходит сквозь желудочек сердца.

Органы дыхания. Большинство брюхоногих дышит жабрами. Первичными, или настоящими, жабрами являются ктенидии, парные органы, расположенные по бокам от порошицы. У многих форм они имеют вид вытянутых двоякоперистых придатков, заостряющихся к свободному концу. Каждый ктенидий состоит из осевого уплощенного стволика, несущего два ряда лепестков. Ктенидии характеризуются присутствием у их основания органов химического чувства — осфрадиев. Первично ктенидиев одна пара (рис. 447), но в связи с недоразвитием органов правой стороны тела у большинства брюхоногих правый ктенидий атрофируется. Так, у некоторых переднежаберных (*Haliotis*) он меньше левого. У высших представителей этой группы жабра уже одна, и притом нередко из двоякоперистой она становится однорядноперистой вследствие прирастания одной стороной к стенке мантии. Заднежаберные (*Opisthobranchia*) в лучшем случае сохраняют один ктенидий, который часто сильно смещен кзади по правой стороне и смотрит концом назад, между тем как ктенидии *Prosobranchia* лежат ближе кпереди и смотрят концами вперед.

В каждом подклассе *Gastropoda* есть формы, у которых настоящие жабры исчезли и вторично заменены другими органами дыхания. У водных брюхоногих в таком случае на самых различных местах тела могут возникать выросты, физиологически соответствующие ктенидиям, но не гомологичные им. Все эти образования называются вторичными или адаптивными жабрами (см. рис. 443). Наконец, у наземных легочных брюхоногих (подкл. *Pulmonata*) водное дыхание заменилось воздушным, ктенидий исчез и для дыхания служит легкое. Участок мантийной полости у них обособляется и открывается наружу самостоятельным отверстием (см. рис. 438). Это так называемая легочная полость, в стенках которой развиваются многочисленные кровеносные сосуды (см. рис. 446). Легкое сохраняется в виде единственного дыхательного органа у многих *Pulmonata*, несмотря на то что некоторые легочные моллюски вернулись к водному, а именно пресноводному образу жизни. Такие виды (прудовики, катушки и др.) дышат воздухом, периодически поднимаясь на поверхность воды.

Кровеносная система (см. рис. 446). Положение центрального органа кровеносной системы — сердца — в теле брюхоногих моллюсков и особенности его строения неодинаковы в разных систематических группах. Наиболее примитивные формы подкласса *Prosobranchia* обладают симметричным сердцем, состоящим из желудочка и двух предсердий, расположенным по срединной линии тела на переднем его конце за головой; желудочек при этом пронизан задней частью кишечника. Однако по мере редукции правой жабры сердце также испытывает одностороннюю атрофию, выражающуюся в постепенном исчезновении правого предсердия. Так, у ряда видов переднежаберных правое предсердие уменьшено и слепо замкнуто, ибо ввиду редукции правой жабры исчезла и жаберная вена, впадающая в это предсердие. Вместе с тем несколько меняется и положение сердца: функционирующее предсердие ложится впереди желудочка.

У всех прочих брюхоногих (высшие представители подкл. *Prosobranchia*, подкл. *Opisthobranchia* и *Pulmonata*) сохраняется только одно левое предсердие, тогда как правое полностью исчезает. Положение оставшегося предсердия зависит от положения жабры или легкого. У переднежаберных и легочных оно остается впереди желудочка, а у заднежаберных ложится позади него, так как жабра их смещается далеко назад.

Сердце обычно помещается над задней кишкой. Кроме того, оно всегда окружено перикардием, представляющим участок вторичной полости тела (целом).

Периферическая часть кровеносной системы в главных чертах дает следующую картину. От желудочка отходит аорта, которая вскоре делится на два ствола: головную аорту (к переднему концу тела) и внутреннюю аорту (к кишечнику, печени и половой железе). Хорошо развитая артериальная система образована сосудами с обособленными стенками. У легочных моллюсков более крупные сосуды постепенно переходят в капилляры. В конце концов, однако, кровь изливается в мелкие лакуны соединительной ткани, теряет кислород и постепенно собирается в более крупные венозные лакуны, наиболее развитая из них омывает желудок, печень и гонаду. Отсюда кровь возвращается к органам дыхания (жабрам или легкому) и, окислившись, попадает непосредственно в сердце. Таким образом, сердце брюхоногих наполняется артериальной кровью.

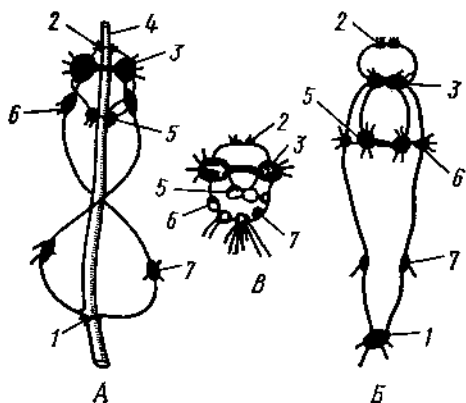


Рис. 448. Разные формы нервной системы у брюхоногих моллюсков. А — *Prosobranchia*; Б — *Opisthobranchia*; В — *Pulmonata* (по Коршельту и Гейдеру): 1 — висцеральный ганглий, 2 — буккальный ганглий, 3 — церебральный ганглий, 4 — кишечный канал, 5 — pedalный ганглий, 6 — плевральный ганглий, 7 — париетальный ганглий

Кровь чаще всего бесцветна и содержит амсбоциты. Иногда в крови имеется вещество, близкое к гемоглобину. У некоторых брюхоногих удалось обнаружить присутствие в крови белковых соединений, содержащих марганец, который у них играет, по-видимому, такую же роль, как железо в гемоглобине крови позвоночных.

Кровь чаще всего бесцветна и содержит амсбоциты. Иногда в крови имеется вещество, близкое к гемоглобину.

У некоторых брюхоногих удалось обнаружить присутствие в крови белковых соединений, содержащих марганец, который у них играет, по-видимому, такую же роль, как железо в гемоглобине крови позвоночных.

Нервная система брюхоногих (рис. 448) хорошо развита и представляет сравнительно-анатомический интерес. В общем, от низших брюхоногих к высшим наблюдается постепенный переход от системы, напоминающей таковую подтипа *Amphineura*, к разбросанно-узловой нервной системе из нескольких ганглиев, соединенных между собой свободными от нервных клеток волокнистыми перемычками. У наиболее примитивных брюхоногих моллюсков ганглии либо отсутствуют, либо выражены еще очень слабо. Нервные клетки в этом случае располагаются по ходу стволов. Последующие изменения происходят путем концентрации ганглиозных клеток в некоторых точках нервных стволов, в которых и образуются ганглии. У переднежаберных моллюсков первично обособляется пять пар основных ганглиев.

1. Над глоткой расположены два церебральных ганглия, соединенных церебральной комиссурой.

2. В ноге pedalные стволы концентрируются в передней части в два pedalных ганглия, соединенных под глоткой pedalной комиссурой. Кроме того, они связаны с церебральными ганглиями двумя продольными перемычками, или коннективами (напомним, что поперечные нервные перемычки, соединяющие одноименные ганглии, принято называть комиссурами, продольные перемычки между ганглиями разного наименования — коннективами). У ряда примитивных современных форм обра-

зования педальных ганглиев еще не произошло, и вместо них сохраняются 2 педальных ствола.

Далее на пути плевровисцеральных стволов обособились еще три пары ганглиев.

3. Два плевральных ганглия расположены приблизительно на уровне педальных ганглиев; они соединены коннективами с церебральными и педальными узлами.

4. Далее кзади на пути плевровисцеральных стволов залегают два париетальных ганглия.

5. Наконец, еще дальше, под задней кишкой, лежит пара висцеральных ганглиев, соединенных друг с другом висцеральной комиссурой.

Последние три пары ганглиев как бы нанизаны на ту нервную петлю, которая образуется у подтипа Amphineura плевровисцеральными стволами. Участок стволов, находящийся между плевральным и висцеральным узлами каждой стороны и разбитый париетальным ганглием на 2 коннектива, называется плевровисцеральным коннективом.

Кроме этих основных ганглиев образуются еще дополнительные ганглиозные массы, иннервирующие отдельные органы (например, глоточный, или буккальный ганглий; рис. 448). У заднежаберных (подкл. Opisthobranchia) и легочных (подкл. Pulmonata) моллюсков первично обособляется не 5, а 7 пар ганглиев. У всех моллюсков эти цифры могут уменьшаться за счет слияния ганглиев в более сложные нервные узлы.

Своеобразные изменения нервной системы брюхоногих моллюсков связаны с появлением у них асимметрии. Происхождение этих изменений подробнее будет рассматриваться дальше (с. 465). Главная суть их в следующем. У всех переднежаберных и немногих низших представителей двух других подклассов плевровисцеральные коннективы образуют перекрест так, что находящиеся на их протяжении париетальные ганглия смещаются: левый на правую сторону (под кишку), а правый — на левую сторону тела (над кишечником). Нервную систему таких брюхоногих называют хиастоневральной или перекрещенной (рис. 448). У основной массы легочных и заднежаберных моллюсков перекрест коннективов вторично исчезает, но правый плевровисцеральный коннектив часто заметно короче левого. Это брюхоногие с неперекрещенной, или эутиневральной, системой. У высших Gastropoda плевровисцеральные коннективы вообще настолько укорачиваются, что ганглия собираются в одну общую массу вокруг глотки.

Церебральными ганглиями иннервируются глаза,статоцисты, глотка и головные щупальца, педальными — мускулатура ноги. Плевральные ганглия снабжают нервами главным образом мантию. Париетальными ганглиями иннервируются ктенидии и осфрадии; наконец, висцеральными ганглиями осуществляется иннервация внутренностей.

Органы чувств. Для осязания служат головные щупальца (см. рис. 438; 443), края мантии и некоторые другие места. Кроме того, имеются органы химического чувства. Ими считают прежде всего осфрадии, лежащие у основания ктенидиев. В наиболее развитом состоянии они имеют форму продолговатого валика, лежащего у основания жабры и по обеим своим сторонам несущего 100—150 листочков. Вследствие этого осфрадий иногда очень похож по виду на жабру. Внутренность валика занята скоплением ганглиозных клеток, от которого отходят нервы к листочкам.

Передняя пара головных щупалец, называемых губными, тоже, по видимому, служит для восприятия химических раздражений, исполняя роль органов вкуса и обоняния.

Органы равновесия в виде пары статоцистов имеются у всех *Gastropoda*. Это обыкновенно два замкнутых пузырька, эпителий которых состоит из мерцательных и чувствительных клеток (рис. 449); последние иногда образуют на стенке пузырька особое скопление — «слуховое пятно». В жидкости, заполняющей пузырек, плавают от 1 до 100 конкре-

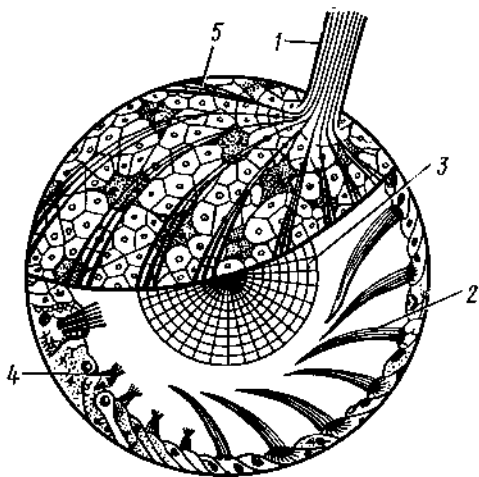


Рис. 449. Статоцист килевого моллюска *Pterotrachea* (по Бюкли):

1 — нерв, 2 — пучок ресничек, 3 — статолит, 4 — чувствительные клетки, 5 — нервные волокна

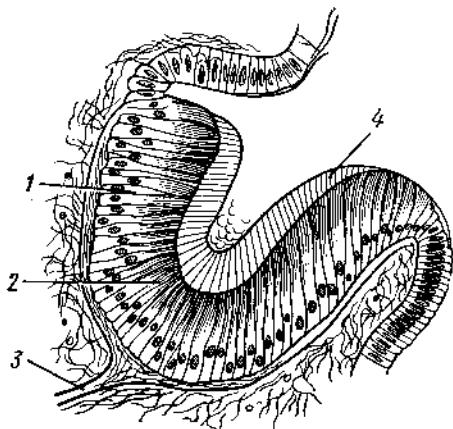


Рис. 450. Разрез глаза морского блюдечка *Patella rota* (по Гильгер):

1 — сетчатка, 2 — пигментированная зона, 3 — зрительный нерв, 4 — утолщенная кутикула

ций углекислой извести — статолитов, которые играют роль слуховых камешков. Различное положение их в статоцистах и надавливание то на одни, то на другие чувствительные клетки позволяют животному ориентироваться в пространстве. Оба статоциста лежат всегда в тесном соседстве с педальными ганглиями, но иннервируются они тем не менее от церебральных ганглиев при помощи двух нервов.

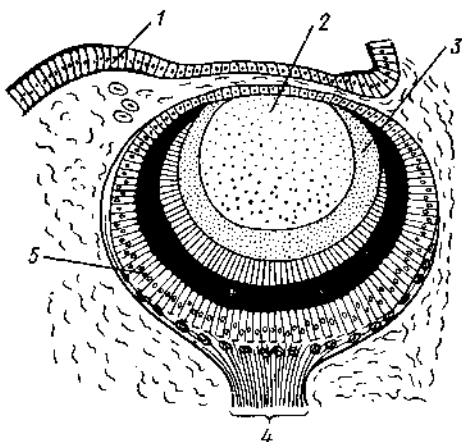


Рис. 451. Разрез глаза *Fissurella* (из Догеля):

1 — кожный эпителий головы, 2 — хрусталик, 3 — стекловидное тело, 4 — зрительный нерв, 5 — зрительные клетки (сетчатка)

Одна пара глаз имеется почти у всех брюхоногих; они лежат на голове у основания, а иногда на вершине задней пары щупалец, соответственно часто обозначаемых как глазные. Сложность строения глаз варьирует от простых ямок до глазных пузырей с хрусталиком и стекловидным телом (рис. 450, 451).

Выделительная система брюхоногих состоит из пары почечного типа целомодуктов, из которых чаще сохраняется лишь одна левая (рис. 452). Одним концом почки посредством ресничной воронки сообщаются с перикардием,

т. е. с участком целома, другим — открываются в мантийную полость сбоку от порошицы. Две почки имеются только у низших представителей подкл. Prosobranchia, но одна из них развита слабее другой.

Половая система обнаруживает у брюхоногих большие вариации (переднежаберные обычно раздельнополы, легочные и заднежаберные — гермафродиты). Низшие брюхоногие не имеют специальных половых протоков, и половая железа открывается у них в правую почку.

Половая железа всегда одна. У раздельнополых форм (рис. 453) это яичник или семенник, у гермафродитов — гермафродитная железа, в которой образуются и живчики и яйца. Выводные протоки Prosobranchia сравнительно просты. Самец имеет семяпровод, открывающийся наружу близ переднего конца тела на правой стороне. Либо у самого отверстия, либо впереди него на голове помещается мускулистый вырост — совокупительный орган.

У самки яйцевод может образовывать местное расширение — матку, а также семяприемник.

Половые пути Pulmonata и Opisthobranchia несравненно сложнее, как можно видеть на примере виноградной улитки (см. рис. 446). От гермафродитной железы отходит общий гермафродитный проток, принимающий в себя выводной канал особой белковой железы. После впадения в проток железы он расширяется, причем главная часть его просвета выполняет роль яйцевода, а узкий желоб, проходящий по одной стороне яйцевода, проводит семя. Далее этот общий проток разделяется на два самостоятельных канала: яйцевод и более тонкий семяпровод. Семяпровод переходит в мускулистый совокупительный

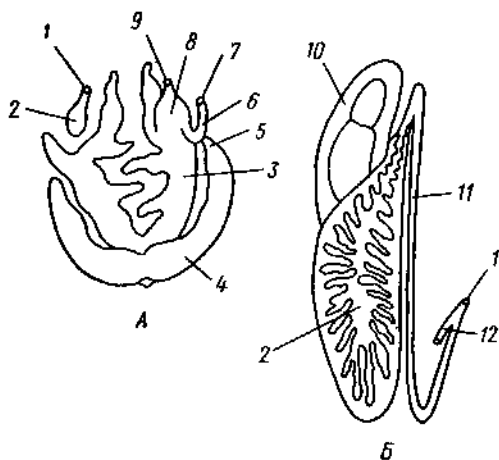


Рис. 452. Выделительные органы брюхоногих моллюсков. А — мочеполовая система *Puncturella noachina* (Prosobranchia Diotocardia) (из Иванова); Б — почка и сердце улитки *Daudebardia rufa* (Pulmonata) (по Лангу);

1 и 9 — наружные почечные отверстия, 2 — левая почка, 3 — правая почка, 4 — половая железа, 5 — проток половой железы, 6 — канал почки, открывающийся в перикардий, 7 — отверстие почки в перикардий, 8 — мочевая камера, 10 — перикардий с сердцем, 11 — мочеточник, 12 — задняя кишка

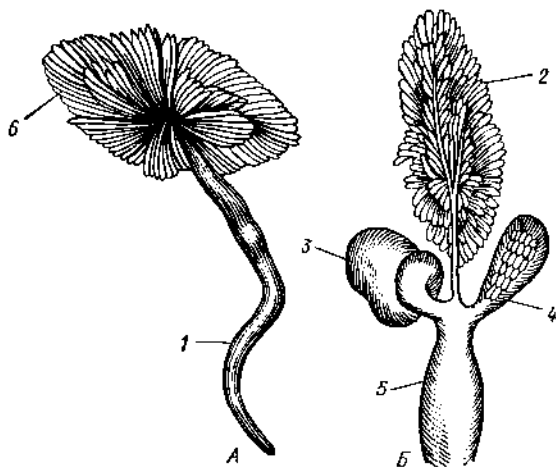


Рис. 453. Половой аппарат самца (А) и самки (Б) килевого моллюска *Pterotrachea* (из Клауса): 1 — семяпровод, 2 — яичник, 3 — белковая железа, 4 — семяприемник, 5 — матка, 6 — семенник

орган (пенис). Яйцевод расширяется и образует матку, в которую впадают протоки пальцевидных желез. Матка при помощи влагалища открывается в особое впячивание стенки тела — половую клоаку, куда открывается и мешок совокупительного органа. Кроме того, во влагалище впадают еще два мешковидных образования — семяприемник, предназначенный для восприятия семени другой особи, и мешок с «любовной стрелой»; стрела — это игла из углекислой извести, которая при копуля-

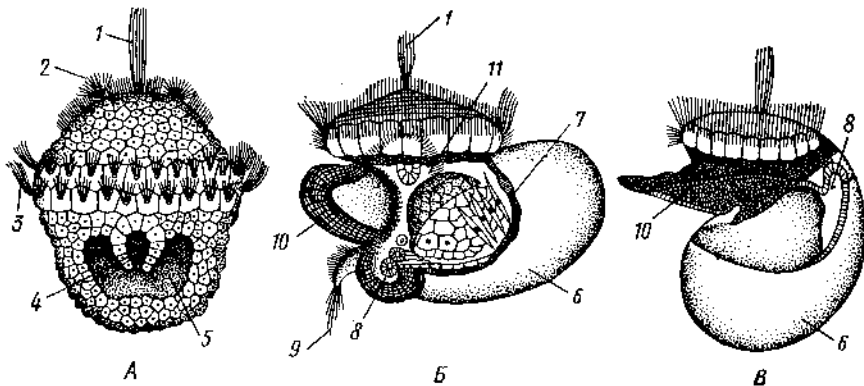


Рис. 454. Развитие морского блюдечка *Patella* (Prosobranchia, Diotocardia) (по Паттен). А — трохофора; Б — парусник до скручивания; В — парусник после скручивания:

1 — темный султан, 2 — реснички верхнего полушария, 3 — прототрох, 4 — рот, 5 — просвечивающие мезодермальные полосы, 6 — раковина, 7 — внутренностный мешок, 8 — мантия, 9 — реснички задней части тела, 10 — зачаток ноги, 11 — кишечник

ции втыкается в кожу другой особи и служит для ее раздражения. Оплодотворение перекрестное.

Развитие. Среди примитивных брюхоногих встречаются формы, обладающие наружным оплодотворением, у большинства же форм оплодотворение внутреннее. Яйца часто окружаются пергаментными или студенистыми коконами и соединяются в кладки. Дробление яйца чрезвычайно напоминает таковое *Polyschaeta* (с. 261). Оно полное, неравномерное, детерминированное, протскает по спиральному тилу. Имеются те же макромеры А, В, С и D с четырьмя квартетами микромеров. Главная часть мезодермы тоже формируется за счет клетки D — из ее потомка 4d. Целомическая мезодерма образует две мезодермальные полосы, происходящие от двух первичных мезодермальных клеток. У низших *Prosobranchia* из яйца развивается настоящая трохофора с предротовым венчиком ресниц (прототрохом) и с темным султаном (рис. 454, А). Затем трохофора превращается в личинку парусник, или велигер (рис. 454, В). У большинства представителей подкл. *Prosobranchia* и *Opisthobranchia* из яйца выходит сразу парусник. Парусник часто характеризуется развитием на предротовом отделе тела 2—4 боковых лопасти, окаймленных предротовым венчиком ресниц. Лопasti образуют мерцательный парус, от которого и сама личинка получила свое наименование.

Парусник обнаруживает ряд признаков, специфичных для моллюсков. На его спинной стороне появляется утолщение эктодермы, которое затем углубляется и дает легкое впячивание — раковинную железу. На дне впячивания выделяется нежный роговой зачаток раковины; впячивание затем выворачивается, зачаток раковины занимает поверхностное

положение и разрастается. На брюшной стороне тела, позади рта личинки, образуется выступ, нога, на которой в виде двух маленьких боковых впаиваний эктодермы закладываются статоцисты. Впереди рта появляются щупальца и глаза. Позади зачатка раковины эктодерма образует складку, нависающую над порошицей и прикрывающую зачаток мантийной полости. У легочных мантийная складка продолжает расти вперед и становится глубже лишь на правой стороне тела, постепенно перемещаясь к переднему концу. У низших брюхоногих вместо этого происходит быстрый поворот зачатка мантийной полости с порошицей и раковины на 180° (рис. 454, Б, В), вследствие чего порошица ложится на переднем конце туловища, позади головы. Свободноплавающий парусник испытывает в конце превращения редукцию предротового венчика ресниц, опускается на дно и переходит к ползающему образу жизни. Описанный метаморфоз характерен для большинства представителей подклассов *Prosobranchia* и *Opisthobranchia*; у *Pulmonata* развитие прямое и протекает до конца внутри яичевой оболочки.

Происхождение асимметрии. Ряд ученых старались разгадать происхождение асимметрии у брюхоногих, но часть высказанных гипотез ныне имеет лишь исторический интерес.

Наиболее современной и обоснованной является теория Нэфа (1913). Есть все основания предполагать, что предками класса *Gastropoda* были вполне симметричные моллюски с порошицей и мантийным комплексом на задней стороне тела (рис. 455), но имели раковину, закрученную в одной плоскости. Такая раковина несколько не нарушала билатеральной симметрии. Так как вход в мантийную полость, а следовательно, и устье раковины находились сзади, то завиток раковины помещался впереди, над головой. Такая раковина несвойственна современным брюхоногим, но она характерна для примитивного головоногого моллюска — кораблика (*Nautilus*, с. 486). Кораблик ведет плавающий образ жизни, его раковина с завитком, обращенным вперед и закрученным в одной плоскости, не препятствует плаванию. При ползании по дну такая раковина, напротив, была бы значительной помехой, завиток ее давил бы на голову, а край устья скреб бы дно. Поэтому естественно допустить, что предок брюхоногих вел плавающий образ жизни.

Причиной появления характерных черт организации *Gastropoda*, по Нэфу, послужил переход их предка от плавающего к ползающему образу жизни. При этом сразу же проявились отмеченные неудобства раковины с завитком, обращенным вперед. Устранение этих неудобств происходило следующим образом. Характерной особенностью организации брюхоногих и их ближайших предков является деление тела на 2 области — голову с ногой и внутренностный мешок, связанные узким

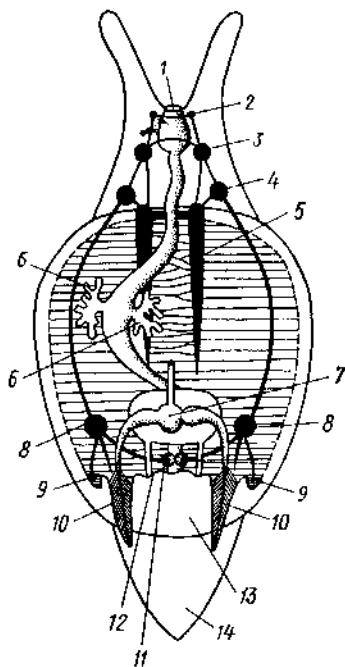


Рис. 455. Гипотетический симметричный предок *Gastropoda* (по Штеммелю):

1 — рот, 2 — буккальный ганглий, 3 — церебральный ганглий, 4 — плеральные ганглии, 5 — педальный ствол, 6 — печень, 7 — желудочек сердца, 8 — париетальные ганглии, 9 — осфрадии, 10 — ктенидии, 11 — висцеральные ганглии, 12 — отверстие почки, 13 — мантийная полость, 14 — задний конец ноги

мускулистым стебельком — основанием внутренностного мешка. Относительное положение главных частей тела может значительно изменяться благодаря мышечным сокращениям стебелька. Это прекрасно видно на современных брюхоногих, способных поворачивать раковину с лежащим внутри нее внутренностным мешком. При этом голова и тесно связанная с ней нога сохраняют свое нормальное положение, а внутренностный мешок может мышечными усилиями поворачиваться вокруг вертикальной оси на 180° и более. Такие временные повороты внутренностного мешка на стебельке называются физиологической торсией (скручиванием).

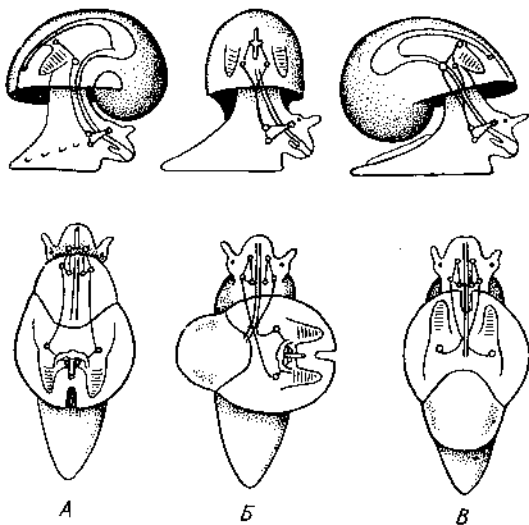


Рис. 456. Схема происхождения переднего положения мантийного комплекса и хиастоперии. Верхний ряд — вид сбоку, нижний — со спинной стороны (по Нефу). А — исходная форма со спиральной симметричной раковиной, обращенной вершиной вперед; Б — промежуточная стадия; В — форма с законченным скручиванием

Перейдя к ползанию по дну, предок *Gastropoda* вынужден был поворачивать внутренностный мешок с раковиной (рис. 456). Поворот на 180° оказался наиболее выгодным. Сначала он носил характер временной физиологической торсии, но потом новое положение раковины — завитком назад, а устьем вперед — стало постоянным и закрепилось впоследствии. Именно такое положение раковины и характерно для современных представителей кл. *Gastropoda*. Замечательно, что молодой парусник низших передисжаберных име-

ет сначала раковину, обращенную завитком вперед (см. рис. 454, Б), мантийные органы развиваются у него на задней стороне тела. Затем, опустившись на дно и переходя к ползанию, он испытывает торсионный процесс — вследствие сокращения мышц раковина с внутренностным мешком сразу (иногда в течение нескольких минут) поворачивается на 180° вершиной назад (см. рис. 454, В). У высших форм класса *Prosobranchia* этот процесс происходит на более ранних стадиях развития и сводится к неравномерному росту: левая сторона основания внутренност-

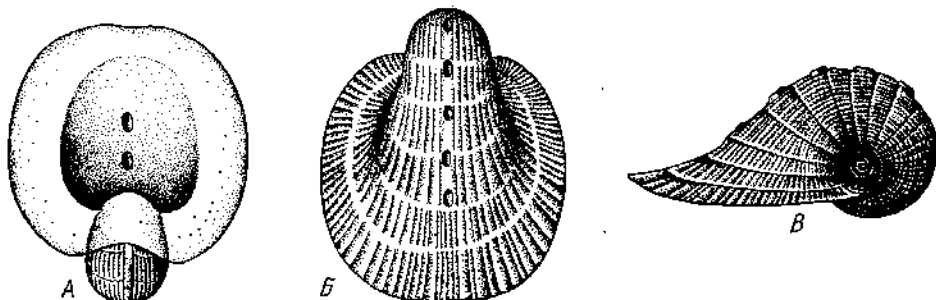


Рис. 457. Раковина *Trematopus* (Bellerophonitidae) (из Мура). А — снизу; Б — сверху; В — сбоку

ного мешка растет быстрее правой. Поэтому у них из яйца выходит парусник с раковиной, обращенной вершиной назад и с передним положением мантийного комплекса.

Итак, у первичных древних брюхоногих раковина повернулась на 180°. Мантийные органы при этом оказались над головой на передней стороне туловища, а длинные плевровисцеральные коннективы неизбеж-

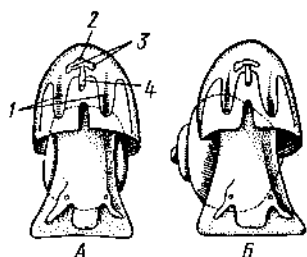


Рис. 458. Схема перехода к асимметричной раковине. Вид спереди (по Нэфу). А и Б — последовательные стадии:

1 — ктенидии, 2 — желудочек сердца, 3 — предсердия, 4 — задняя кишка

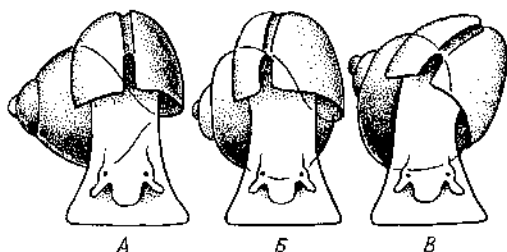


Рис. 459. Схема регуляции положения раковины. Вид спереди (по Цэфу). А — первичное состояние, ось раковины поперечна; Б — ось раковины занимает косое положение, вершина сдвинута назад; В — нормальное положение раковины, вершина приподнята кверху

но перекрестились, т. е. возникла хиастоневрия (рис. 456). Раковина, повернувшаяся вершиной назад, сперва оставалась вполне симметричной. Именно такими брюхоногими, по-видимому, были ископаемые *Bellegorhontidae* из нижнего палеозоя (рис. 457). Следовательно, раковина, повернутая вершиной назад, переднее положение мантийного комплекса и хиастоневрия возникли одновременно как результат единого процесса филогенетической торсии.

Дальнейшие эволюционные изменения в пределах класса *Gastropoda* сводятся к следующему. В результате ползающего образа жизни увеличилась нога и соответственно должен был возрасти объем раковины, в которую при опасности втягиваются как голова, так и нога. Увеличение объема раковины при сохранении прежнего ее диаметра возможно лишь за счет расположения ее оборотов в разных плоскостях. Поэтому раковина приняла коническую форму, а вершина ее все более и более стала выдаваться вправо (рис. 458). Но такая асимметричная (правозакрученная) раковина имеет неустойчивое положение, претягивая животное на правый бок. Поэтому для сохранения равновесия она все более отклоняется вершиной назад и вверх, а устье ее повертывается несколько вправо (рис. 459), т. е. происходит некоторое раскручивание, или деторсия. Это явление, называемое регуляцией положения раковины, приводит к следующему: 1. Внутренностный мешок давит своей тяжестью преимущественно на

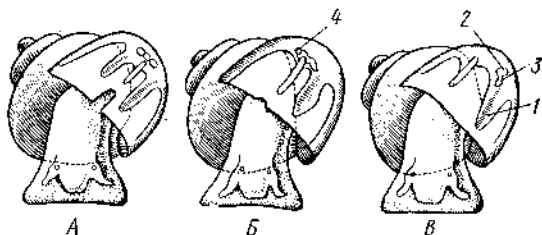


Рис. 460. Схема образования асимметрии мантийного комплекса. Вид спереди (по Нэфу). А — В — стадии постепенной редукции правого ктенидия и предсердия и смещения задней кишки направо:

1 — ктенидий, 2 — желудочек сердца, 3 — левое предсердие, 4 — рудимент правого предсердия

правую сторону мантийной полости. 2. Недостаток места в правой части мантийной полости и повышенное давление вызывают постепенную редукцию и, наконец, полную утрату правых мантийных органов (рис. 460). Так возникают характерные черты Prosobranchia Monotocardia (рис. 461), которые лишены правых ктенидиев, осфрадия, предсердия и почки.

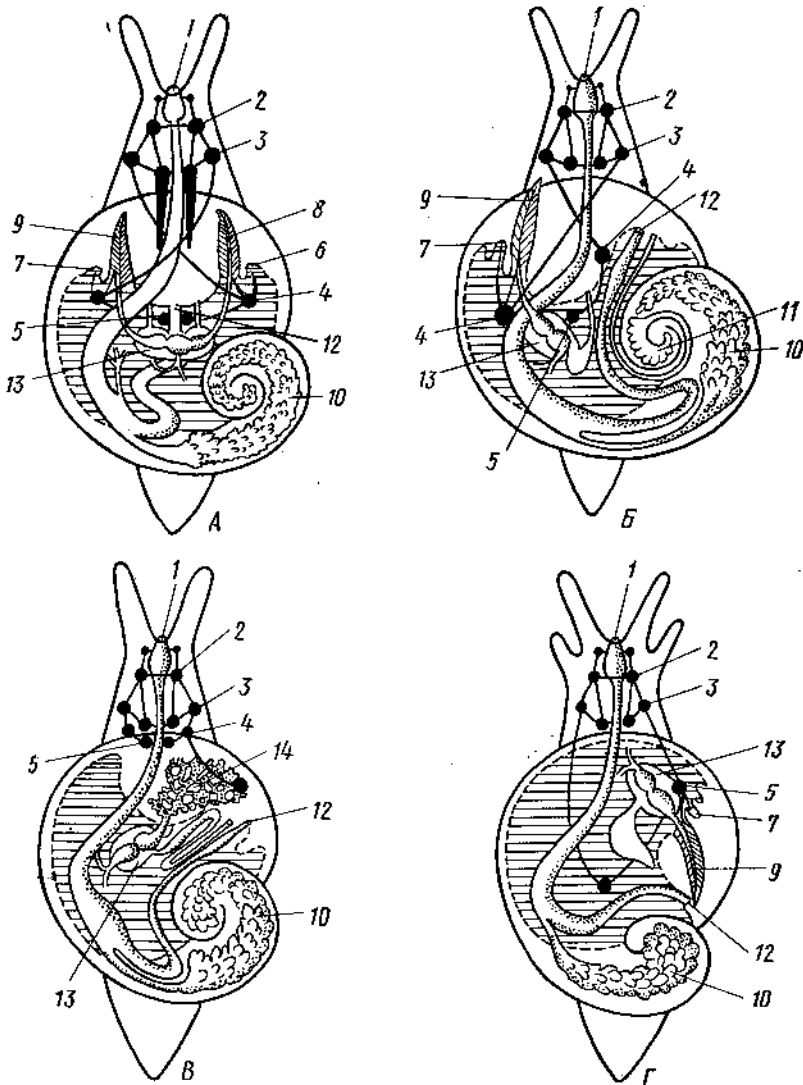


Рис. 461. Схема типов асимметрии у разных Gastropoda (по Штемпелю). А — Prosobranchia Diotocardia; Б — Prosobranchia Monotocardia; В — Pulmonata; Г — Opisthobranchia:

1 — рот, 2 — церебральный ганглий, 3 — висцеральный ганглий, 4 — париетальный ганглий, 5 — висцеральный ганглий, 6, 7 — осфрадии, 8, 9 — ктенидии, 10 — печень, 11 — половая железа, 12 — анус, 13 — перикардий, 14 — сосудистая сеть легкого

При сильной деторсии (у подкл. *Opisthobranchia*; рис. 461,Г) мантийный комплекс оказывается на правой стороне тела, а нервная система раскручивается, вновь становясь эвтиневральной. У легочных (подкл. *Pulmonata*; рис. 461,В) деторсия незначительна, и мантийные органы остаются в передней части тела, их нервная система также эвтиневральна, но эта особенность вызвана не деторсией, а сильной концентрацией ганглиев в области глотки.

Позднее Гарстраунг (1928) внес существенное исправление в теорию Нэфа. По его мнению, торсионный поворот внутренностного мешка у предков *Gastropoda* происходил не во взрослом состоянии, а еще у планктонных личинок, как это наблюдается у низших современных брюхоногих (например, у *Patella*; рис. 462,Г). Этот процесс был полезен, так как только обращенная устьем вперед раковина давала возможность личинке втягивать в нее сначала более жизненно важную часть тела — голову, а потом уже ногу. Итак, это исправление Гарстраунга касается только самого первого этапа становления асимметрии, все остальные и более поздние ее проявления, по-видимому, были правильно объяснены Нэфом.

Экология. Большинство *Prosobranchia* и все *Opisthobranchia* — морские животные. Некоторые пресреднежаберные приспособились к жизни в пресной воде и даже на суше (*Viviparus*, *Bithynia*, *Cyclophorus*, *Acme*, *Helicina* и др.). В подклассе *Pulmonata* представлены в основном сухо-

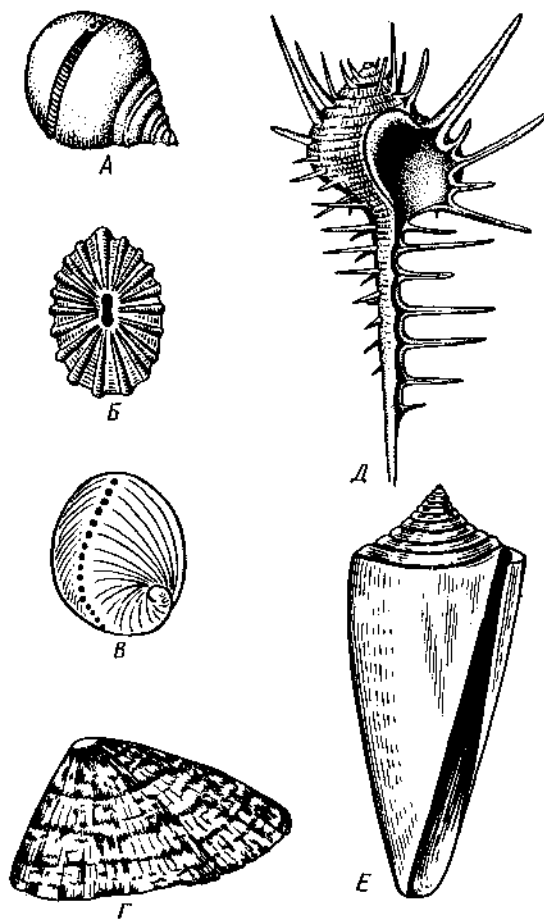


Рис. 462. Раковины переднежаберных моллюсков. А — *Pleurotomaria*; Б — *Fissurella*; В — *Haliotis*; Г — *Patella*; Д — *Murex*; Е — *Conus* (А — В — по Лангу, Г — по Иванову, Д — Е — из Гаймен)

путные и пресноводные формы. В море брюхоногие встречаются на различных глубинах, на суше — в самых различных климатах — выносливы по отношению к температуре. Перенесение резких колебаний температур облегчается способностью многих легочных к спячке — зимней на севере, летней и зимней на юге. При этом улитка забирается в почву, втягивается в раковину и закрывает устье эпифрагмой, т. е. пленкой из застывшего слоя слизи с большим содержанием солей извести. Переход от ползания по дну водоема к плаванию совершается у брюхоногих в различных группах независимо. Пелагическими брюхоногими являются килевогие (см. рис. 439) — *Heteropoda* (из подкл. *Prosobranchia*) и крылоногие (см. рис. 440) — *Pteropoda* (из подкл. *Opisthobranchia*); и те и другие хорошо приспособлены к плаванию в толще воды. Тело их обычно стекловидно, прозрачно, нога образует непарный киловидный плавник (*Heteropoda*) или превращена в пару больших крыловидных плавников (*Pteropoda*); раковина более или менее редуцируется, вплоть до полного исчезновения.

Настоящие паразиты имеются только среди переднежаберных брюхоногих. Большинство их паразитирует на коже или в полости тела иглокожих (морские звезды, морские ежи, голотурии). Паразитический образ жизни вызвал у этих брюхоногих (*Entocolax*, *Parenteroxenos*) сильные изменения и упрощения организации (утрата раковины, мантии, ноги и т. д. вплоть до полной редукции пищеварительной, кровеносной, нервной систем).

Пища брюхоногих разнообразна. Наряду с растительноядными формами, широко распространенными в воде и на суше, имеется большое количество хищников, питающихся червями, раками или другими моллюсками.

Полезное и вредное значение брюхоногих. Практическое значение брюхоногих по сравнению с другими моллюсками (пластинчатожаберными и особенно головоногими) не очень велико. В ряде европейских стран употребляется в пищу виноградная улитка (*Helix pomatia*), которую для этой цели разводят в специальных улитковых хозяйствах. Съедобны и многие морские переднежаберные: трубка *Buccinum undatum*, бергловая улитка *Littorina* и некоторые другие. Перламутр раковины некоторых морских *Prosobranchia*, например *Turbo*, *Trochus* и *Haliotis*, служит для выделки различных украшений, безделушек и пуговиц.

Различные морские раковины, главным образом каури (*Monetaria moneta*), вплоть до начала XX в. служили у некоторых народов в качестве разменной монеты. Сведения о подобном использовании каури имеются, например, в летописях Индии от VII в. н. э. В XIX в. каури ввозились в большом количестве в Западную Африку для сбыта туземцам, делавшим из наизанных в виде бус раковин денежную единицу.

Вредное значение для сельского хозяйства имеют некоторые наземные формы из подкласса *Pulmonata*, а именно слизни, или слизняки. Примером слизней может служить достигающий 3—6 см длины полевой слизень (*Deroceras reticulatus*), наносящий вред озимым посевам, а также картофелю, свекле, табаку, клеверу и огородным растениям.

В южных районах значительный вред могут нанести моллюски рода *Parmacella*, относящиеся к группе слизней. Многие из них представляют серьезную угрозу для садов и огородов.

Велико отрицательное значение брюхоногих как первых промежуточных хозяев трематод (с. 168), среди которых имеется много возбудителей опасных заболеваний человека и животных.

Палеонтология. Наиболее древние брюхоногие, известные с кембрия, относятся к переднежаберным. Среди них интересны еще сохранившиеся

симметричную раковину Bellerophonitidae (ордовик — пермь) и дожившая с триаса до наших дней *Pleurotomaria* (рис. 462, А). В карбоне появляются задисжаберные и легочные моллюски. Такие распространенные сейчас пресноводные роды, как прудовики и катушки, ведут свое начало с юры (р. *Lymnaea*) и мела (р. *Planorbis*).

Классификация. Большое количество видов брюхоногих моллюсков распределяется между тремя подклассами. Классификация в пределах последних отличается сложностью в связи с большим разнообразием в строении брюхоногих.

ПОДКЛАСС I. ПЕРЕДНЕЖАБЕРНЫЕ (PROSOBRANCHIA)

Имеется хиастоневрия. Внутренностный мешок испытал поворот на 180° или близкий к этому. Жабра одна (реже две), лежит впереди сердца. Преимущественно раздельнополы. Встречаются в море, реже в пресных водах или на суше. На ноге у многих форм имеется крышечка. Включает два отряда.

Отряд 1. Древние брюхоногие, или Двупредсердные (Archaeogastropoda, или Diotocardia). Самые примитивные брюхоногие моллюски, обладающие двумя предсердиями и pedalными нервными стволами; образование pedalных ганглиев еще не произошло. Мантийный комплекс симметричен только у самых примитивных форм (подотр. *Zygobranchia*), имеющих два ктенидия, два предсердия и две почки. Такова, например, *Pleurotomaria*, обитающая в Индийском океане, турбоспиральная раковина ее несет длинную вырезку, начинающуюся от устья (рис. 462, А). Это самая древняя форма из современных брюхоногих. У морского уха — *Haliotis* (рис. 462, В) — становится заметной асимметрия мантийного комплекса: правый ктенидий меньше левого. *Haliotis*, обитающий в тропических морях, обладает характерной уплощенной уховидной раковиной, пронизанной рядом небольших отверстий. Еще более просто устроены колпачковидные раковины некоторых форм (например, *Fissurella*; рис. 462, Б), имеющие вид небольшого конуса с отверстием на вершине. Намечающаяся в пределах этой группы асимметрия мантийного комплекса находит свое окончательное выражение в подотр. *Azygobranchia*, представители которого полностью лишены правого ктенидия. Это преимущественно морские тропические формы, как, например, обладающий высокой турбоспиральной раковиной *Trochus* — обитатель прибрежной зоны, часто встречающийся на коралловых рифах. Имеются формы, вторично перешедшие к жизни в пресных водах, — в ряде рек СССР обычен *Theodoxus fluviatilis*. У форм подотряда *Dogoglossa*, обладающих небольшой колпачковидной раковиной, также сохраняются один ктенидий, часто замещающийся вторичными жабрами. Типичный представитель этой группы — широко распространенный обитатель приливно-отливной зоны *Patella* (рис. 462, Г).

Отряд 2. Однопредсердные (Monotocardia). Мантийный комплекс представителей этой группы складывается только из органов левой стороны — один ктенидий, предсердие и почка. У ряда форм и, в первую очередь, перешедших к жизни в пресной воде или на земле ктенидий либо исчезает совсем, либо замещается вторичными жабрами. Имеются pedalные ганглии. В настоящее время отр. *Monotocardia* многими исследователями разбивается на два самостоятельных отряда: значительная часть более примитивных форм относится к отр. *Mesogastropoda*, в то время как высшие представители переднежаберных составляют отр. *Stenoglossa*.

К отряду Однопредсердных относятся: *Littorina* — многочисленные виды этого рода обитают на литорали, многие легко переносит пребывание на воздухе во время отлива; *Succinea* — тропические морские улитки с красивой инволютой раковиной; *Murex* (рис. 462, Д), выделяющий слизистый секрет (в древности применялся для окраски тканей в пурпурный цвет); *Conus* (рис. 462, Е) с ядовитыми железами и зубами радулы. В северной части Атлантического и Тихого океанов распространен *Vuccinum* — один из обычных съедобных переднежаберных моллюсков. В озерах и прудах часто встречаются пресноводные переднежаберные — *Viviparus* и *Bithynia*; от пресноводных легочных моллюсков эти формы легко отличаются по присутствию на ноге крышечки.

Своеобразно измененными морскими однопредсердными переднежаберными являются килевогие (Heteropoda), ведущие планктонный образ жизни; средняя часть ноги сплюснута с боков и образует выдающийся вниз плавник, задняя часть ноги вытягивается в виде хвоста. Килевогие встречаются преимущественно в теплых морях, хищники. К ним относятся: *Carinaria* с маленькой колпачковидной раковиной; *Pterotrachea* — без раковины (см. рис. 439). Среди однопредсердных имеется несколько форм, паразитирующих на иглокожих, например *Parenteroxenos dogiell* — паразит голотурин *Cuscutaria*, достигающий в длину более 1 м.

ПОДКЛАСС II. ЗАДНЕЖАБЕРНЫЕ (ORISTHOBRANCHIA)

Нервная система эпиневральная. Мантийный комплекс испытал сдвиг из переднего положения на правую сторону тела. Обычно имеется один ктенидий, лежащий позади сердца. Предсердие одно. Гермафродиты. Раковина часто редуцирована. Исключительно морские формы. Включают 2 отряда: покрытожаберных (Tectibranchia) и голожаберных (Nudibranchia). У покрытожаберных ктенидий развит и обычно имеется раковина. В наших северных морях распространены *Scaphander*, *Cylichna* — формы с инволютной раковиной. К этой же группе относятся и крылоногие моллюски (Pteropoda), нога которых изменена в два боковых плавника. В северных морях обычен морской ангел — *Clione limacina* (см. рис. 440) — без раковины, оранжево-красного цвета, служит пищей беззубым китам.

У представителей отряда голожаберных ктенидий заменен вторичными жабрами. Раковина отсутствует. По внешнему виду они часто билатерально симметричны. Представители: *Dendronotus*, *Catriona* (см. рис. 443) — с многочисленными жабрами на спине, широко распространены в наших северных морях.

ПОДКЛАСС III. ЛЕГОЧНЫЕ (PULMONATA)

Нервная система эутиневральная. Жабры, как правило, заменены легким. Гермафродиты. Все органы мантийного комплекса непарны. Наземные и пресноводные формы. Крышечки нет. Подкласс включает два отряда: сидячеглазых (Basommatophora) и стебельчатоглазых (Stylommatophora). Первый отряд представлен главным образом пресноводными формами, глаза располагаются у основания второй пары щупалец. К ним относится большинство наших пресноводных брюхоногих: обыкновенный прудовик — *Lymnaea stagnalis* (см. рис. 438), малый прудовик — *Lymnaea truncatula* — промежуточный хозяин печеночной двуустки (с. 170), роговая катушка — *Planorbarius corneus* и т. д.

Отряд стебельчатоглазых объединяет преимущественно наземные формы, у которых глаза помещаются на вершине второй пары щупалец. Представители: янтарка — *Succinea* — обитает в сырых местах на траве и кустарниках, промежуточный хозяин сосальщика *Leucochloridium* (см. рис. 145). Широко распространена виноградная улитка (*Helix pomatia*). Ощутимый вред сельскому хозяйству могут наносить слизи *Deroceras*, *Parmacella* и др.

КЛАСС III. ПЛАСТИНЧАТОЖАБЕРНЫЕ, ИЛИ ДВУСТВОРЧАТЫЕ (LAMELLIBRANCHIA, ИЛИ BIVALVIA)

Пластинчатожаберные образуют большой класс (около 20 000 видов) морских и пресноводных моллюсков с двустворчатой раковиной, одевающей тело с боков. Характерная особенность их — редукция головы. У большинства представителей имеется пара ктенидиев, превращенных в большие пластинчатые жабры.

Некоторые Lamellibranchia могут достигать значительных размеров, а именно встречающаяся в Индийском и Тихом океанах *Tridacna gigas* имеет раковину до 1,35 м, масса ее может быть больше 250 кг.

Строение и физиология. Внешняя морфология. Тело чаще всего продолговатое, более или менее сплюснутое с боков и билатерально сим-

метричное. Голова редуцирована, так что тело состоит из туловища и ноги. На переднем конце туловища лежит рот, на заднем — порошица. Между ними на брюшной стороне туловища выдается нога (рис. 463, 464).

У немногих наиболее примитивных представителей (отряд *Protobranchia*) нога, как и у *Castroroda*, снабжена плоской ползательной подошвой (см. рис. 478). У всех прочих *Lamellibranchia* нога сильно сплюснута с боков и заострена по свободному краю, образуя подобие кия. Такая нога служит не столько для ползания, сколько для рытья песка или ила, в котором часто живут пластинчатожаберные. У некоторых форм, ведущих неподвижный образ жизни, нога становится рудиментарной (мидия — *Mytilus*; см. рис. 475) или исчезает совсем (устрица — *Ostrea*; см. рис. 474). У многих пластинчатожаберных на нижней поверхности ноги в особом вдавлении открывается так называемая биссузная железа. Она выделяет тягучие нити секрета биссуса, которые в воде быстро твердеют. При помощи получающихся прочных шелковистых нитей животные могут прикрепляться к подводным предметам (*Mytilus*, *Dreissena*).

Тело покрыто мантией (см. рис. 463); последняя свешивается с боков в виде двух больших мантийных складок. Между складками и телом остается полость — мантийная, в которой помещаются нога и жабры. На спине мантийные складки переходят одна в другую, а на передней, брюшной и задней сторонах обычно заканчиваются свободным краем, на котором иногда могут развиваться маленькие щупальца и даже глаза.

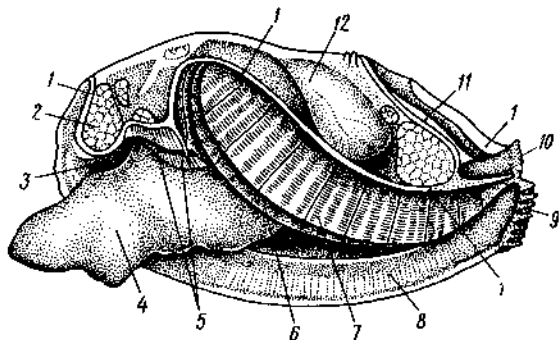


Рис. 463. Анатомия беззубки *Anodonta*, раковина и левая мантия удалены (по Гауэс):

1 — линия, по которой обрезана мантия, 2 — передний мускул-замыкатель, 3 — рот, 4 — нога, 5 — ротовые лопасти, 6 — левая внутренняя полужабра, 7 — левая наружная полужабра, 8 — правая мантия, 9 — вводной сифон, 10 — выводной сифон, 11 — задняя кишка, 12 — перикардий

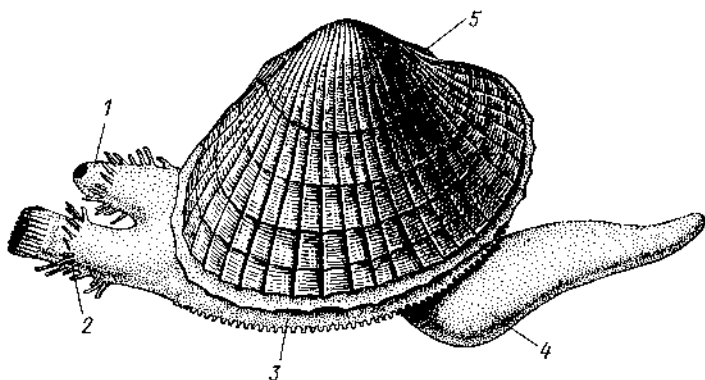


Рис. 464. Строение сифонов у зарывающегося в грунт моллюска *Cardium edule* (по Мейеру и Мебиусу):

1 — выводной (кладкальный) сифон, 2 — вводной (жаберный) сифон, 3 — мантия, 4 — нога, 5 — раковина

Нередко, однако, края обеих складок могут на известном протяжении сростаться, образуя при этом от 2 до 4 отверстий, через которые мантийная полость сообщается с внешней средой. Чаще всего срастание происходит по заднему краю мантии в двух участках, в результате чего общая мантийная щель распадается на три отверстия: два небольших задних и одно большое, ограниченное передними и брюшными участками мантийных складок. Нижнее из двух задних отверстий служит для введения в мантийную полость воды, содержащей пищевые частицы и служащей для дыхания, и называется вводным сифоном, верхнее — для выведения из нее воды и экскрементов — это выводной сифон. Большое передне-брюшное отверстие позволяет ноге высовываться из мантийной полости наружу. У форм, глубоко зарывающихся в ил или песок, края вводного и выводного сифонов часто вытягиваются в длинные мускулистые трубки (рис. 464). Выдаваясь над поверхностью грунта, они обеспечивают доступ свежей воды в мантийную полость.

Наружным эпителием мантийных складок выделяются обе створки раковины. Створки прикрывают тело с боков, и у большинства Lamellibranchia развиты одинаково. Однако у некоторых форм они различны главным образом вследствие прирастания животного одной стороной к морскому дну. Так, у устриц (см. рис. 474) прикреплена ко дну левая створка; она крупнее

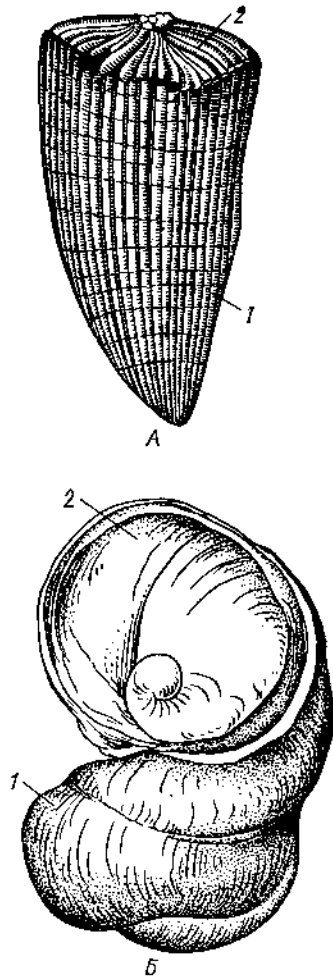


Рис. 465. Раковины рудистов *Hippurites* (А) (из Циттеля) и *Requienia* (Б);

1 — створка, вмещающая тело животного, 2 — створка, играющая роль крышечки

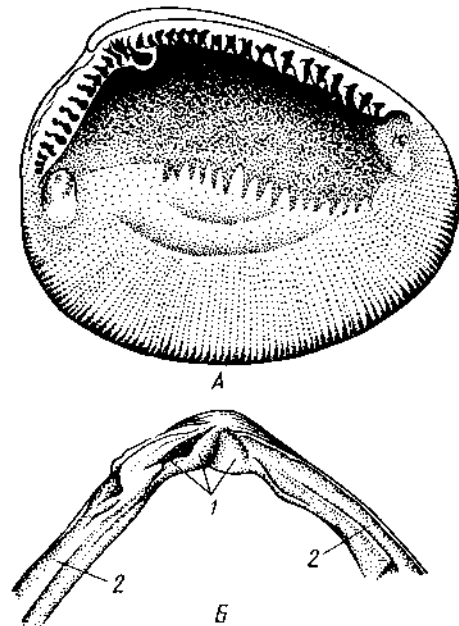


Рис. 466. Типы замков пластинчатожаберных. А — равнозубый замок; Б — разнозубый замок (из Ремане);

1 — главные зубы, 2 — второстепенные зубы

другой, более выпукла и вмещает все тело, тогда как правая створка тонка и функционирует лишь в качестве крышечки. Особенно сильна разница между обеими створками у некоторых ископаемых форм (рис. 465); у рудистов, например, одна из створок имеет вид высокого конуса, а другая, по-видимому, служила крышечкой (*Hirpurites*). Некоторые пластинчатожаберные, например корабельный червь (*Teredo*; см. рис. 476), обладают сильно редуцированной раковиной, маленькие створки которой прикрывают лишь 1/20 часть тела. В типичных случаях обе створки выпуклы, причем наиболее выпуклые точки их лежат у спинного края раковины и называются макушками створок. Макушки являются наиболее старыми, начальными частями створок, к которым впоследствии присоединяются по краю все новые слои извести. Соответственно на раковинах можно различать ежегодные слои прироста, идущие параллельно свободному краю раковины и позволяющие определять возраст животного. На спинной стороне тела створки связаны между собой, во-первых, лигаментом, во-вторых, замком. Лигамент состоит из эластического вещества и соединяет обе створки в виде короткой поперечной ленты. Наружный слой лигамента непосредственно переходит в таковой створок, так что раковина, в строгом смысле слова, состоит из одного куска, перетянутого и перегнутого на спине. Вследствие своей эластичности лигамент держит обе створки полуоткрытыми.

Замком называется соединение створок при помощи зубовидных отростков (зубов) спинного края, входящих в углубления противоположной створки. Различают 2 главных типа замков: равнозубый со значительным числом зубов одинаковой величины и формы (*Nucula*; рис. 466, А; *Arca*) и разнозубый с небольшим числом зубов разной формы (рис. 466, В); первый тип зубов более древний. У некоторых форм (например, беззубки — *Anodonta*) замок может отсутствовать и тогда створки соединены лишь лигаментом.

Для захлопывания раковины служат замыкательные мышцы, которых бывает две или одна. Они имеют вид толстых мускульных пучков, идущих поперек тела моллюска от одной створки к другой. Как в местах

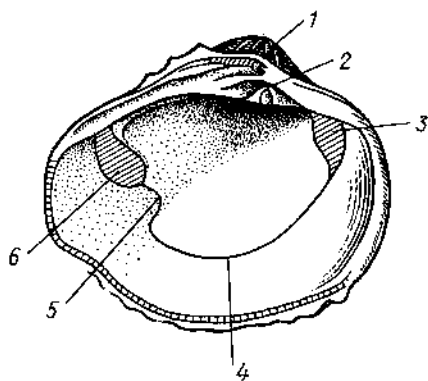


Рис. 467. Створка раковины с внутренней стороны (по Лангу):

1 — макушка раковины, 2 — спинной край с замком, 3 — отпечаток переднего мускула-замыкателя, 4 — отпечатки мышц, прикрепляющих край мантии к раковине (мантийная линия), 5 — «сифонный залив» — место отхождения трубок сифонов, 6 — отпечаток заднего мускула-замыкателя

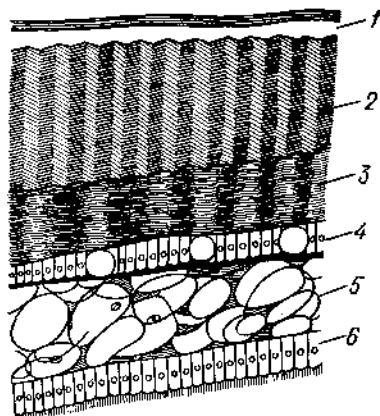


Рис. 468. Разрез через раковину и мантию беззубки *Anodonta* (по Лейдигу):

1 — конхиолиновый слой, 2 — фарфоровидный, или призматический, слой, 3 — перламутровый слой, 4 — эпителий наружной поверхности мантии, 5 — соединительная ткань мантии, 6 — эпителий внутренней поверхности мантии

прикрепления мышц к створкам, так и по краю мантийных складок на внутренней поверхности раковины получают легкие отпечатки, по присутствию или отсутствию которых можно судить о числе и расположении замыкательных мускулов, о степени развития сифонов и т. п. (рис. 467). Отпечатки хорошо сохраняются на ископаемых раковинах, что позволяет наряду с некоторыми другими данными судить о внутреннем строении давно вымерших животных.

Наружный тонкий слой раковины (рис. 468), или периостракум, состоит из органического вещества, конхиолина, и нередко стирается на выпуклых частях створки (у макушки). Под ним залегает призматический, или фарфоровидный, слой, состоящий из тесно прилегающих друг к другу призмочек углекислой извести, поставленных перпендикулярно поверхности раковины. Этот слой обладает значительной толщиной. Самый внутренний слой, перламутровый, образуется тончайшими, лежащими в несколько слоев известковыми листочками, между которыми залегают столь же тонкие прослойки конхиолина. В перламутре имеет место интерференция световых лучей; вследствие этого перламутр блестит и переливается разными цветами. Перламутровый слой подстилается эпителием мантии, который и выделяет раковину. Этот же эпителий у некоторых *Lamellibranchia* формирует жемчуг. Если какие-нибудь очень мелкие частицы, например омертвевшие клетки или зернистые продукты выделения, или тельца постороннего происхождения, например песчинки, передко паразиты, попадут в промежуток между раковиной и эпителием мантии, то они все больше и больше обволакиваются концентрическими слоями перламутра и превращаются в жемчужины.

Пищеварительная система (рис. 469). Рот расположен на переднем конце тела над основанием ноги. По бокам рта имеются 2 пары длинных треугольных ротовых лопастей. Они покрыты ресничками, подго-

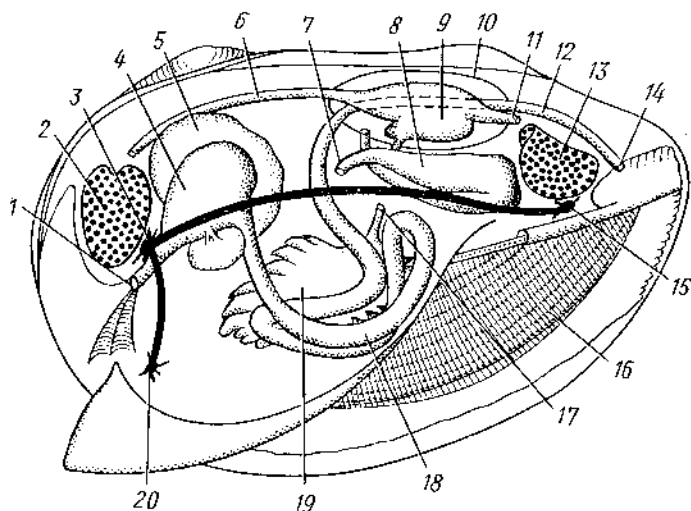


Рис. 469. Схема внутреннего строения пластинчатожаберного моллюска (из Реманс):

1 — рот, 2 — передний мускул-замыкатель, 3 — перисбро-плевральный ганглий, 4 — желудок, 5 — печень, 6 — передняя аорта, 7 — наружное отверстие почки, 8 — почка, открывающаяся в перикардий, 9 — сердце, 10 — перикардий, 11 — задняя аорта, 12 — задняя кишка, 13 — задний мускул-замыкатель, 14 — анальное отверстие, 15 — висцеро-паритетальный ганглий, 16 — жабры, 17 — отверстие гонады, 18 — средняя кишка, 19 — гонада, 20 — педальный ганглий

нящими пищевые частицы к ротовому отверстию. Редукция головы вызывает атрофию тех частей кишечника, которые у прочих моллюсков помещаются в голове, а именно глотки, терки, челюстей и слюнных желез.

Рот ведет прямо в короткий пищевод, который открывается в мешковидный желудок. Недалеко от места впадения пищевода, но более вентрально, от желудка отходит средняя кишка. В заднюю часть желудка открывается отверстие слепого мешковидного выроста, в полости которого формируется прозрачный студенистый стержень — кристаллический стебелек. Он состоит из мукопротеинов и ферментов (амилазы, гликогеназы и др.). Свободным концом стебелек вдавливается в просвет желудка, где постепенно растворяется, высвобождая пищеварительные ферменты, которые и обеспечивают первичную обработку пищи. По бокам желудка помещается парная, хорошо развитая печень, состоящая из множества мелких долек и впадающая своими протоками в желудок.

Средняя кишка спускается от желудка в основание ноги, делает несколько изгибов и затем направляется по спинной стороне туловища к его заднему концу. Она переходит в заднюю кишку, которая обычно пронизывает желудочек сердца и заканчивается порошицей над задней замыкательной мышцей.

Будучи малоактивными, подчас и неподвижно прикрепленными (например, устрица — *Ostrea*, мидия — *Mytilus* и др.) животными, пластинчатожабберные питаются пассивно. Пищей им служат мелкие взвешенные в воде частицы — детрит, планктонные организмы и бактерии, которые моллюски отфильтровывают из воды, проходящей через мантийную полость.

Нервная система (рис. 470) состоит из 3 пар ганглиев. Цереброплевральные ганглии представляют продукт слияния двух пар узлов; это доказывается тем, что у примитивных *Protobranchia* плевральные узлы еще несколько обособлены от церебральных. Цереброплевральные узлы соединяются над глоткой тонкой церебральной комиссурой. В ноге залегает пара педалярных ганглиев, которые соединяются с цереброплевральными посредством двух длинных коннективов. Еще более длинные коннективы идут от цереброплевральных узлов к паре висцеропаристальных ганглиев, лежащих под задним мускулом-замыкателем. Эти ганглии кроме внутренностей иннервируют осфрадии и жабры.

Органы чувств развиты слабо, чему, по-видимому, служит причиной малоподвижный роющий образ жизни. У основания жабр имеются осфрадии, а в соседстве с педалярными ганглиями всегда находятся два статоциста.

Головные щупальца и глаза, гомологичные соответствующим образованиям брюхоногих, отсутствуют. Имеются случаи, когда типичные органы зрения вторично возникают или по всему краю мантии (гребешок — *Pecten*), или по оторочке сифонов (сердцевидка — *Cardium*). У гребешка мантийный край несет свыше сотни отдельных инвертированных глаз довольно сложного строения.

Органами осязания пластинчатожабберных служат отчасти околоротовые лопасти, а также различные

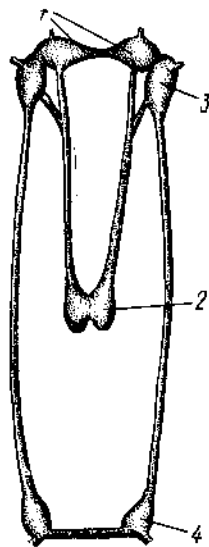


Рис. 470. Схема нервной системы *Lamellibranchia* (по Гессе):

1 — церебральные ганглии, 2 — педалярные ганглии, 3 — плевральные ганглии, 4 — висцеропаристальный ганглий

шупальцевидные придатки, развивающиеся по свободному краю мантии (*Pecten*) или по краям сифонов.

Органы дыхания (см. рис. 463) представлены рядом модификаций типичных ктенидиев. У представителей примитивного отряда *Protobranchia* по бокам основания ноги в мантийной полости лежит по двоякоперистому ктенидию, состоящему из общей оси и двух рядов треуголь-

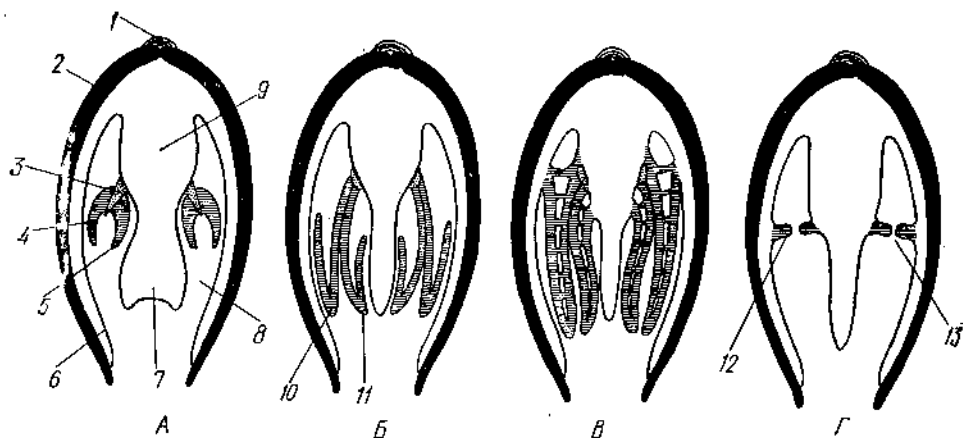


Рис. 471. Жабры *Lamellibranchia*. Схематические поперечные разрезы через тело в области жабр. *А* — *Protobranchia*; *Б* — *Filibranchia*; *В* — *Eulamellibranchia*; *Г* — *Septibranchia* (из Лауга):

1 — лигамент, 2 — створка раковины, 3 — ось ктенидия, 4 — наружный лепесток ктенидия, 5 — внутренний лепесток ктенидия, 6 — мантия, 7 — нога, 8 — мантийная полость, 9 — туловище, 10 — наружная нить, состоящая из нисходящего и восходящего колена, 11 — внутренняя нить, 12 — мускулистая перегородка, произошедшая за счет участков жабры, прирастающих к мантии и ноге, 13 — отверстие в перегородке

ных боковых жаберных лепестков (рис. 471). Одним краем оси каждый ктенидий прирастает к потолку мантийной полости, а концы лепестков несколько выдаются в полость мантии.

У нитежаберных (*Filibranchia*) лепестки обонх рядов необычайно удлиняются и принимают вид жаберных нитей, настолько длинных, что каждая нить, свешиваясь книзу, образует сначала нисходящее колено, а затем загибается кверху и дает восходящее колено. У внутреннего ряда лепестков восходящее колено направлено к ноге, у наружного — к мантийной складке (рис. 471, *Б*). У части *Filibranchia* жаберные нити свободны. У других представителей они связаны соединительноткаными мостиками. У отряда *Eulamellibranchia*, наконец, соединение между жаберными нитями становится еще более полным. В результате каждая половина жабры превращается в двухслойную решетчатую пластинку (рис. 471, *В*). Таким образом, каждая из четырех жабр *Lamellibranchia* на самом деле соответствует лишь одной половине настоящего ктенидия. Эпителий жабр во многих местах имеет мерцательный характер.

У небольшого отряда *Septibranchia* ктенидии атрофируются, а в мантийной полости образуется мускульная горизонтальная перегородка, делящая полость на два участка: нижний и верхний, или дыхательный (рис. 471, *Г*); в последнем и происходит газообмен.

Кровеносная система. Сердце пластинчатожаберных помещается на спинной стороне тела и лежит в тонкостенной околосердечной сумке (перикардий). Как показывает история развития, зачаток сердца закладывается парным и у некоторых низших *Lamellibranchia*, а именно у *Arca* животное обладает двумя сердцами. У прочих пластинчатожабер-

ных оба зачатка сливаются и образуют непарное сердце, состоящее из желудочка и двух предсердий. У примитивных форм отряда *Protobranchia* слияние происходит над кишкой. У большинства *Lemellibranchia* правый и левый зачатки охватывают заднюю кишку и сливаются под и над нею, следствием чего и является пронизывание желудочка задней кишкой (см. рис. 469) — черта, характерная для пластинчатожаберных.

От желудочка берут начало два мощных артериальных сосуда — передняя и задняя аорты. Передняя аорта идет над кишкой вперед и отдает от себя артерии к внутренностям, ноге и передней части мантии. Задняя аорта следует назад под кишечником и вскоре распадается на две задние мантийные артерии. Из артерий кровь попадет в систему лакун в соединительной ткани и, наконец, собирается в большую продольную венозную лакуну, лежащую под перикардием. Из лакуны кровь направляется в проходящий вдоль основания каждой жабры приносящий жаберный сосуд, проникает отсюда в жаберные нити, окисляется и возвращается в выносящий жаберный сосуд, проходящий параллельно приносящему. Выносящие жаберные сосуды сообщаются с предсердиями сердца, из которых кровь проходит в желудочек (см. рис. 469).

Выделительная система состоит из пары почек, которые лежат в задней половине тела по бокам и несколько ниже кишки. Они имеют вид двух обширных трубчатых мешков с железистыми стенками. Каждый мешок сложен по длине вдвое так, что принимает V-образную форму с углом, обращенным назад. Обе передние ветви заканчиваются отверстиями; одним из них почка сообщается с перикардием, а другим — с мантийной полостью.

По своему происхождению почки пластинчатожаберных — типичные целомодукты.

Известное участие в выделении принимают и стенки перикардия. Клетки передней половины перикардия имеют железистый характер и образуют перикардпальные железы. Последние иногда обособляются от остального перикардия в виде двух мешков — кеберовых органов, сообщающихся с ним отверстиями. Продукты выделения этих желез попадают в перикардий, а оттуда выводятся через почки наружу.

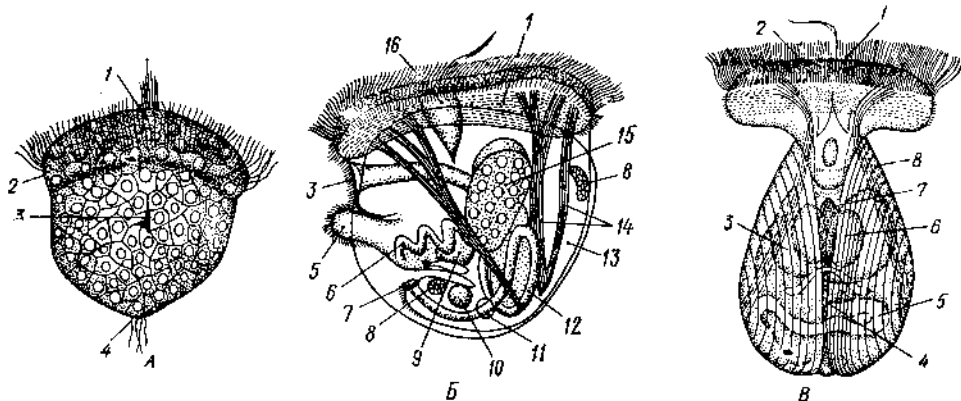


Рис. 472. Развитие *Dreissena polymorpha* (из Мак-Брайда). А — трохофора, вид с брюшной стороны; Б — ларуслик, вид сверху; В — то же, сбоку:

1 — темная пластинка с темным султаном ресниц, 2 — прототрох, 3 — рот, 4 — задний султан ресниц, 5 — нога, 6 — зачаток жабры, 7 — анальное отверстие, 8 — мускул-замыкатель, 9 — pedalный ганглий, 10 — висцеральный ганглий, 11 — зачаток сердца, 12 — средняя кишка, 13 — створка раковины, 14 — мускульные тяжи, 15 — печень, 16 — парус

Половая система. В громадном большинстве Lamellibranchia раздельнополы. Половые железы парны и залегают в переднем отделе туловища, заходя и в основание ноги. Они имеют вид двух дольчатых, гроздевидных образований. У более примитивных Protobranchia, а также у ряда других форм (*Pecten*, *Ostrea* и др.) гонады не имеют собственных выводных протоков и открываются в почки. У большинства пластинчатожабрных, однако, дифференцируются специальные яйцеводы или семяпроводы, открывающиеся наружу по бокам основания ноги, рядом с отверстиями почек.

Развитие. Оплодотворение чаще всего наружное. Дробление идет приблизительно так же, как и у Gastropoda (с. 431), в результате получается личинка трохофорного типа (рис. 472, А). В дальнейшем развитие интересно тем, что раковина закладывается на спине трохофоры сначала в виде цельной пластинки, которая лишь позднее перегибается по срединной линии и становится двустворчатой, причем место перегиба сохраняется в виде лигамента.

Трохофора в результате ряда изменений превращается в характерную для многих моллюсков личинку — парусник (велигер; рис. 472). Верхняя часть трохофоры с прототрохом преобразуется в покрытый длинными ресничками диск — парус, служащий для плавания. В центре этого диска находится темная пластинка с султаном чувствительных ресниц. Двустворчатая раковина парусника хорошо развита и покрывает все тело личинки; при плавании парус выставляется из раковины. Организация парусника во многих отношениях уже очень близка к таковой взрослого моллюска. Имеются зачатки ноги, мантия, ганглии нервной системы, желудок, печень и т. д., но органами выделения являются еще протонефридии.

После некоторого периода планктонной жизни парусник оседает на дно, причем часто прикрепляется биссусовой нитью, теряет парус и постепенно превращается в молодого моллюска.

Развитие пресноводных форм (сем. Unionidae), например беззубки, обнаруживает интересные черты. Яйца откладываются в жабры (в промежуток между наружными и внутренними жаберными листками). Здесь из них развиваются двустворчатые личинки — глохидии (рис. 473),

сильно отличающиеся от материнского организма. Створки глохидии округлой формы; на их брюшном крае имеется зубец с загнутыми острыми крючками. Замыкательных мышц одна, а не две, как у взрослого животного. Большинство органов еще недоразвито: нога рудиментарна, жабр нет. У личинки посреди брюшной поверхности туловища выдается длинная липкая нить биссуса, торчащая из отверстия биссусовой железы. Когда мимо моллюска, содержащего глохидии, проплывает рыба, моллюск выталкивает через выводной сифон личинок в окружающую воду. При помощи биссусовой нити и шиловатых створок глохидии прикрепляются к жабрам или плавникам рыбы. Вокруг вызванной глохидиями маленькой ранки раздражаемый эпителий рыбы разрастается и постепенно покрывает личинку. Внутри получившейся опу-

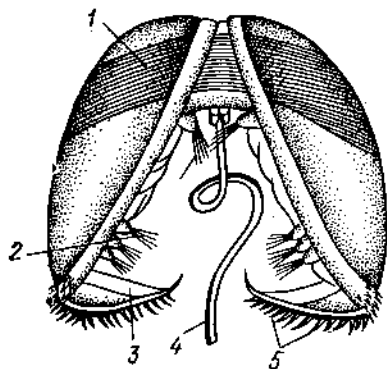


Рис. 473. Глохидий беззубки *Anodonta celensis* с полураскрытыми створками, вид спереди (по Герберсу):

1 — личиночный мускул-замыкатель, 2 — пучки чувствительных щетинок, 3 — краевой зубец раковины, 4 — нить биссуса, 5 — зубчики на краевом зубце

холи глосидий питается за счет хозяина, увеличивается в размерах и в течение нескольких недель проходит дальнейшее развитие. Он постепенно превращается в миниатюрного моллюска, опухоль лопается, и молодая ракушка вываливается из нее и падает на дно. Итак, развитие Unionidae связано с временным паразитизмом, выгодным и в смысле питания, и в смысле расселения медлительных ракушек на далекие расстояния.

Экология. Пластинчатожаберные — малоактивные животные, живут на дне водоемов, нередко наполовину или целиком зарывшись в грунт. Некоторые формы ведут неподвижный образ жизни, прикрепляются к скалам или водорослям нитями биссуса (*Mytilus*, *Pinna* и др.) или прочно прирастают к субстрату створкой раковины (*Ostrea*, *Pinctada*, ископаемые рудисты; см. рис. 465, и др.). Они пропускают через мантийную полость огромные количества воды, постоянный приток которой обеспечивается работой ресничного эпителия мантии, жабр и ротовых лопастей. В тех местах, где пластинчатожаберных особенно много, например на устричных и мидиевых банках, эти моллюски становятся мощными естественными очистителями воды (биофильтраторами). Подсчитано, что мидии, заселяющие 1 м² дна, за сутки могут профильтровать до 280 м³ воды. В этом отношении пластинчатожаберные обнаруживают сходство с губками.

Некоторые пластинчатожаберные, особенно *Pholas*, *Lithophaga*, обладают способностью сверлить ходы в мягких горных породах, например известняках. Известно, что колонны храма Сераписа, близ Неаполя, проточены *Lithophaga* до высоты человеческого роста. Присутствие *Lithophaga* в колоннах показывает, что со времени постройки храма (в первые века нашей эры) суша в данном районе погружалась ниже уровня моря (и в это время *Lithophaga* проточила ходы), а затем в результате вулканической деятельности суша опять поднялась.

Полезное и вредное значение Lamellibranchia. Некоторое полезное значение пластинчатожаберные имеют как источник перламутра и жемчуга. Для выделки перламутровых пуговиц и других изделий пригодны многие виды из пресноводного семейства Unionidae. Особенно богаты ими реки Северной Америки, где имеется несколько десятков промысловых видов этого семейства. В Европе, и в частности в СССР, количество их невелико: *Unio pictorum*, *U. tumidus*, *Margaritifera* и др.

Для поделок пригодны раковины с толщиной перламутрового слоя около 2,5 мм.

Образование хорошего жемчуга наблюдается у очень немногих форм. Наиболее ценится жемчуг морской жемчужницы *Pinctada*, встречающейся в Красном море, Индийском и Тихом океанах. Она живет на небольших глубинах (5—15 м) и раньше вылавливалась ныряльщиками. Теперь в некоторых странах (Япония) устраивают специальные хозяйства для разведения жемчужниц, которых подвергают несложной операции, стимулирующей образование жемчуга. Пресноводная жемчужница (*Margaritifera*), доставляющая довольно хороший жемчуг, хотя и некрупных размеров, встречается в реках и озерах нашего Севера.

Многие морские пластинчатожаберные употребляются в пищу, по видимому, с незапамятных времен, на что указывает обнаружение раковин в «кухонных отбросах» каменного века. Наибольшую ценность в этом смысле представляют устрицы (*Ostrea*; рис. 474), которых еще римляне выращивали в особых бассейнах. В настоящее время большой промысел устриц имеется в Англии, Франции, США и Японии. В Англии число ежегодно потребляемых устриц превышает 2 млрд. Моллюсков не только собирают на устричных банках, т. е. на отмелях Северного моря и Атлантического океана, но и разводят. Из других съедобных моллюс-

ков нужно упомянуть дальневосточного гребешка (*Pecten yessoensis*) и мидию (*Mytilus edulis*, рис. 475). Мидии встречаются у берегов, в полсе отлива. Мировая добыча мидий составляет около 2—2,5 млн. ц в год. В нашей стране тоже ведется интенсивный промысел гребешков и мидий и проводятся работы по их искусственному разведению.

Вредным представителем класса Lamellibranchia является корабельный червь, или шашень (*Teredo navalis*). Шашень (рис. 476) — белова-



Рис. 474. Молодые устрицы *Ostrea* на куске дерева (из Догеля)

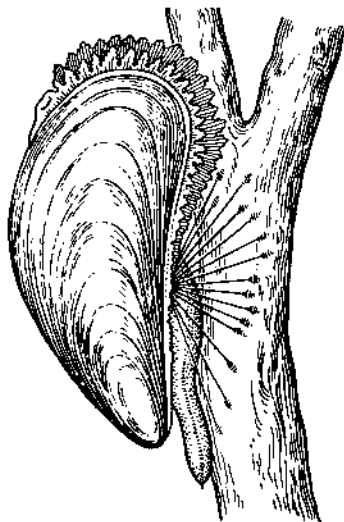


Рис. 475. Мидия *Mytilus edulis*, прикрепленная к субстрату при помощи нитей биссуса (из Гешелера)

тое, червеобразное животное до 10 см длины с раковиной, редуцированной до степени двух маленьких пластиночек. Шашень точит длинные ходы в деревянных днищах судов, сваях пристаней и т. п. У нас шашень встречается в Черном море и на Дальнем Востоке.

Широко распространена в некоторых реках и озерах европейской части СССР и в Аральском море дрейсена — *Dreissena polymorpha* (рис. 477). Моллюск прикрепляется биссусом к различным подводным предметам. В некоторых водоемах дрейсены размножаются в таких количествах, что нарушают нормальную работу различных гидротехнических сооружений и могут проникать в водопроводные трубы, которые они закупоривают, и, погибая, становятся причиной порчи питьевой воды.

Палеонтология. Ископаемые остатки пластинчатожаберных известны с кембрия. К числу наиболее древних относятся формы с равнозубым замком, несколько напоминавшие современных *Nucula* (рис. 478). Их считают родоначальниками многих ископаемых и современных семейств пластинчатожаберных. В ордовике число и разнообразие форм заметно возрастает, а в силурийских отложениях уже можно найти представителей многих семейств, сохранившихся и поныне (*Mytilidae*, *Pteridae* и др.). В мезозое количество и разнообразие пластинчатожаберных резко увеличивается. Особый интерес представляют рудисты (юра — мел) с их прикрепленной неравностворчатой раковиной, иногда достигавшей 1,5 м высоты (см. рис. 465, с. 474).

У некоторых видов (*Requienia*) крупная нижняя створка, вмещающая тело моллюска, закручена спирально, напоминая раковину улиток. Рудисты были обитателями теплых морей, часто поселявшимися на коралловых рифах. В кайнозое достигли наибольшего расцвета формы, обладавшие равнозубым замком. Многочисленность и хорошая сохранность пластинчатожаберных позволяет их считать важными руководящими окаменелостями.

Классификация. Для пластинчатожаберных принимается несколько различных систем. Классификация этой группы может основываться на разных признаках — на особенностях строения замка, мускулов-замыкателей раковины, жабр. По последнему признаку пластинчатожаберных делят на 4 отряда.

Отряд 1. Первичножаберные (Protobranchia) — небольшая группа наиболее примитивных пластинчатожаберных, для которых характерны типичные ктенидии, нога с



Рис. 476. Корабельный червь, или шашень, *Teredo navalis* и его ходы в куске дерева (по Мейеру и Мебиусу)

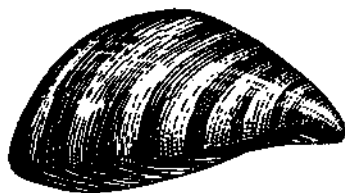


Рис. 477. Раковина *Dreissena*

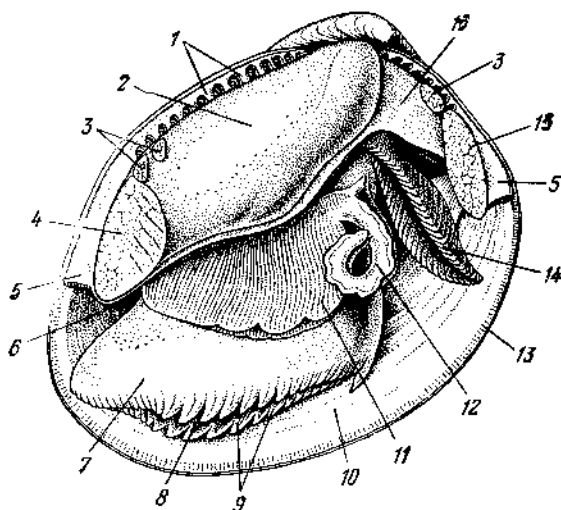


Рис. 478. Вид с левой стороны *Nucula tenuis* (Protobranchia). Левая створка раковины и мантия удалены (по Иванову):

1 — выросты мантии между зубцами таксодонтного замка, 2 — туловище, 3 — мускулы ноги, 4 — передний мускул-замыкатель, 5 — часть обрезанной левой мантии, 6 — ротовое отверстие, 7 — нога, 8 — подошва ноги, 9 — папиллы ноги, 10 — правая мантия, 11 — ротовые лопасти, 12 — урдатки ротовых лопастей, 13 — мантийные мышцы, 14 — левый ктенидий, 15 — задний мускул-замыкатель, 16 — слизистая мантийная железа

подошвой,статоцист,плевральныеганглииобособленныеотцеребральных,отсутствиеспециальныхполовыхпротоков.Живутпреимущественновсеверныхморях,обычно мелкиеформы.Представители:*Joldia*,*Nucula*(рис.478).

Отряд 2. Нитежаберные (Filibranchia). Жаберные лепестки вытянуты в длинные, сложенные пополам нити (см. рис. 471, Б). Представители: Ноев ковчег — *Arca noae*, мидия — *Mytilus* (см. рис. 475); гребешок — *Pecten*, устрица — *Ostrea* (см. рис. 474); морская жемчужница — *Pinctada margaritifera*; *Lithophaga*, проделывающая ходы в известняковых породах.

Отряд 3. Настоящие пластинчатожаберные (Eulamellibranchia). Жабры превращены в двойные решетчатые пластинки. Объединяет большинство пластинчатожаберных, а именно все наши пресноводные ракушки (жемчужница — *Margaritifera*, *Unio*, *Anodon-*

та, *Dreissena*) и многие морские виды (сердцевидка — *Cardium*; корабельный червь, или шашень — *Teredo* (см. рис. 476) и камнеточец *Pholas* способны проделывать ходы в дереве, в мягких горных породах; *Tridacna* — типичный обитатель коралловых рифов и др.).

Отряд 4. Перегородчатожаберные (Septibranchia). К ним относятся небольшие морские, преимущественно глубоководные моллюски, с редуцированными жабрами. Их мантийная полость поделена на 2 части мускулистой поперечной перегородкой с отверстиями. Газообмен осуществляется в верхней части мантийной полости.

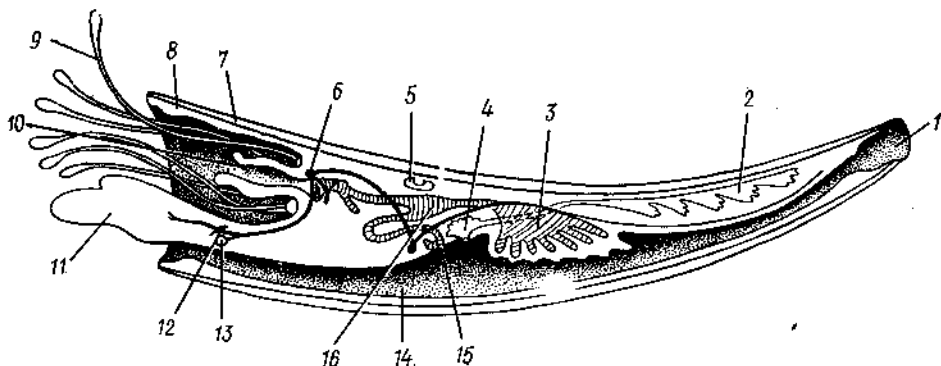


Рис. 479. Схема продольного разреза лопатоногого моллюска (из Кестнера):

1 — отверстие на вершине раковины и верхнее мантийное отверстие, 2 — половая железа, 3 — печень, 4 — почка, 5 — перикардий с сердцем, 6 — церебральный ганглий, 7 — раковина, 8 — мантия, 9 — ловчие щупальца, 10 — ротовое отверстие, 11 — нога, 12 — педальный ганглий, 13 — статостиг, 14 — мантийная полость, 15 — анальное отверстие, 16 — желудок

КЛАСС IV. ЛОПАТОНОГИЕ (SCAPHOPODA)

Этот класс объединяет небольшое количество морских моллюсков (300 видов), совмещающих некоторые черты пластинчатожаберных (*Lamellibranchia*) с признаками брюхоногих (*Gastropoda*). По внешнему виду *Scaphopoda* скорее напоминают брюхоногих моллюсков, обладая цельной раковиной в виде слегка изогнутой конической трубки с двумя отверстиями по концам. Из более широкого переднего отверстия высовываются голова и нога. Сходство с брюхоногими проявляется и в организации пищеварительной системы. В то же время симметричность тела, строение нервной системы, характер мантийной полости и циркуляция воды в ней приближают лопатоногих к двустворчатым моллюскам.

Лопатоногие ведут роющий образ жизни, но при этом задний конец их раковины всегда возвышается над грунтом и омывается водой, необходимой животному для дыхания. Зарываясь в песок или ил, моллюски выбирают оттуда мелких беспозвоночных (фораминиферы, остракоды и др.), которыми питаются.

Тело билатерально симметрично (рис. 479). Складки мантии срастаются по брюшной стороне, образуя мантийную полость, которая имеет вид открытой с обоих концов трубки. В нее открываются задняя кишка и отверстия почек. Циркуляция воды в мантийной полости обеспечивается работой ресничного эпителия мантии. Вода втягивается через заднее отверстие и, отдав кислород тканям, через то же отверстие выводится наружу. Вместе с водой выносятся непереваренные остатки пищи, экскреты, а в период размножения и половые продукты. Специальных органов дыхания у лопатоногих нет.

Голова представляет вырост, на конце которого открывается рот и располагаются многочисленные нитевидные, утолщенные на концах усики, которые служат для осязания и захвата добычи. На расширениях усиков сосредоточены железистые клетки, выделяющие слизь, к которой, по-видимому, приклеиваются фораминиферы и другие мелкие животные, служащие лопатоногим пищей.

Нога приспособлена к копанью в грунте. Она заканчивается тупым конусом, у основания которого сидят пара боковых лопастей; их присутствие и дало основание для названия класса — лопатоногие. При передвижении в грунте нога сильно вытягивается вперед, боковые лопасти складываются, нога легко проникает в грунт. Затем боковые лопасти расправляются и, как якорь, закрепляют конец ноги, которая вслед за этим сильно укорачивается, подтягивая животное вперед.

Нервная система разбросанно-узловая типа. Органы чувств слабо развиты. Глаза редуцированы в связи с роющим образом жизни, статостигсы имеются. Пищеварительная система представлена глоткой с челюстями и радулой. Имеется парная печень. Кровеносная система лакунарная, сильно редуцирована; сердце лишено предсердий. Почки

с перикардием не сообщаются. Непарная половая железа открывается в правую почку. Лопатоногие раздельнополы. Яйца развиваются в морской воде. Дробление происходит по спиральному типу. Из яйца выходит тиичная трохоформная личинка.

Лопатоногие известны с ордовика, хотя их ископаемые остатки встречаются редко. Число вымерших видов не превышает 200. Современные Scaphopoda распадаются на 2 семейства, различающиеся размерами и строением ноги. Преимущественно это южные, нередко тропические виды. В наших северных морях обычны довольно крупные *Dentalium entale* и *Siphodentalium lobatum*, раковина которых достигает лишь нескольких миллиметров в длину.

КЛАСС V. ГОЛОВОНОГИЕ (CERHALOPODA)

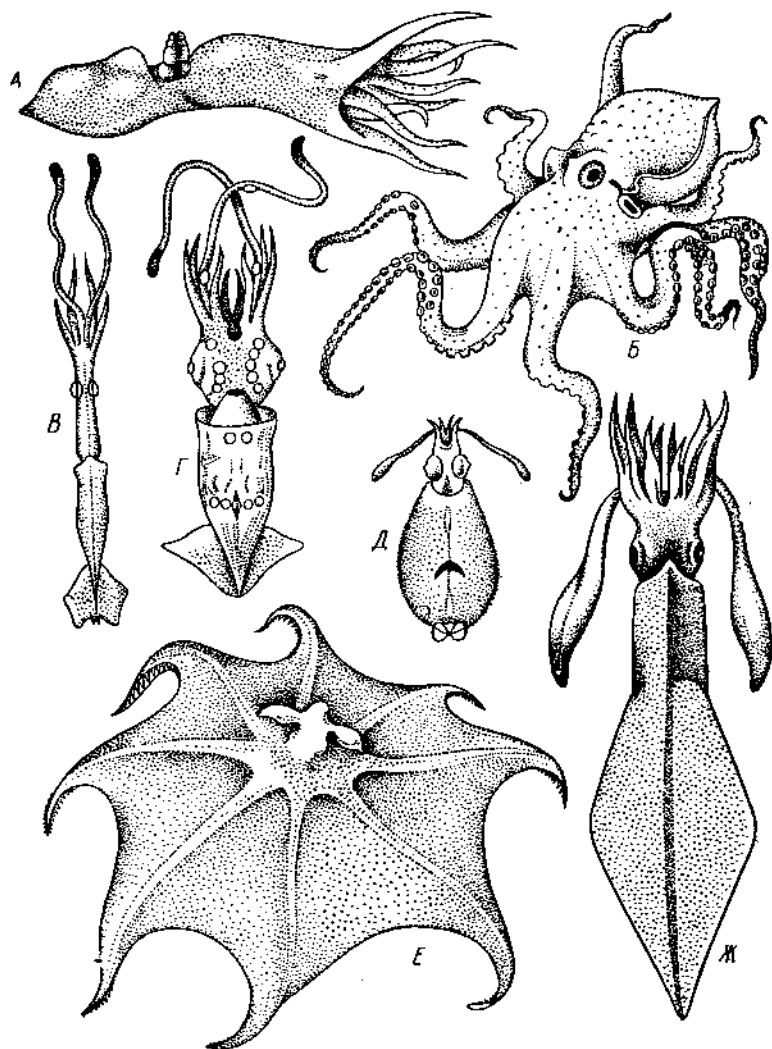


Рис. 480. Различные головоногие (по Хуну). А — *Amphitretus pelagicus* (глубоководный плавающий осьминог); Б — *Benthoctopus profundorum* (осьминог); В — *Doratopsis sagitta* (планктонный кальмар); Г — *Lycoteuthis diadema* (глубоководный пелагический кальмар со светящимися органами); Д — *Cranchia scarba* (планктонный кальмарчик); Е — *Cirrothauma murrayi* (донный, живущий на мягком грунте осьминог); Ж — *Loligo edulis* (пелагический кальмар)

Класс головоногих (рис. 480) содержит около 700 живущих в морях видов наиболее сложно организованных, крупных, а иногда даже очень крупных (до 18 м) моллюсков. Это свободноплавающие, реже ползающие, очень подвижные хищники, преимущественно обитающие в теплых морях. Тело их билатерально симметрично, с резким разделением на голову и туловище. Нога превращена в щупальца, или руки, которые вторично

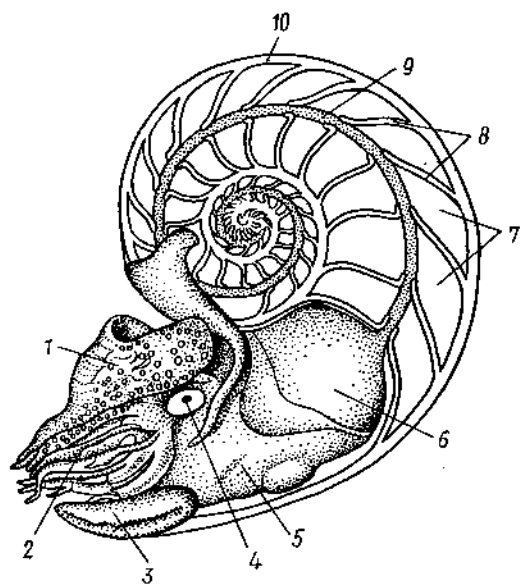


Рис. 481. Кораблик *Nautilus pompilius* (подкл. Tetrabranchia) с распиленной раковиной (по Оуэну):

1 — головной капюшон, 2 — щупальца, 3 — воронка, 4 — глаз, 5 — мантия, 6 — внутренностный мешок, 7 — камеры, 8 — перегородки между камерами, 9 — сифон, 10 — стенка раковины

относ может закрывать вход в раковину. У высших головоногих всего 8 (отр. Octopoda) или 10 щупалец (отр. Decapoda), устроенных иначе, чем у наутилуса. Восемь щупалец Octopoda представлены широкими у основания, заостряющимися к концу мускулистыми выростами с продольным желобом на обращенной ко рту внутренней стороне. Эта сторона щупалец усажена многочисленными крупными дисковидными присосками, позволяющими животному необычайно прочно присасываться ко дну и схватывать добычу.

У Decapoda кроме этих 8 щупалец есть еще 2 гораздо более длинных ловчих щупальца, расширенных на конце.

По бокам головы расположена пара очень крупных глаз.

Туловище со всех сторон одето мантией. На спине она образует покровы самого туловища; на брюшной стороне она отделена от туловища мантийной полостью. На месте перехода туловища в голову мантийная полость сообщается щелевидным брюшным отверстием с внешней средой.

Для замыкания брюшной щели у высших головоногих есть особое приспособление в виде пары полулушных ямок на брюшной стороне туловища, соответственно которым на внутренней поверхности мантии ле-

но сместились на голову и окружают ротовое отверстие. Другая часть ноги представлена так называемой воронкой, лежащей на брюшной стороне у входа в мантийную полость. Раковина у примитивных форм наружная, многокамерная, у высших представителей — внутренняя, часто более или менее редуцированная. Нервная система и органы чувств достигают большого совершенства.

Строение и физиология.

Внешняя морфология. Голова несет на переднем конце рот, окруженный щупальцами. У немногих древних форм, например, кораблика *Nautilus* (рис. 481), имеется значительное и не вполне определенное количество тонких, червеобразных щупалец, которые служат для захватывания добычи и могут втягиваться в особые влагалища. Сильно разросшиеся влагалища дорзальных щупалец составляют так называемый капюшон — мускулистое образование, с помощью которого жи-

жат два твердых, укрепленных хрящом бугра, или запонки. Действием мантийных мышц мантия прижимается к туловищу, запонки входят в полулунные ямки и как бы пристегивают мантию к телу, закрывая этим брюшную щель. Между обеими запонковыми ямками на брюшной стороне туловища помещается воронка, мускулистая коническая трубка, приросшая к туловищу. Расширенный задний копец воронки открывается в мантийную полость, суженный передний смотрит наружу. Воронка служит для движения. Когда мантийная щель закрыта, мантия прижимается к туловищу действием многочисленных находящихся в ней мышц и вода из мантийной полости с силой выталкивается наружу через переднее отверстие воронки, сообщая животному обратный толчок. Затем щель раскрывается и полость мантии заполняется окружающей водой. Далее происходит новое замыкание щели, сжатие мантии и новый толчок. Ритмические сокращения мантии и выталкивание воды служат, с одной стороны, в качестве дыхательного акта для смены воды в мантийной полости, с другой — для плавательного движения, которое совершается у головоногих толчками задним концом вперед. По бокам тела нередко образуются кожные складки, поддерживающие тело в равновесии и служащие плавниками.

В мантийной полости на брюшной стороне тела открывается порошица, по бокам ее расположены половые и почечные отверстия и ктенидии.

Нога, на первый взгляд, отсутствует, но это отсутствие лишь кажущееся. Нога *Sephalopoda* сильно видоизменена, и ей соответствует сово-

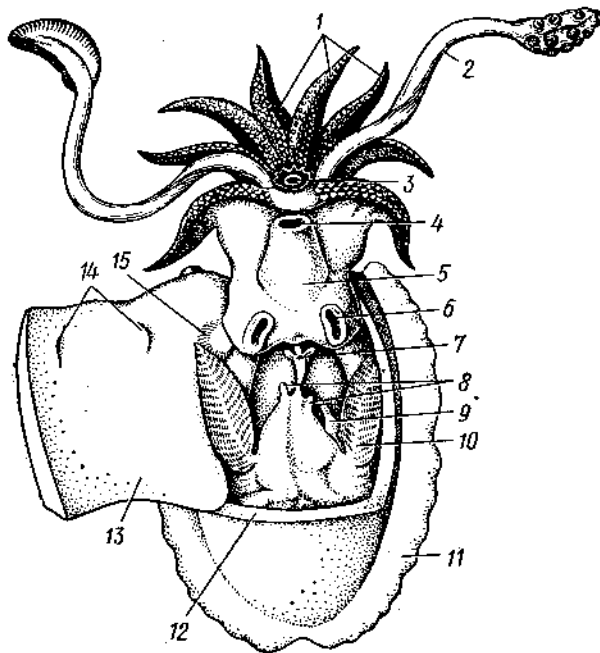


Рис. 482. Каракатица *Sepia officinalis* со вскрытой мантийной полостью, вид с брюшной стороны (по Пфуртшеллеру):

1 — руки с присосками, 2 — ловчая рука, 3 — рот, 4 — отверстие воронки, 5 — воронка, 6 — хрящевые ямки запонки, 7 — анальный сосочек с анальным отверстием, 8 — почечные сосочки, 9 — непарный половой сосочек, 10 — жабры, 11 — плавник, 12 — линия отреза мантии, 13 — отогнутая мантия, 14 — хрящевые бугорки запонки, 15 — мантийный звездчатый ганглий

купность двух образований: воронки и щупалец. Гомология воронки ноге доказывается ее положением на брюшной стороне туловища, а также тем, что у древнего и примитивного *Nautilus* она не в виде трубки, а в виде желоба, раскрытого по срединной брюшной линии, т. е. очень напоминает ногу некоторых плавающих *Gastropoda*. У зародышей всех *Cerhalopoda* воронка двухлопастная, и лопасти ее лишь вторично срастаются своими боковыми краями в трубку. Щупальца во время развития закладываются позади рта, на брюшной стороне тела, и лишь позднее надвигаются с двух сторон на голову, образуя околоротовой венец. Следовательно, по первичному положению щупальца соответствуют передней части ноги. Самым же важным доказательством указанного происхождения воронки и щупалец является иннервация их от педальных ганглиев.

Раковина большей частью рудиментарна и хорошо развита лишь у наиболее древней из сохранившихся до сих пор форм, у кораблика *Nautilus* (см. рис. 481). Известковая наружная раковина наutilusа завита в одной плоскости на спинную сторону. Раковина обращена завитком вперед и замечательна тем, что полость ее разделена поперечными пере-

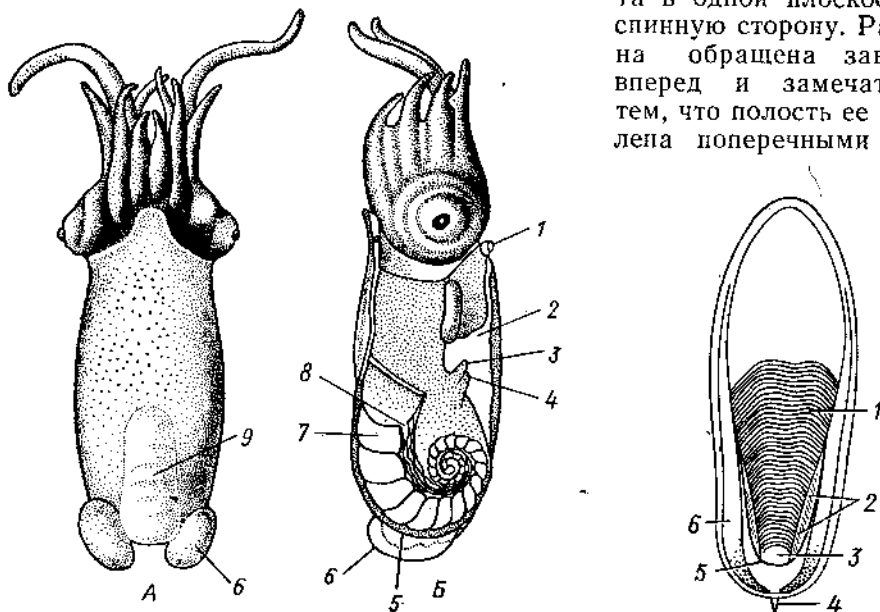


Рис. 483. Двужабрный головоногий моллюск *Spirula* со спиральной многокамерной раковиной (из Натали). А — вид со спинной стороны; Б — продольный разрез:

1 — воронка, 2 — мантийная полость, 3 — анальное отверстие, 4 — выделительное отверстие, 5 — орган свечения, 6 — плавник, 7 — раковина, 8 — сифон, 9 — участок раковины, покрытый мантией

Рис. 484. Раковина каракатицы *Sepia officinalis* с брюшной стороны (по Мейеру):

1 — сближенные перегородки спинной стороны фрагмокона, 2 — боковой край проостракума, 3 — сифональная ямка, 4 — роострум, 5 — рудимент брюшной стенки сифональной трубки, 6 — задний край проостракума

городками на ряд камер. Тело животного помещается лишь в последней, ближайшей к устью и самой большой камере (жилая камера), тогда как все прочие заполнены газом и некоторым количеством жидкости. При изменении объемных соотношений газа и жидкости животное может всплывать или погружаться на значительную глубину, используя раковину как своеобразный гидростатический аппарат. Посередине

каждой перегородки имеется по небольшому отверстию. Через них все камеры пронизываются тонким цилиндрическим выростом задней части туловища — сифоном. Самая первая и маленькая камера раковины называется эмбриональной. В палеозойских и мезозойских отложениях найдены остатки нескольких тысяч видов класса Cephalopoda с раковиной, построенной в общем по типу *Nautilus*. У современных головоногих раковина более или менее редуцируется, уменьшается в размерах и обрастает боковыми складками мантии, становясь внутренней. У интересного глубоководного рода *Spirula* (рис. 483) есть такая же, как у наутилуса, многокамерная раковина, но она так мала, что последняя камера ее содержит лишь небольшую часть животного и тело спироулы обрастает раковину со всех сторон.

У других представителей класса Cephalopoda, еще сохранивших раковину, она в виде известковой пластинки сложного строения, залегающей под покровами на спинной стороне туловища. Такова, например, раковина каракатицы *Sepia* (рис. 484). Спинная сторона такой раковины прикрыта тонким роговым листком (проостракум), а задний конец образует очень маленький конус, заканчивающийся известковым рожком (рострумом). Главную массу раковинной пластинки составляет множество плотных известковых пластинок, отходящих от проостракума косо книзу (к брюшной стороне тела). Промежутки между пластинками очень узки и заняты рыхлой известковой массой. Происхождение такой раковины выясняется при сравнении ее с раковиной вымерших мезозойских белемнитов *Belemnites* (рис. 485, В). Раковина их в виде длинного прямого конуса со множеством очень узких камер, разделенных перегородками. Такая раковина называется фрагмоконом. Перегородки пронизаны сифоном, проходящим ближе к брюшной стороне конуса. Его спинная сторона выдается вперед в виде тонкого листовидного рогового продолжения. Задний конец одет мощным коническим известковым фут-

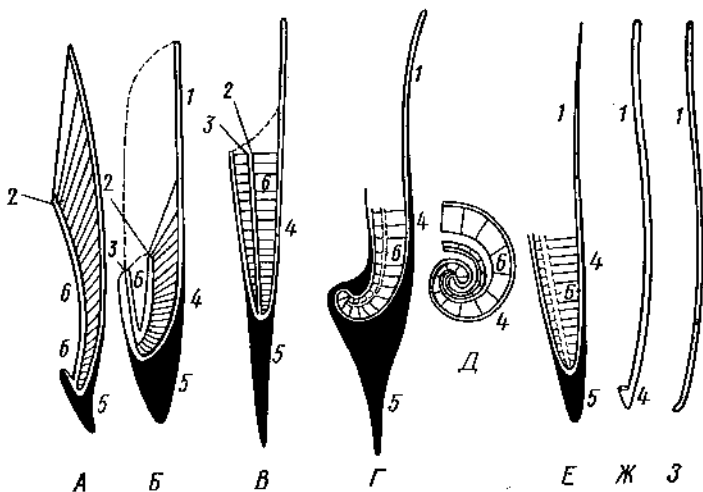


Рис. 485. Схема строения раковины различных головоногих в сагиттальном разрезе; брюшная сторона раковины обращена налево, А — *Sepia*; Б — *Belosepia*; В — *Belemnites* (ископаемая); Г — *Spirulirostra* (ископаемая); Д — *Spirula*; Е — *Ostracoteuthis* (ископаемая); Ж — *Ommastrephes*; З — *Loligopsis* (из Гешелера);

1 — проостракум, 2 — спинной край сифональной трубки, 3 — брюшной край сифональной трубки, 4 — совокупность камер, называемая фрагмоконом, 5 — рострум, 6 — полость сифональной трубки

ляром. Обыкновенно от раковин белемнитов сохраняются только эти концевые футляры, называемые в народе «чертовыми пальцами» и достигающие в длину 10—20 см и более.

Строение раковины *Belosepia* — ископаемого родича каракатицы (рис. 485, Б) позволяет понять, что роговой проостракум *Sepia* отвечает спинной пластинке *Belemnites*, маленький роострум каракатицы у *Belem-*

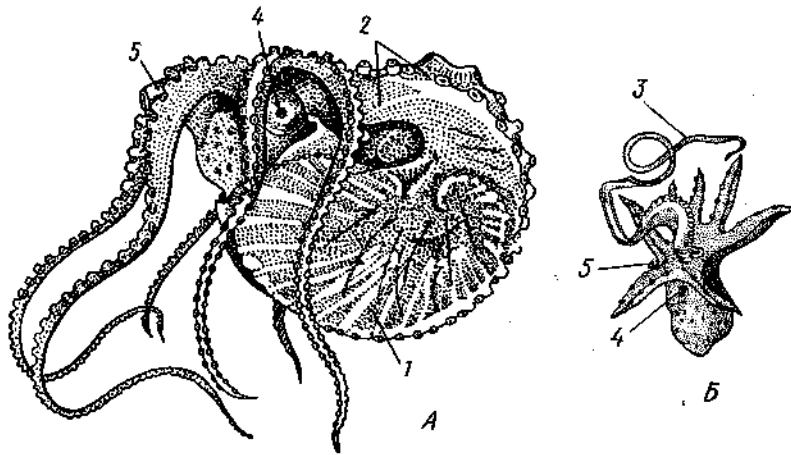


Рис. 486. Аргонавт *Argonauta*. А — самка, сидящая в раковине (уменьшено); Б — самец (увеличено) (из Догеля):

1 — раковина, просвечивающая сквозь покрывающие ее расширения рука (2), 3 — гектоктиль, 4 — глаз, 5 — воронка

nites был представлен громадным чертовым пальцем, а от конической раковины белемнита сохраняется, в основном, ее спинная часть, тогда как брюшная почти полностью исчезла. Перегородки спинной части фрагмокона чрезвычайно сблизились (косые пластиночки раковины *Sepia*) и промежутки между ними заполнились известью, так что эта часть раковины приняла вид слоистой пористой известковой пластинки. Задний конец фрагмокона сохранил, однако, не только спинную, но и брюшную стенку (рис. 485, А), образуя маленькую вороночку — сифональную ямку (см. рис. 484), полость которой представляет собой сохранившийся задний участок сифона.

У некоторых других современных головоногих, например у кальмара (*Loligo*), от всей раковины сохраняется лишь спинной роговой листок (проостракум), скрытый под покровами, а у большинства *Ostroda* раковина совершенно исчезает. Своеобразной «раковиной» обладают *Argonauta* из *Ostroda* (рис. 486). Раковина есть только у самок. Она спирально закручена, но не разделена на камеры и очень тонка. Это вторичное образование, не имеющее ничего общего с раковиной прочих моллюсков, и выделяющееся не мантией, а эпителием особых лопастей щупалец. Раковина *Argonauta* служит для вынашивания яиц.

Покровы. Кожа головоногих состоит из однослойного цилиндрического эпителия и подстилающего его слоя соединительной ткани. *Cephalopoda* обнаруживают замечательную по скорости и резкости смену окраски, которая находится под контролем нервной системы. Смену цветов вызывает изменение формы многочисленных пигментных клеток, или хроматофоров, залегающих в соединительнотканном слое кожи.

Внутренний скелет. Интересно, что кроме наружного скелета или раковины у головоногих есть еще особый внутренний скелет, служащий

главным образом для защиты центральной нервной системы. Он образован хрящом, сходным с таковым позвоночных. Хрящ в виде широкого кольца охватывает головное скопление ганглиев, образуя головную хрящевую капсулу, которая дает от себя выросты, окружающие глаза и статоцисты. Кроме того, опорные хрящи развиты в запонках, в основании щупалец, внутри плавников. Как видно из описания, головная капсула в физиологическом отношении соответствует черепу позвоночных.

Пищеварительный канал у *Cephalopoda* устроен очень сложно (рис. 487). Рот лежит в центре венца щупалец и ведет в сильно развитую, мускулистую глотку. В глотке имеется язык с радулой, но терка играет в захвате и размельчении пищи второстепенную роль. Главное значение имеют две толстые роговые челюсти — спинная и брюшная, загнутые крючковидно и похожие на клюв попугая. В глотку впадают протоки одной или двух пар слюнных желез. Секрет их содержит ряд гидролитических ферментов, обеспечивающих расщепление полисахаридов и белков. Выделения задней пары желез ядовиты. Длинный пищевод нередко образует расширение, зуб (отр. *Ostropoda*). Пищевод переходит в мускулистый мешковидный желудок, занимающий заднюю часть пищеварительного комплекса. От той же передней стороны желудка, куда впадает пищевод, начинается тонкая кишка, которая направляется вперед. Она ведет к порошице, лежащей на особом сосочке на брюшной стороне туловища (внутри мантийной полости).

В желудок впадают протоки двухлопастной, реже простой печени, секрет которой содержит широкий спектр пищеварительных ферментов. Печеночные протоки большей частью усажены многочисленными небольшими железистыми придатками, выделяющими ферменты, гидролизующие полисахариды. Эти придатки называются поджелудочной железой. Как видно, печень и поджелудочная железа головоногих отнюдь не соответствуют в точности одноименным образованиям у позвоночных. В заднюю кишку, перед самой порошицей, открывается проток так называемого чернильного мешка. Это большая грушевидная железа, выделяющая черную, как чернила, жидкость. Несколько капель этого секрета достаточно, чтобы замутить большое количество воды. Выбрасывая жидкость через порошицу, а далее через отверстие воронки наружу, *Cephalopoda* окружают себя в воде темным облаком и под покровом его ускользают от преследования. Все головоногие — хищники; они нападают на различных ракообразных, а иногда и на рыб, которых схватывают щупальцами и убивают челюстями и ядом слюнных желез.

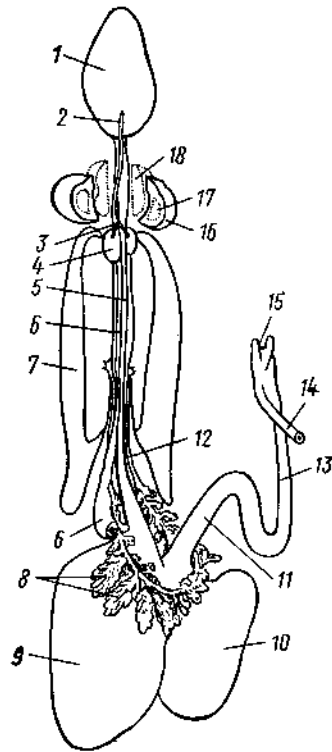


Рис. 487. Пищеварительная система каракатицы *Sepia officinalis*, вид с брюшной стороны (по Резелеру и Лампректу):

1 — глотка, 2 — общий слюнный проток, 3 — слюнный проток, 4 — задняя слюнная железа, 5 — пищевод, 6 — головная аорта, 7 — печень, 8 — поджелудочная железа, 9 — желудок, 10 — слепой мешок желудка, 11 — тонкая кишка, 12 — печеночный проток, 13 — прямая кишка, 14 — проток чернильного мешка, 15 — анус, 16 — головная хрящевая капсула (разрезана), 17 — полость капсулы статоциста, 18 — нервное кольцо (разрезано)

Нервная система головоногих достигает высокой сложности строения (рис. 488, Б). Ганглии ее велики и образуют общую окологлоточную нервную массу. Лишь на разрезах можно различить состав этой массы из нескольких ганглиев: ясно различимы парный церебральный ганглий и большой висцеральный. Что касается пары педалейных ганглиев, то характерно подразделение каждого из них на два нервных узла: брахиальный, или ганглий щупалец, и инфундибулярный, или ганглий воронки.

От заднего отдела ганглиозной массы отходят 2 крупных мантийных нерва, которые образуют на внутренней поверхности мантии, по бокам в передней части туловища, 2 больших звездчатых ганглия. У более примитивных *Tetrabranchia* (*Nautilus*) центральная нервная система устроена значительно проще (рис. 488, А); она состоит из трех коротких нервных дуг, одной надглоточной и двух подглоточных, причем по бокам пищевода все дуги соединяются между собой. Дуги сплошь усеяны ганглиозными клетками и носят характер нервных тяжей (как у *Amphepeura*).

Органами чувств головоногие снабжены богато. Для чувства обоняния служат либо осфрадии, расположенные у основания жабр (*Nautilus*), либо пара расположенных под глазами обонятельных ямочек (*Dibranchia*), небольших кожных углублений, высланных чувствительным эпителием и иннервируемых от церебральных ганглиев. Острота обоняния довольно велика, это показывают опыты над ослепленными осьминогами (*Octopus*), которые чувствуют положенную в аквариум рыбу на расстоянии 1,5 м.

Имеется пара статодистов, заключенных внутри хрящевой головной капсулы. Удаление их ведет к утрате способности ориентироваться в пространстве.

Органы зрения *Tetrabranchia* могут быть сведены к типу строения крупных глазных ямок, полость которых маленьким отверстием еще со-

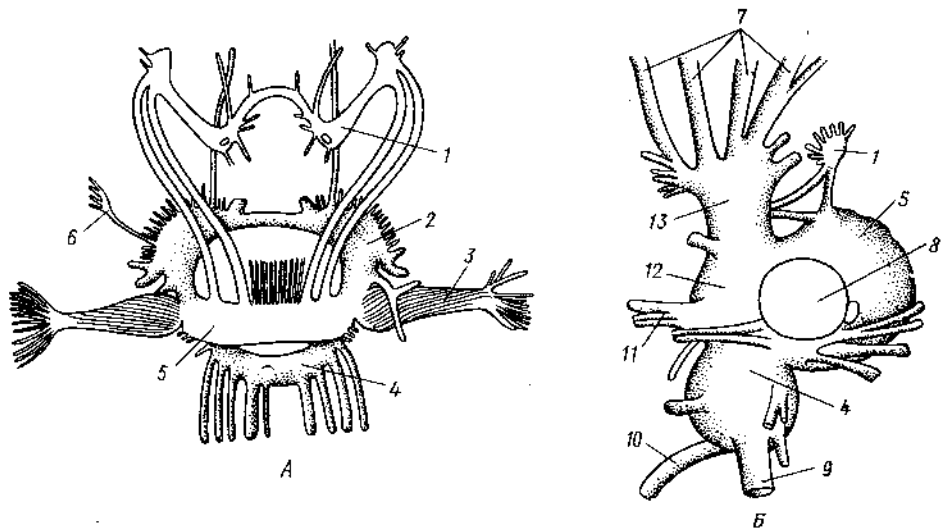


Рис. 488. Центральная нервная система головоногих. А — *Tetrabranchia* (*Nautilus*), вид спереди (из Кестнера, по Гриффину); Б — *Dibranchia* (*Sepia*), вид сбоку (из Кестнера, по Хиллигу, с изменениями):

1 — буккальный ганглий, 2 — педалейный ганглий, 3 — оптический нерв, 4 — висцеральный ганглий, 5 — церебральный ганглий, 6 — нерв, идущий к капюшону и щупальцам, 7 — нервы рук, 8 — место отхождения оптического нерва, 9 — мантийный нерв, 10 — нерв, идущий к внутренностям, 11 — нерв воронки, 12 — инфундибулярный ганглий, 13 — брахиальный ганглий, (12 и 13 — производные педалейного ганглия)

общается с внешней средой (рис. 489, А). У всех прочих Cephalopoda глаза носят характер очень крупных, замкнутых, сложно устроенных глазных пузырей (рис. 489, Б). Строение их легче всего понять, проследив историю развития глаза. Сначала у зародыша образуется первичная глазная ямка (стадия *Nautilus*), которая отщипывается от кожи и дает глазной пузырь. Глубокая часть стенки пузыря превращается в

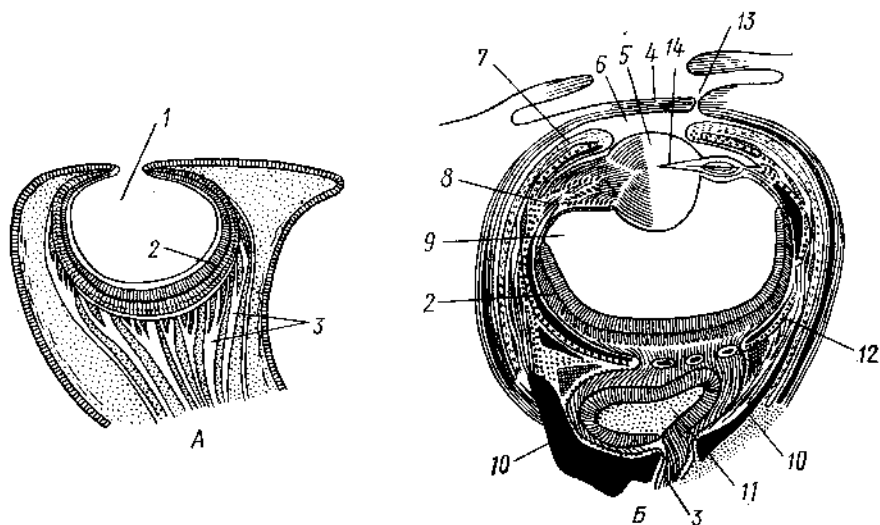


Рис. 489. Глаза головоногих. А — разрез глаза *Nautilus* (Tetrabranchia) (из Гешелера); Б — разрез глаза *Sepia officinalis* (Dibranchia) (по Генсену, с изменениями):

1 — полость глазной ямки, сообщаемой с внешней средой, 2 — сетчатка, 3 — зрительный нерв, 4 — роговица, 5 — хрусталик, 6 — передняя камера глаза, 7 — радужина, 8 — ресничный мускул, при сокращении приближающий хрусталик к сетчатке, 9 — стекловидное тело, 10 — глазные отростки хрящевой капсулы, 11 — оптический ганглий, 12 — склера (хрящевая оболочка глаза), 13 — наружное отверстие камеры глаза, 14 — эпителиальное тело

сетчатку, тогда как наружная, прилегающая к коже часть дает в совокупности с наружным эпителием двухслойное эпителиальное тело. Вокруг глаза появляется кольцевая складка кожи — радужина. Она нарастает над глазом в виде свода, но не вполне смыкается, так что в центре свода остается отверстие — зрачок. Между тем обоими слоями эпителиального тела выделяется одним слоем снаружи, другим — в полость глазного пузыря по прозрачному полушарию. Совокупность обоих полушарий дает шаровидный хрусталик, перерезанный тонкой двойной пластинкой эпителиального тела. Тем временем на глаз нарастает новая кольцевидная складка кожи — роговица. У большинства головоногих свод, образуемый роговицей над радужинным сводом, не вполне смыкается, сохраняя эксцентрическое отверстие. Сетчатка глаз состоит из очень длинных (иногда до 0,5 мм) клеток; к ней подходит мощный зрительный нерв, образующий под самым глазом очень крупный зрительный ганглий из нескольких ярусов нервных клеток.

Глаза головоногих обладают аккомодацией, которая совершается, однако, не изменением кривизны хрусталика (как у человека), а его приближением или удалением от сетчатки; для этого служит особый ресничный мускул, прикрепленный к экватору хрусталика. Кроме того, в глазу Cephalopoda имеются приспособления к видению при более сильном и более слабом освещении.

Острота зрения животного отчасти зависит от числа воспринимающих свет элементов. В глазу головоногих этих элементов очень много. Так, у каракатицы *Sepia* на 1 мм² сетчатки приходится 105 000 клеток; у кальмара *Loligo* — даже 165 000. Все это убеждает нас в большой сложности строения глаз головоногих, которые в этом отношении не уступают даже глазам позвоночных.

У многих головоногих (особенно у глубоководных) в коже имеются особые органы свечения (см. рис. 480, Г), по строению несколько похожие на глаза. Так, у *Lycoteuthis diadema* 22 подобных органа, из которых часть светится ультрамаринным, часть — светло-голубым, а некоторые — рубиново-красным фосфорическим светом.

Органы дыхания. Головоногие имеют настоящие ктенидии. У всех *Dibranchia* их 2, у *Tetrabranchia* (*Nautilus*) — 4. Ктенидии расположены в мантийной полости симметрично по бокам туловища (см. рис. 491, 482). Жабры двоякоперистые, свободными концами направлены вперед.

Обмен воды в мантийной полости обеспечивается сокращением мантийных мышц и деятельностью воронки. По количеству жабр *Cephalopoda* делятся на два подкласса: четырехжаберные (*Tetrabranchia*) и двужаберные (*Dibranchia*).

Кровеносная система. Сердце всех головоногих состоит из одного желудочка, в который открываются с боков два (подкл. *Dibranchia*; рис. 490) или четыре (*Tetrabranchia*) предсердия. От переднего и заднего концов желудочка отходят две аорты: головная и внутренностная.

Головная аорта идет рядом с пищеводом и дает ветви к голове и щупальцам. Внутренностная снабжает кровью кишечник и половые органы. Артерии разбиваются на сеть капилляров, из которых берут начало вены. Вены рук собираются в голове в одну кольцевую вену, от кото-

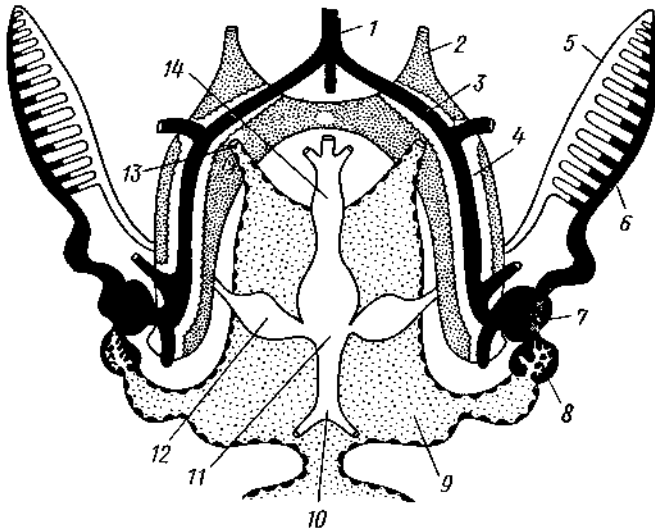


Рис. 490. Центральная часть кровеносной системы, жабры и почки каракатицы *Sepia* (из Кестнера):

1 — головная вена, 2 — наружное отверстие почек, 3 — полая вена, 4 — почка, 5 — уносящий жаберный сосуд, 6 — приносящий жаберный сосуд, 7 — венозное (жаберное) сердце, 8 — перикардальная полость, 9 — перикардальное сердце, 10 — внутренностная аорта, 11 — желудочек, 12 — предсердие, 13 — ретро-перикардальное отверстие, 14 — головная аорта (черным обозначены сосуды, по которым циркулирует венозная кровь, белым — сердце и сосуды с артериальной кровью).

рой рядом с головной аортой, но назад, идет крупная головная вена. Головная вена (рис. 490) делится на заднем конце на 2 или 4 (смотря по числу жабр) приносящих жаберных сосуда (полые вены), которые принимают еще кровь из мантии и несут венозную кровь к жабрам. Перед вступлением в жабры они образуют сократимые мускулистые расширения, так называемые венозные (жаберные) сердца, которые ритмическими сокращениями способствуют поступлению крови в жабры. Кровь окисляется в капиллярах жабр и затем по уносящим сосудам изливается в предсердия сердца. Капилляры вен и артерий в коже и мышцах непосредственно переходят друг в друга, лишь в некоторых местах между ними остаются лакунарные пространства, что делает кровеносную

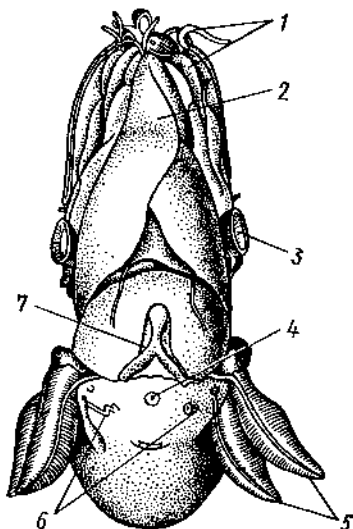


Рис. 491. Мантийный комплекс *Nautilus*. Вид животного, вынутого из раковины, с брюшной стороны, мантия удалена (по Тилс):

1 — щупальца, 2 — воронка, 3 — глаза, 4 — анальное отверстие, 5 — жабры, 6 — экскреторные отверстия, 7 — пенис

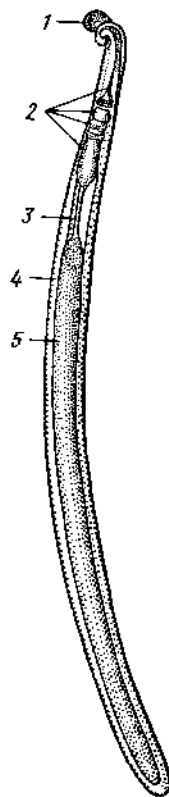


Рис. 492. Сперматофор каракатицы *Sepia* (по Мильн-Эдвардсу):

1 — закрученный конец сперматофора, 2 — различные части семяизвергательного аппарата, 3 — соединительный тяж, 4 — хитиновая оболочка, 5 — резервуар с семенем

систему головоногих почти замкнутой. Кровь содержит гемоцианин — богатое медью соединение, физиологически соответствующее гемоглобину крови позвоночных; на воздухе синеет.

Выделительная система состоит из 4 (подкл. *Tetrabranchia*; рис. 491) или 2 (подкл. *Dibranchia*; см. рис. 490) почек. Наружные отверстия их лежат по бокам порошицы, на особых сосочках (см. рис. 482), внутренние концы почек открываются, как всегда, в перикардиальный отдел целома. Почки представляют обширные мешки, иногда (отр. *Decapoda*) срастающиеся друг с другом по срединной линии тела.

Проходящие в тесном соседстве с почками приносящие жаберные сосуды (с венозной кровью) образуют многочисленные бахромчатые

слепые выпячивания (венозные придатки), которыми вдаются в стенки почек, этим облегчается извлечение почками продуктов обмена веществ из крови.

Половая система. Головоногие моллюски раздельнополы, иногда с резким половым диморфизмом. Так, у *Argonauta* самец гораздо меньше самки (см. рис. 486).

Половая железа непарна и залегает в задней части туловища, в половом участке целома. Половые клетки скапливаются в целоме и выводятся через половые протоки. Протоки первично парны, хотя у многих головоногих остается только левый проток. Парность протоков сохраняется у самцов и у самок *Nautilus*, у *Octopoda* и части *Decapoda*.

Протоки обладают сложным и варьирующим строением. У самца каракатицы *Sepia* имеется семяпровод, расширяющийся в семенной пузырьке, железистый эпителий которого служит для образования сперматофоров. За пузырьком семяпровод снова суживается и переходит затем в широкую сперматофорную сумку, которая и открывается сбоку от порошицы половым отверстием. Живчики головоногих склеиваются в окруженные плотной оболочкой пакеты, или сперматофоры (рис. 492). Сперматофоры наполнены живчиками и имеют особый канал для их выхода, заткнутый сложно устроенной пробочкой.

Женские протоки состоят из короткого яйцевода с впадающей в него небольшой яйцеводной железой. Кроме того, независимо от полового

отверстия, но по соседству с ним в мантийную полость открываются выводные каналы двух парных и одной непарной нидаментальных желез, секрет которых служит для образования яйцевых оболочек.

Оплодотворение чаще всего происходит в мантийной полости самки. Роль копулятивного органа играет одно из щупалец, у самцов оно более или менее сильно отличается от остальных иным развитием присосок и по присутствию на нем специального ложкообразного придатка (рис. 493). При помощи этого щупальца самец вводит сперматофоры в мантийную полость самки. Особенно замечательным устройством обладает половое щупальце у самца *Argonauta* (см. рис. 486) и некоторых других близких к нему родов. Щупальце сначала образуется внутри особого кожистого мешка, в котором оно свернуто в спираль. Конец полового щупальца вытянут в длинную нить. Щупальце содержит полость, сообщающуюся с внешней средой двумя отверстиями: одним у основания, другим на конце. Когда щупальце вполне сформируется, то облегающий его мешок лопается и оно расправляется. Полость щупальца (еще не выяснено, каким образом) наполняется сперматофорами. При спаривании половое щупальце *Argonauta* отрывается, надолго сохраняет способность к движению и проникает целиком в мантийную полость самки, где оно вводит сперматофоры в женское половое отверстие.

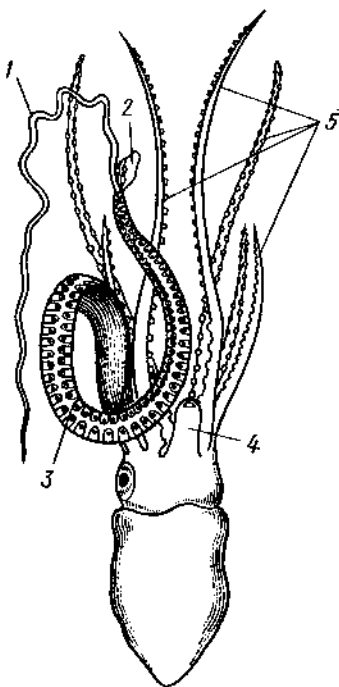


Рис. 493. Самец осьминога *Sepia calanulata* с гектокотилизированной рукой (по Пельзнеру):

1 — концевая нить гектокотили, 2 — мешочек гектокотили, внутри которого развивается нить, 3 — гектокотилизированная рука, 4 — воронка, 5 — руки

Когда оторвавшиеся щупальца самцов были впервые найдены в мантийной полости самок, они были приняты за паразитов, и Кювье дал им родовое название *Hectocotilus*; это название и до сих пор сохранилось за половым щупальцем головоногих, которое называют «гектокотилизированным».

Развитие. Эмбриональное развитие Cephalopoda отличается многими особенностями, определяемыми главным образом богатством яиц желтком. Он занимает почти все яйцо, его нет только на анимальном полюсе. Дробление вследствие обилия желтка частичное, причем делится на бластомеры лишь анимальный полюс; здесь образуется округлая пластинка, или диск, зародышевых клеток (частичное дробление головоногих называется дискоидальным). Развитие зародыша идет главным образом за счет анимального диска, на котором зародыш расположен так, что головным концом он обращен к желтку, а задним торчит свободно. Желток обрастается эктодермой и мезодермой зародыша, но остается довольно резко обособленным от последнего в виде желточного мешка. По мере роста зародыша желток потребляется, и желточный мешок уменьшается в размерах. Щупальца закладываются позади рта в виде двух боковых рядов, воронка имеет вид двухлопастного, открытого на брюшной стороне образования и лишь позднее срастается в трубку. Все развитие протекает внутри оболочки яйца.

Палеонтология. Наиболее древними считаются известные с кембрия Nautiloidea — родичи современного наутилуса. У первых наутилоидей раковина еще не была спирально закрученной и имела вид конической трубки, поделенной на камеры и пронизанной узким сифоном (*Orthoceras*). Такие или слегка согнутые наподобие рога раковины (*Cyrtoceras*) были особенно многочисленны в ордовике. Позднее появились вытеснившие их виды с раковинной, скрученной спирально, как у современного наутилуса, сохранившегося с триаса до наших дней.

В ордовике были распространены гигантские *Endoceras* (представители особого отряда), прямая раковина которых, тоже поделенная на камеры, достигала 4—5 м длины. В широком сифоне, занимавшем около $\frac{1}{3}$ диаметра раковины этих моллюсков, помещалась значительная часть органов животного. Эндоцерасы вели придонный образ жизни.

В девоне появляется небольшая группа относительно мелких головоногих с прямой или слегка согнутой раковинной — бактриты. По современным представлениям эти животные, просуществовавшие до конца палеозоя, дали начало двум большим ветвям развития головоногих — аммонитам, известным с девона, и белемнитам. Это чрезвычайно многочисленная и богатая представителями группа отрядов, существовавшая в палеозое и мезозое. В кайнозое аммониты отсутствуют, они вымерли в конце мелового периода.

Аммониты обладали спирально закрученной многокамерной раковинной, обороты которой в большинстве случаев располагались в одной плоскости. Раковины аммонитов от-

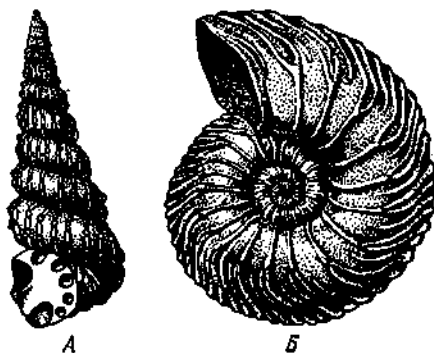


Рис. 494. Аммониты. А — *Turrillites catenatus*, редкая среди аммонитов форма закручивания раковины в коническую спираль (по Куку); Б — планиспиральная раковина *Cardiaceras cordatum* — хорошо сохранилась скульптура стенки раковины (по Бодылевскому)

личались разнообразием формы (рис. 494), наружной скульптуры и размеров. Наряду с очень мелкими видами встречались настоящие гиганты, например *Pachydiscus*, планоспиральная раковина которого в диаметре достигала 2 м. Сведений о внутреннем строении аммонитов почти нет. По-видимому, они обладали вытянутым червеобразным телом. Полагают, что у них было 10 щупалец, чернильный мешок и, возможно, всего 2 ктенидия. Относятся ли аммониты к четырехжаберным или к двухжаберным, до сих пор еще не установлено. Вероятно, аммониты были хищниками и вели плавающий образ жизни. Они населяли моря земного шара на протяжении сотен миллионов лет. Бесчисленные остатки этих головоногих широко используются для определения геологического возраста слоев земной коры.

Все рассмотренные группы головоногих обладали хорошо развитой раковиной, в которую целиком могло втягиваться тело животного. На этом основании палеонтологи объединяют их под названием наружнораковинных. Начиная с карбона, появляются головоногие, раковина которых снаружи обрастает мантией. Это внутреннераковинные, которые, как и аммониты, ведут начало от бактритов, но являются уже, несомненно, двухжаберными. Эта ветвь головоногих достигла высшего расцвета в кайнозое. Сюда относятся современные кальмары и осьминоги. Среди ископаемых представителей этой группы особенно своеобразными были белемниты. Они появились в карбоне, достигли расцвета в юре и мелу и полностью исчезли к середине палеогена. Это были, по-видимому, плавающие моллюски. Задний конец их конической раковины (с. 489) имел вид массивного известкового конуса, иногда достигавшего значительной длины. Именно эта часть их раковины — роstrum, наиболее часто встречается в мезозойских отложениях.

Ископаемые головоногие по количеству видов несравненно многочисленнее, чем современные. Их насчитывают до 11 000 видов.

Экология. Встречаясь исключительно в морях, головоногие ведут различный образ жизни. Большинство их относится к пелагическим животным. Такие виды, как *Loligo*, имеют торпедообразное, заостренное на заднем конце (который при движении направлен вперед) тело с хорошо развитыми плавниками.

У некоторых донных осьминогов (*Cirrothauma*) между щупальцами развивается тонкая перепонка, так что животное принимает вид диска, лежащего на дне. Другие головоногие живут на дне, нередко прячась в расщелины между камнями. Глубоководные головоногие обладают иногда торчащими, наподобие телескопов, глазами.

Головоногие — нередко весьма крупные животные. Самые мелкие из них измеряются несколькими сантиметрами, но на больших глубинах водятся настоящие гиганты.

У подобных форм такая мускульная сила, что они очень редко попадают в руки человеку, да и то лишь по счастливой случайности. Так, однажды удалось выловить извергнутые умирающим кашалотом во время агонии остатки съеденного им громадного головоногого *Architeuthis*; сохранившиеся щупальце этого животного имеет длину около 10 м, следовательно, общая длина *Architeuthis* с вытянутыми ловчими щупальцами достигала 18 м.

Практическое использование головоногих. Многие Cephalopoda служат предметом промысла. Каракатицы, кальмары и осьминоги употребляются в пищу в свежем, сушеном и консервированном виде. Их мясо по калорийности и вкусовым качествам не уступает говядине. Используется и секрет чернильного мешка каракатиц и кальмаров. После высуши-

вания и обработки сдким калием осадок секрета даст акварельную краску сепию. Из этого же осадка готовят и натуральную китайскую тушь. Во всех странах мира ежегодно вылавливается около миллиона тонн головоногих моллюсков.

Классификация. Современные головоногие делятся на два подкласса.

ПОДКЛАСС I. ЧЕТЫРЕХЖАБЕРНЫЕ (TETRABRANCHIA)

Сюда принадлежат наиболее древние и примитивные формы, обладающие четырьмя жабрами, четырьмя предсердиями, четырьмя почками и значительным количеством щупалец; воронка в виде открытого желоба; раковина наружная, многокамерная. Четырехжаберные представлены несколькими группами отрядов (надотрядами), среди которых мы назовем лишь главнейшие.

Надотряд 1. Наутилоидеи (Nautiloidea). Вымирающая группа, к которой в настоящее время принадлежит один род *Nautilus* — кораблик (см. рис. 481) с небольшим количеством видов, обитающих в Индийском и Тихом океанах. Ископаемые формы: *Orthoceras*.

Надотряд 2. Аммониты (Ammonoidea). Группа, целиком вымершая в меловом периоде. Представители: *Turrillites*, *Ammonites* (рис. 494). Внутреннее строение аммонитов плохо известно, поэтому не ясно их систематическое положение. Устройство раковины приближает их к четырехжаберным.

ПОДКЛАСС II. ДВУЖАБЕРНЫЕ (DIBRANCHIA)

Головоногие, обладающие двумя жабрами, двумя предсердиями и двумя почками; воронка в виде трубки, раковина внутренняя, более или менее редуцированная.

Отряд 1. Десятиногие (Decapoda). Имеют 10 щупалец, из них одна пара длинных, ловчих. Хорошие пловцы с вытянутым торпедообразным телом с боковыми плавниками. Представители: обыкновенная каракатица *Sepia officinalis*, гигантский кальмар *Architeuthis*, кальмар *Loligo* и др. (см. рис. 480). Ископаемые формы: *Belosepia*, *Spirulirostra*.

К десятиногим относится вымершая в эоцене группа белемнитов (*Belemnoidea*) с прямой конической раковиной и массивным рострумом. Представитель: *Belemnites*. Некоторые авторы выделяют белемнитов в самостоятельный отряд *Belemnitida*.

Отряд 2. Восьминогие (Octopoda). Большинство донные формы с мешковидным телом и вполне редуцированной раковиной; щупалец 8, ловчих щупалец нет. Представители: аргонавт *Argonauta*, осьминоги *Octopus* и др. (см. рис. 480).

Филогения типа *Mollusca*

Происхождение типа моллюсков и их филогенетические связи с другими группами беспозвоночных животных были и остаются предметом оживленной дискуссии зоологов. Долгое время доминировала точка зрения, согласно которой моллюски в своем происхождении связаны с аннелидами. И действительно, в эмбриональном развитии моллюсков ряд признаков указывает на родство их с кольчатыми червями: спиральное детерминированное дробление, способ закладки мезодермы, личинка трохофора. В строении взрослых моллюсков сходны с кольчатыми отношения между гопадами, целомом и целомодуктами.

Более того, самые примитивные моллюски *Amphineura* и *Mopora* соргоа обнаруживают ясно выраженную метамерию, остатки которой в виде двух пар ктенидиев, почек и предсердий сохраняются у низших головоногих (*Nautilus*). Однако не все проявления метамерности могут приниматься во внимание. Расчленение раковины у *Loricata* и упорядоченное расположение мускульных пучков, так же как и большое количество жабр, вряд ли должны рассматриваться как пример сохранения моллюсками исходной метамерности. По мнению многих зоологов, это вторичное явление. Так, из большого и варьирующего у разных видов числа жабр только одна пара, расположенная около почечного отверстия и снабженная осфрадиями, вероятно, соответствует настоящим кте-

видиям; остальные жабры возникли вторично для интенсификации функции дыхания.

С аналогичным явлением мы сталкиваемся и у современных *Monoplacophora*. Внешняя простота колпачковидной раковины и метамерное расположение мышц явно вторичны, так как наиболее древние ископаемые представители группы обладали спиральной раковинной и всего одной парой раковинных мышечных пучков.

Значительно больший вес имеют следы метамерии в строении внутренних органов и в первую очередь органов, связанных с целомом. Наличие у *Neopilina* 6—7 пар целомодуктов, выполняющих функции почек и частично служащих для выведения половых продуктов, двух пар гонад и двух пар предсердий позволяет предполагать, что тело моллюсков первоначально состояло из небольшого числа (6—7) сегментов, унаследованных от далеких предков. Последними, по-видимому, были какие-то древние олигомерные кольцецы, тело которых состояло только из ларвальных сегментов. Таким образом, тело современных моллюсков соответствует ларвальному телу кольцецов и вторично утратило метамерное строение. Уменьшение числа ряда образований (целомодуктов, предсердий, настоящих ктенидиев и т. д.) должно рассматриваться как результат олигомеризации гомологичных органов.

Среди современных моллюсков наиболее примитивными, по-видимому, являются моноплакофоры.

К особенно древним чертам организации *Neopilina*, несомненно, относятся: метамерия, двураздельность сердца и наличие продольных нервных стволов.

По наличию двух желудочков сердца *Monoplacophora* сравнимы с зародышами пластинчатожаберных, брюхоногих и головоногих, у которых сердце сначала представлено парой зачатков, лежащих по бокам от кишки. При дальнейшем развитии зачатки сливаются, образуя один желудочек.

У некоторых низших представителей класса *Lamellibranchia* (*Arca*) слияния зачатков также не происходит, и взрослое животное имеет два сердца (с. 478).

Таким образом, двураздельное сердце *Monoplacophora* представляет очень примитивную особенность, у большинства *Conchifera* проявляющуюся лишь в онтогенезе. У *Amphineura* испарное сердце.

Из сказанного ясно, что кл. *Monoplacophora* во многих отношениях примитивнее современных пащирных. Естественно поэтому сделать вывод, что оба ствола моллюсков — *Amphineura* и *Conchifera* разделились очень рано. *Monoplacophora* еще очень близки к общему предку всех моллюсков. Однако последний, вероятно, отличался отсутствием настоящей раковины, имел еще невысокое туловище, сходное с таковым у *Loricata*, и, по-видимому, вел более активный образ жизни, нежели *Neopilina*. От этого гипотетического первичного моллюска берет начало две главные линии развития. Одна ведет к *Amphineura*, другая — к *Conchifera*.

Среди бококонрвных наиболее примитивные черты: 8 спинных пластинок раковины, хорошо развитая радула, множественные жабры характерны для *Loricata*, тогда как *Solenogastres*, вероятно, представляют их вторично измененных потомков (утрата ноги и мантии, редукция раковины, радулы и т. д.).

У самого корня ветви *Conchifera* находится класс *Monoplacophora*, объединяющий некоторые существенные признаки *Lamellibranchia*, *Gastropoda* и *Cephalopoda*. Кристаллический стебелек кроме *Neopilina* имеется у многих пластинчатожаберных и низших брюхоногих. Общее

сходство развития сердца у *Neopilina* и высших *Conchifera* уже отмечалось. На филогенетическую связь с *Cephalopoda* (*Tetrabranchia*) указывают остатки метамерии у *Nautilus*. Нервная система в виде продольных тяжей свойственна низшим *Gastropoda* и *Nautilus*.

Таким образом, многое свидетельствует о происхождении высших классов *Conchifera* от форм, близких к *Monoplacophora*. Однако современная *Neopilina* испытала уже некоторую специализацию, приспособившись к почти сидячему малоподвижному образу жизни.

От примитивных *Monoplacophora*, вероятно, берет свое начало гипотетическая группа билатерально симметричных моллюсков (так называемые *Protrihidoglossa*), соединявшая в себе, по мнению многих зоологов, наиболее примитивные черты строения современных *Gastropoda* и *Lamellibranchia*. От этой группы расходятся в виде веера классы *Gastropoda*, *Lamellibranchia* и *Scaphopoda*, постепенно удаляющиеся друг от друга в лице своих высших и наиболее специализированных представителей. Обособление брюхоногих базируется на развитии у них асимметрии, а эволюция пластинчатожаберных характеризуется главным образом редукцией головы и образованием двустворчатой раковины.

Класс *Cephalopoda* стоит особняком, почему его приходится производить прямо от первичных моллюсков, близких к *Monoplacophora*, независимо от прочих классов *Conchifera*. Среди *Cephalopoda* подкласс четырехжаберных обладает, безусловно, более древними и примитивными чертами по сравнению с подклассом двужаберных.

Существует, однако, и другая точка зрения на происхождение и филогению моллюсков. Ее сторонники считают, что моллюски берут начало непосредственно от плоских червей (кл. *Turbellaria*), а самыми примитивными формами являются бороздчатобрюхие (кл. *Solenogastres*), объединяемые в отр. *Chaetodermatina* (или *Caudofoveata*). Простота строения в этом случае оказывается первичной, а не возникает в результате вторичного упрощения. Соответственно моллюски должны рассматриваться как исходно несегментированные животные. Их целом, представленный главным образом перикардием и отделяющимися от него в процессе индивидуального развития гонадами, не гомологичен вторичной полости тела кольчатых червей и возникает в процессе эволюции независимо от последней. Увеличение же числа отдельных органов и упорядоченность их расположения — вторичное явление, которое можно рассматривать как псевдометамеризацию.

Окончательное решение вопроса о природе моллюсков и их положении в системе животного царства, несомненно, требуют новых углубленных исследований.

ТИП ЩУПАЛЬЦЕВЫЕ (TENTACULATA)

Щупальцевые составляют группу вторичнополостных, олигомерных (малосегментных) животных не вполне выясненного происхождения. Щупальцевые ведут сидячий образ жизни, который оказал глубокое влияние на их организацию. Рассмотрим характерные признаки типа.

1. Тело неясно расчленено и слагается из трех сегментов. Первый — предротовая лопасть, или эпистом. Второй сегмент несет ротовое отверстие. Он окружен ресничными щупальцами, которые служат для подгона пищевых частиц ко рту и для дыхания. Щупальца сидят на щупальценосце, или лофофоре, в основе имеющем форму подковы, или расположены по кругу. Третий сегмент — собственно туловищный. В ряде случаев эпистомальный сегмент вторично редуцируется.

2. Полость тела представлена целомом, который в соответствии с сегментацией разделяется на три отдела: передний эпистомальный, средний — сравнительно узкий, посылающий каналы в лофофор и щупальца, и задний, самый обширный — туловищный целом. Обособленность отделов целома может быть не всегда хорошо выражена.

3. Анальное отверстие лежит далеко от рта, кишечник образует петлю.

4. Имеется кровеносная система, которая может вторично редуцироваться.

5. Органы выделения (нефридии) представлены одной или двумя парами ресничных воронок, открывающихся в целом. Являются ли эти образования метанефридиями или целомодуктами, пока окончательно не установлено. Иногда органы выделения редуцированы.

6. Половые железы образуются в туловищном целоме.

7. Дробление яйца полное, не спирального типа, из яйца развивается планктонная личинка, более или менее напоминающая трохофору.

К типу *Tentaculata* относятся 3 класса: мшанки (*Bryozoa*), плеченogie (*Brachiopoda*), фороиды (*Phoronidea*). Кроме того, в качестве дополнения к типу мы помещаем класс внутриворончатых (*Entoprocta*), систематическое положение которых неопределенно.

КЛАСС I. МШАНКИ (BRYOZOA)

Класс мшанок содержит водных, преимущественно морских, реже пресноводных животных, ведущих сидячий образ жизни и образующих в результате бесполого размножения колонии. Чаще всего колонии бывают древовидными, ветвистыми. В некоторых случаях (*Flustra*) ветви колонии сплюсциваются в одной плоскости и принимают характер пластинок, а сама колония становится похожей на пучок листьев. Если же колонии стелются по субстрату, то образуют на дне или на стеблях водорослей тонкие корочки. Каждая колония объединяет большое количество особей. Таким образом, по внешнему виду колонии мшанок больше всего напоминают гидроидных полипов. Размеры мшанок невелики: колонии измеряются несколькими сантиметрами, отдельные особи большей частью длиной не более 1 мм. Современных видов мшанок около 4000, ископаемых еще больше.

Для понимания природы мшанок следует рассмотреть строение отдельной особи.

Строение и физиология. Отдельные особи колонии мшанок (рис. 496) отчетливо подразделяются на два отдела, которые, однако, не являются сегментами. Передний конец особи свободно торчит в окружающую воду и несет на себе рот с венчиком щупалец вокруг. Задняя половина животного одета утолщенной кутикулой, производимой наружным эпителием тела, и имеет вид глубокой чашечки или мешочка. Эту часть животного нередко обозначают особым термином — цистид. Передняя половина мшанки лишена плотной кутикулы, нежная и при раздражении втягивается внутрь цистиды; ее называют полипидом (рис. 497). Втягивание совершается при помощи двух особых мускулов-ретракторов. Они находятся по бокам кишечника и передним концом прикрепляются изнутри к стенке тела полипида по сторонам рта, а задним концом — к основанию цистиды. При втягивании передней половины тела в цистид отдельные щупальца не вворачиваются, а весь венчик их уходит в глубь образующегося втягивания. Щупальца имеют вид длинных нежных выростов, в которые заходят каналы целома, и покрыты мерцательным эпителием;

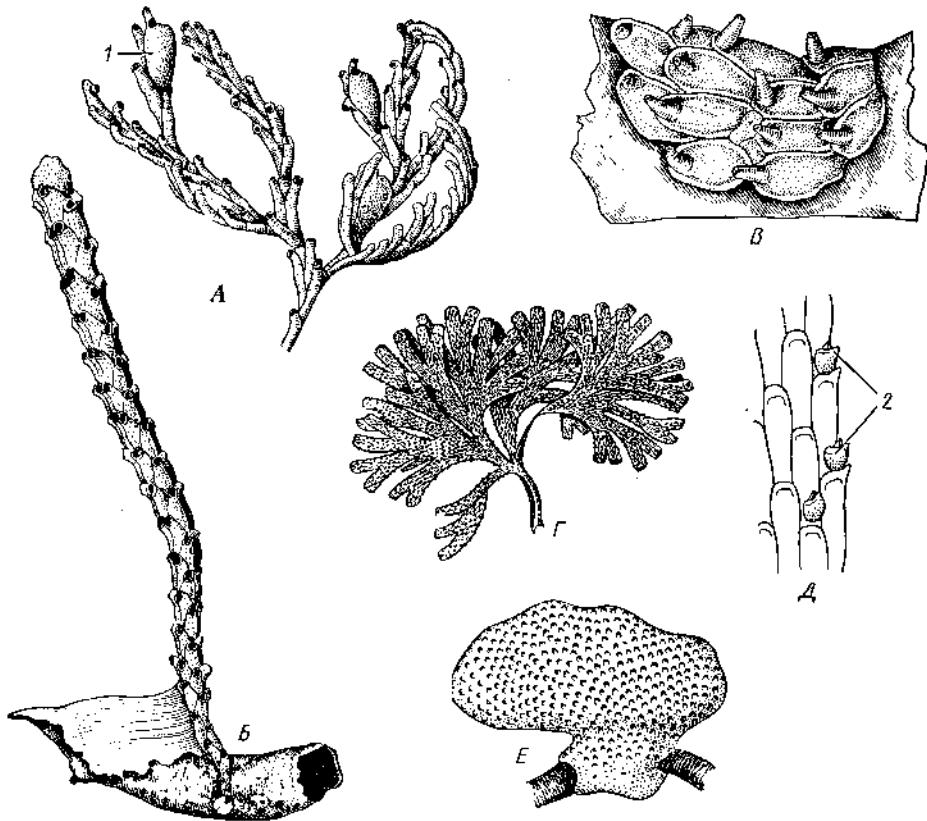


Рис. 495. Колонии морских мшанок подкласса Gymnolaemata. А — *Idmonea tumida*; Б — *Crisia eburnea*; В — *Alcyonidium mamillatum*; Г — *Dendrobaenia flustroides*; Д — участок колонии *Dendrobaenia flustroides*; Е — *Porella saccata*:
1 — гонозоид, 2 — авикулярия

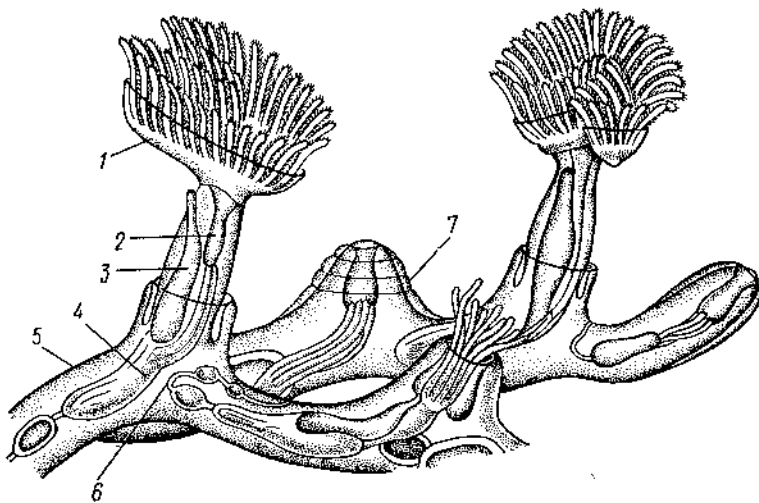


Рис. 496. Участок колонии *Plumatella repens* (из Матвеева):
1 — полипид с расправленным лофофором, 2 — передний отдел кишечника, 3 — задняя кишка, 4 — желудок, 5 — стенка цистиды, 6 — канатик со статобластами, 7 — сжатый полипид

они служат, с одной стороны, для собирания пищевых частиц, с другой — в качестве органов дыхания.

У пресноводных мшанок, образующих подкласс *Phylactolaemata* (Покрыторотые), щупальца в два ряда располагаются на особом щупальценосце — лофофоре, имеющем сверху, со стороны рта, форму подковы, у вершины которой и располагается ротовое отверстие (рис. 496, 497). Последнее прикрыто небольшим язычковидным выростом — эпистомом — предротовым отделом тела (рис. 497).

Представители подкласса *Gymnolaemata* (см. рис. 495) (Голоротые мшанки) вторично утратили эпистом, а их щупальце вокруг ротового отверстия образуют простой венчик (рис. 498).

Кутикула цистиды может быть различной консистенции: в виде тонкой хитиновой пленки или остужается и превращается в толстый желеобразный слой, содержащий до 99% воды. В других случаях кутикула

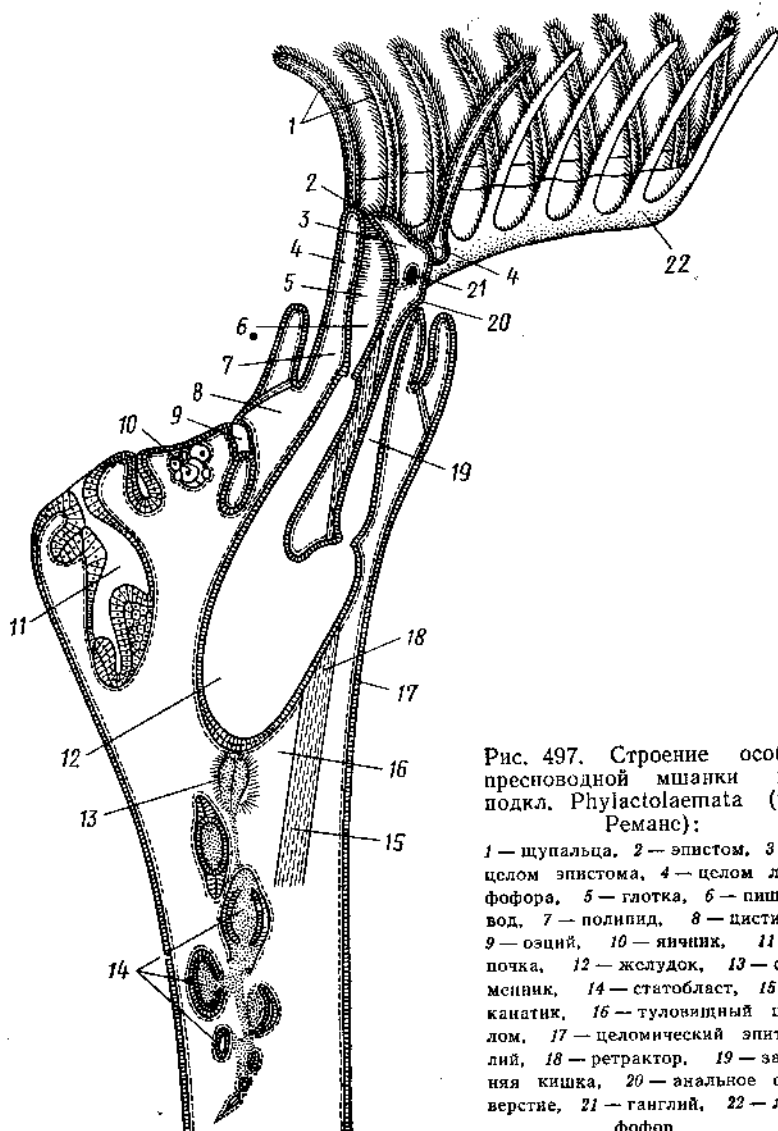


Рис. 497. Строение особи пресноводной мшанки из подкл. *Phylactolaemata* (из Реманс):

1 — щупальца, 2 — эпистом, 3 — целом эпистома, 4 — целом лофофора, 5 — глотка, 6 — пищевод, 7 — нефрийд, 8 — цистид, 9 — овций, 10 — яичник, 11 — почка, 12 — желудок, 13 — семенник, 14 — статобласт, 15 — канатик, 16 — туловищный целом, 17 — целомический эпителий, 18 — ретрактор, 19 — задняя кишка, 20 — анальное отверстие, 21 — ганглий, 22 — лофофор

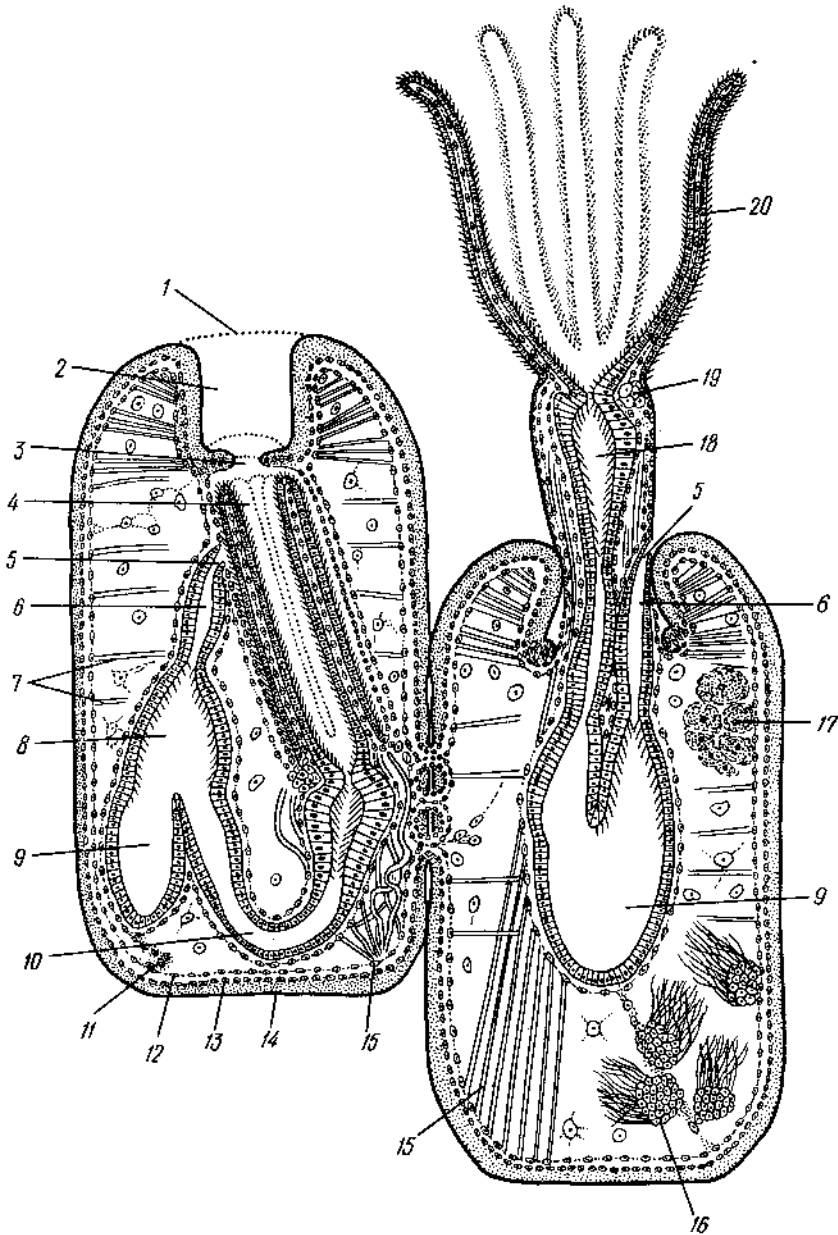


Рис. 498. Схематическое строение двух зоидов мшанок отряда *Gymnolaemata* (в расправленном и втянутом состоянии) (из Маркуса):

1 — отверстие цистиды, 2 и 3 — части устьевой области цистиды, 4 — венчик щупалец, втянутый внутрь цистиды, 5 — анус, 6 — задняя кишка, 7 — мускульные волокна, пересекающие целом, 8, 9 — желудок, 10 — пищевод, 11 — канатик, 12 — перитонеальный эпителий, 13 — стенка тела, 14 — кутикула, 15 — мускул-ретрактор, 16 — семенники, 17 — яичник, 18 — глотка, 19 — нервный узел, 20 — щупальца

утолщается и пропитывается углекислой известью, становясь очень твердой.

Наружный эпителий мшанок однослойный и у пресноводных форм (подкл. *Phylactolaemata*) подстилается двумя слабо развитыми слоями мышц: наружным из кольцевых и внутренним из продольных мышечных волокон. У морских голоротых мшанок (подкл. *Gymnolaemata*) мышечные слои отсутствуют. Слабое развитие кожно-мышечного мешка объясняется неподвижностью мшанок. Перитонеальный эпителий ограничивает обширную вторичную полость тела, в которой помещаются все внутренности.

Полость тела (целом) тонкими перегородками делится на три отдела. Передний обладает небольшими размерами и залегает в эпистоме. Средний — кольцевой канал — окружает глотку и посылает слепые ответвления в щупальца. Задний, наиболее обширный, занимает почти все тело и называется туловищным целомом. Как уже говорилось, у голоротых мшанок эпистом вместе с целомом редуцируется.

Пищеварительная система. Пищеварительный канал имеет характерную для многих сидячих животных подковообразную форму (см. рис. 496, 497, 498). Рот, лежащий внутри венчика щупалец (у подкл. *Phylactolaemata* — в средней части подковы лофофора, между двумя рядами ее щупалец), ведет сначала в небольшую глотку, а затем в длинную узкую трубку — пищевод. Пищевод переходит в мешковидный, V-образно изогнутый желудок; он впадает в одно из колен желудка, тогда как от другого колена отходит поднимающаяся впереди тонкая кишка, открывающаяся наружу порошицей непосредственно позади венчика щупалец.

Весь кишечник снаружи одет перитонеальным эпителием. От дна желудка отходит продолжение его перитонеальной выстилки в виде тонкой брыжейки, или канатика, тянущегося через полость тела назад и переходящего затем в наружный, пристенный слой перитонеума.

Пища — мелкие одноклеточные водоросли, простейшие, коловратки и т. п. — подгоняется ко рту мерцанием ресниц на щупальцах. В глотке пища сбивается в пищевые комки и поступает через пищевод в желудок.

Нервная система состоит из единственного надглоточного ганглия (см. рис. 497, 498), лежащего между глоткой и задней кишкой, от которого расходятся в разные стороны, но главным образом к щупальцам, периферические нервы. Единственными органами чувств являются особые осязательные волоски на наружной стороне щупалец.

Интересно, что во время почкования ганглий почки возникает в виде ясного впячивания эктодермы, отшнуровывающегося от покровов; полость впячивания позднее исчезает, и ганглий становится массивным.

Дыхание происходит через всю поверхность тела, но главным образом через щупальца.

Кровеносной системы у мшанок нет. Отсутствие ее, вероятно, объясняется редукцией, вызванной малыми размерами тела, что, в свою очередь, связано с тем, что мшанки — животные колониальные.

Выделительные органы у мшанок отсутствуют. Удаление продуктов обмена из организма осуществляется с помощью клеток-фагоцитов через стенки щупалец или стенку кишечника. Из последнего они выводятся вместе с экскрементами.

У покрыторотых мшанок полости целомов соединяются трубчатыми образованиями, которые рассматриваются как видоизмененные целомодукты. Долгое время их считали органами выделения покрыторотых мшанок, но сейчас эта точка зрения оставлена.

Половая система. Мшанки — гермафродиты. Половые клетки раз-

виваются под перитонеальным эпителием, на стенке тела или на канатике. Живчики образуют на канатике довольно большое скопление — семенник. Яйца формируются на внутренней стенке тела (рис. 498) в небольшом количестве, иногда по одному. Оплодотворение внутреннее — подвижные живчики выходят из одной колонии мшанок и активно проникают в другую, где в это время имеются созревшие яйца. Выход оплодотворенных яиц наружу совершается разными способами. У одних видов для этого используется специальная целомическая пора, расположенная между щупальцами и ротовым отверстием. Значительно чаще развивается специальный ресничный канал, который открывается наружу непосредственно между щупальцами. Наконец, как полагают, у ряда видов зрелые яйца обладают активным амебоидным движением и сами прокладывают себе дорогу через стенки родительской особи.

У очень немногих видов оплодотворенные яйца выбрасываются в воду, где и осуществляется их дальнейшее развитие. Более обычно проявление у мшанок своеобразной «заботы о потомстве», когда яйца приклеиваются к покровам или даже поступают в особые образования — оэции (см. ниже), в которых протекает их развитие до полного формирования личинки.

Колонии. У мшанок, как и у многих других колониальных организмов, наблюдается морфологическая и функциональная дифференцировка особей, образующих колонию. У сохранивших большое количество примитивных признаков покрыторотых мшанок в колониях представлены особи только двух типов. Основную массу составляют обычные индивиды. Кроме них имеются еще оэции, которые образуются за счет молодых почек, развитие которых рано останавливается. Почка у *Phylactolaemata* сначала представляет небольшое влячивание покровов, в полость которого и поступает яйцо. Оэций с развивающимся зародышем до конца сохраняет вид простого мешочка. В колониях подкл. *Gymnolaemata* дифференциация особей выражена значительно сильнее. Оэции голоротых мшанок имеют вид выступающих бугорков, несущих полость, сообщающуюся с внешней средой. В этой полости протекает формирование личинки. У некоторых видов отдельные особи колонии резко увеличиваются в размерах и принимают характерную кувшинообразную форму. Они называются гонозоидами (см. рис. 495). В полости гонозоидов яйца претерпевают сложное развитие, включающее полиэмбрионию (с. 509).

Ряд особей колонии специализируется для выполнения защитных функций. Это в первую очередь авикулярии (рис. 499). Последние имеют вид, сходный с птичьей головой (с шеей и мощным клювом). «Голова» представляет собой цистид, измененный и вытянутый в неподвижный отросток, отвечающий верхней части «клюва». Кроме того, на «голове» сидит подвижный кутикулярный крючок, отвечающий нижней части клюва; он способен то прижиматься к неподвижному отростку, то отводиться от него. Подвижный кутикулярный крючок есть результат видоизменения крышечки, имеющейся у многих мшанок на переднем крае цистиды и захлопывающейся при втягивании полипида. Авикулярии захватывают мелких животных, заползающих на колонию, и убивают или прогоняют их. Разновидностью авикулярий являются вибракулы, которые отличаются отсутствием неподвижного выроста цистиды, тогда как кутикулярный крючок вытягивается в длинный подвижный жгут.

Размножение. Мшанки имеют половое размножение, но, кроме того, отличаются большим разнообразием бесполох способов размножения. Прежде всего образование колоний — результат не доведенного до конца бесполого размножения посредством почкования. Детали процесса

почкования у мшанок довольно сложны, но в общем он состоит в том, что на поверхности колонии образуются в определенных (у разных родов кл. *Bryozoa* различных) местах бугорки — зачатки будущих почек. Бугорок растет и перетягивается у основания, но полностью не отделяется; почка остается в связи с колонией. На почке путем впячивания отдельных

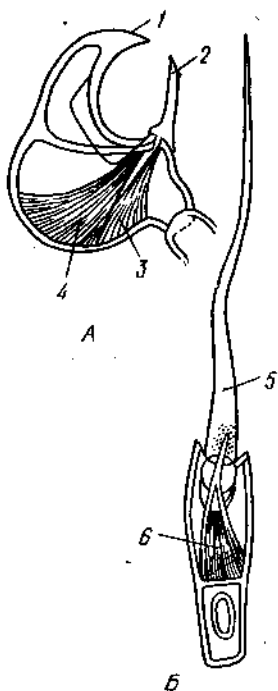


Рис. 499. Авикулярия (А) и вибракула (Б) мшанки (из Догеля):

1 — неподвижная ветвь, 2 — подвижная ветвь, 3, 4 — мышцы, раскрывающие и закрывающие «клюв». 5 — подвижный бич вибракулы, приводимый в действие мышцами (6)

участков ее эктодермы закладываются кишечник и ганглий. Щупальца закладываются тоже в виде впячиваний, которые потом выворачиваются наружу. Соответственно месту образования почек на материнском организме, количеству их и дальнейшему способу почкования колония мшанок принимает различную форму. Почки формируются во вполне развитые особи и, в свою очередь, начинают размножаться почкованием.

В результате такого наружного почкования происходит постепенный рост колонии.

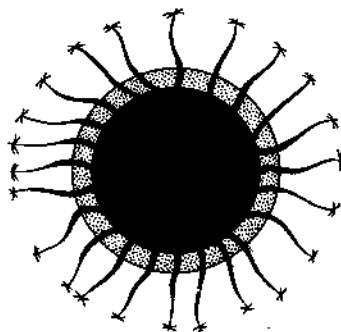


Рис. 500. Статобласт *Cratella muscedo*. Вокруг центральной массы видно плавающее кольцо, состоящее из хитиновых камер, наполненных газом, и хитиновые крючочки (по Догелю)

Наряду с наружным почкованием у пресноводных мшанок (отр. *Phylactolaemata*) имеется еще особый способ внутреннего почкования при помощи образования статобластов (см. рис. 497; 500). Статобласты — особые чечевицеобразные многоклеточные тельца, одетые плотной оболочкой; образуются преимущественно осенью. Зачаток статобласта появляется внутри канатика в виде кучки мезодермальных клеток. Одновременно с этим группа эктодермальных клеток мигрирует с поверхности тела внутрь канатика. Здесь за их счет формируется двухслойная эпителиальная оболочка, окружающая группу мезодермальных клеток. Эпителий выделяет на своей поверхности тонкую, но плотную скорлупу, состоящую из двух слоев, между которыми располагается слой воздухоносных камер. У некоторых видов по краю чечевицы образуется хитиновое кольцо с крючками, или зацепками. Статобласты освобождаются при разрушении материнского тела (например, зимой при отмирании колонии) и попадают наружу. Воздухоносные камеры позволяют им плавать в воде, а своими крючками они зацепляются за водоросли, неровности дна и т. п. Статобласты остаются зимой в покоящемся состоянии,

весной же оболочки их лопаются, клеточное содержимое прикрепляется ко дну и образует при помощи наружного почкования новую колонию.

Легко видеть, что внутреннее почкование мшанок имеет большое сходство и одинаковое биологическое значение с образованием геммул у пресноводных губок (с. 108). Наконец, у некоторых мшанок, относящихся к подкл. *Gymnolaemata*, зимуют особые «зимние» паружные почки: они представляют собой одетые плотной оболочкой отдельные цистиды. От статобластов они легко отличаются по присутствию в них зачатка кишечника, мышц и половых клеток, тогда как внутренность статобласта занята сплошной массой мезодермальных клеток.

Развитие. Все мшанки обладают половым размножением. Дробление яйца полное и во многих случаях почти равномерное. В результате возникает бластула, часто сплюснутая в одном направлении. В этом случае она сначала имеет вид пластинки, а позднее становится похожей на чевицу.

Часть клеток на одном полюсе бластулы внедряется в бластоцель и дает начало неразделенному зачатку энтодермы и мезодермы.

У многих видов, развитие эмбрионов которых протекает в оэции или гонозоиде, между формирующимся зародышем и материнской колонией устанавливается тесная связь в виде свособразной «плаценты». Таким способом эмбрион получает необходимые для развития питательные вещества.

Процессы эмбрионального развития части мшанок из подкл. *Gymnolaemata* усложняются за счет появления полиэмбрионии. Оплодотворенное яйцо, развивающееся в гонозоиде, в результате неравномерного дробления дает сначала крупного первичного зародыша, от которого позднее отделяются более мелкие вторичные зародыши. Количество последних может достигать ста и более. В результате развития получаются свободноплавающие личинки несодинакового вида у разных мшанок (рис. 501). Наиболее типичная личинка, сохранившая ряд примитивных признаков, — цифонаут; тело ее заключено в двустворчатую раковину. Передвигается личинка с помощью венчика ресничек. Имеется хорошо развитый кишечник; на переднем конце перед ротовым отверстием располагается особый грушевидный орган, выполняющий функции органа чувств, а на брюшной поверхности — присоска, с помощью которой личинка прикрепляется к субстрату во время метаморфоза.

У многих мшанок наблюдается вторичное упрощение личинок, связанное с утратой раковины и кишечника. Самостоятельный энтодермальный зачаток в этом случае не обособляется.

После периода свободного плавания личинка садится на дно, прикрепляется и испытывает превращение. Тело осевшей личинки принимает вид овального мешочка, и большинство личиночных органов подвергается распаду, которому содействуют амебодные клетки фагоцитарного характера. В частности, у цифонаута полностью разрушается энтодермальный кишечник. Новый кишечник формируется за счет эктодермальных клеток. На свободной стороне личинки, противолжающей месту прикрепления, начинается закладка одной или двух первых особей будущей колонии. Они образуются в виде утолщений эктодермы, которые впячиваются внутрь и дают особь мшанки по способу, напоминающему наружное почкование. Путем дальнейшего почкования первых особей и их потомков постепенно вырастает целая колония.

У пресноводных мшанок (подкл. *Phylactolaemata*) закладка отдельных особей происходит очень рано — еще во время развития личинки. У *Cristatella* личинки, выходящие из оэции в воду, несут до 20 особей, находящихся на разных стадиях формирования.

Экология. Мшанки живут преимущественно в море, где встречаются на различных глубинах, начиная с прибрежных камней и до больших глубин.

В пресных водах встречаются почти исключительно снабженные щупальценосцем *Phylactolaemata*. Наиболее обыкновенны из них виды рода *Plumatella*, образующие стелющиеся по субстрату, ветвящиеся колонии или массивные наросты на подводных предметах, и *Cristatella mucedo* (рис. 502). Последняя особенно интересна тем, что у нее проявляется высокая степень интеграции колонии, выражающаяся в слиянии цистидов. Колонии *Cristatella* имеют вид студенистой колбаски, на верхней поверхности которой торчат полипиды. Подошва не прикреплена к субстрату, и вся колония может очень медленно ползать.

Срок жизни пресноводных колоний обычно не больше 5—6 месяцев; колонии редко перезимовывают. Жизнь отдельных особей колоний значительно короче; на колонии всегда можно встретить дегенерирующие особи, места которых впоследствии занимают индивидами, вновь развивающимися из почек.

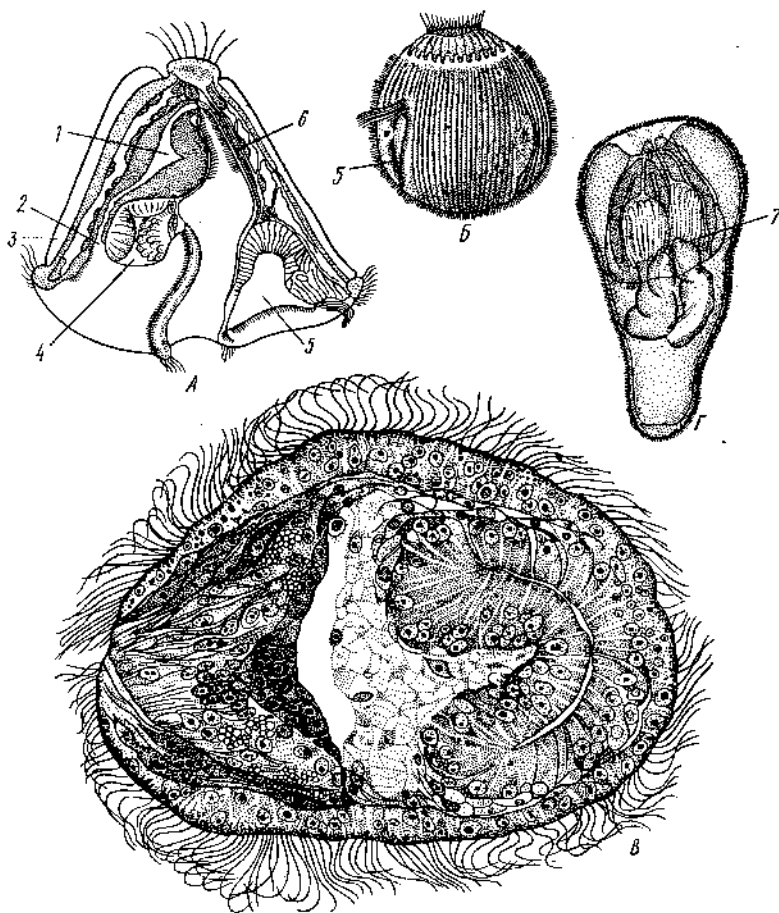


Рис. 501. Личинки мшанок (из разных авторов). А — личинка типа цифонаут; Б — личинка *Bugula* sp.; В — личинка *Crisia* sp.; Г — личинка *Plumatella* до выворачивания полипидов:

1 — эпидермальная средняя кишка, 2 — анальное отверстие, 3 — створки, 4 — присоска, 5 — грушевидный орган, 6 — глотка, 7 — втянутые полипиды

Древнейшие морские мшанки известны уже из силурийских отложений.

Практическое значение мшанок мало. Наряду с другими беспозвоночными животными мшанки составляют важный компонент подводных обрастаний. Кроме того, в водопроводах, не снабженных хорошими песчаными фильтрами, мшанки могут причинять существенный вред, заку-

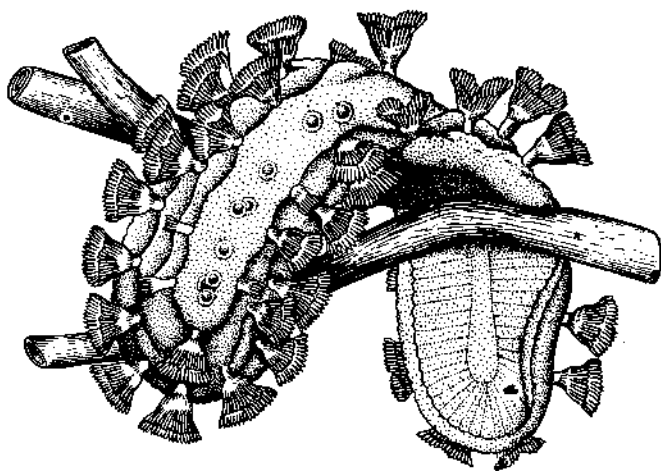


Рис. 502. Общий вид колонии *Cristatella mucedo* (из Деляжа)

поривая трубы и давая приют разным мелким организмам, загрязняющим воду.

Классификация. Класс Вгузоа, делится на 2 подкласса.

Подкласс 1. Покрыторотые (Phylactolaemata) — пресноводные мшанки с подковообразным лофором, эпистомом и парой целомодуков. Представители: *Cristatella*, *Plumatella* (см. рис. 496, 497) и др.

Подкласс 2. Голоротые (Gymnolaemata) — преимущественно морские мшанки с щупальцами, расположенными по кругу, без эпистома. Иногда имеется рудиментарный целомодукт в виде трубочки или поры на спинной стороне. Представители: *Crista*, *Alcyonidium*, *Dendrobaenia*, *Porella* и др. (см. рис. 495, 498).

КЛАСС II. ПЛЕЧЕНОГИЕ (BRANCHIOPODA)

Плеченогие образуют небольшой класс одиночных морских животных, ведущих прикрепленный, неподвижный образ жизни. В настоящее время весь класс содержит всего около 280 видов, но ископаемых плеченогих, главным образом палеозойских, насчитывается более 10 000 видов. Размеры большинства современных плеченогих измеряются несколькими миллиметрами или сантиметрами, длина створок раковины самой крупной формы *Magellania venosa* достигает 8 см.

Строение и физиология. Все тело скрыто в двустворчатой раковине, похожей на таковую пластинчатожаберных моллюсков (рис. 503). Створки раковины выделяются особыми кожными складками, которые называют мантийными складками. Существенное отличие от пластинчатожаберных моллюсков состоит в том, что у них створки охватывают тело с боков, у плеченогих же они прикрывают его со спинной и брюшной сторон. Брюшная створка обыкновенно более крупная и выпуклая, спинная более плоская, иногда прилегает к брюшной в виде крышечки. Каждая створка билатерально симметрична и имеет приблизительно

яйцевидную форму (рис. 504). Заостренными задними концами створки обращены книзу, к субстрату; они соединяются друг с другом только при помощи мускулов (рис. 505) или же, кроме того, при помощи замка — совокупности нескольких мелких зубчиков, имеющих на заднем крае брюшной створки и входящих в соответствующие им ямки на крае противоположной створки.

Соответственно отсутствию или присутствию замка плеченогие делятся на два подкласса: беззамковых (*Ecardines*, или *Inarticulata*) и

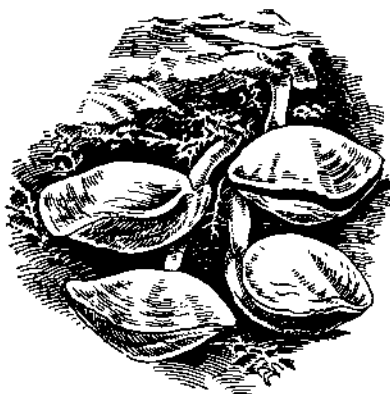


Рис. 503. Плеченогие в естественной обстановке. Видны стебельки, которыми животные прикрепляются к субстрату (из Джордана и Хет)

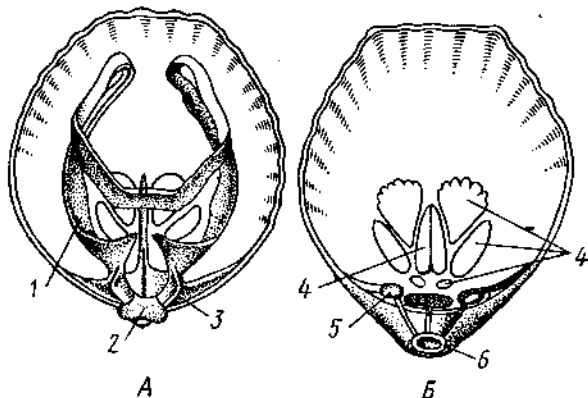


Рис. 504. Раковина *Magellania flavescens*. А — спинная створка с внутренней стороны; Б — брюшная створка с внутренней стороны (по Давидсону);

1 — скелет руки, 2 — замочная пластинка, 3 — ямка замка, 4 — отпечатки мускулов, закрывающих и открывающих раковину, 5 — зубец замка, 6 — отверстие для стебелька

замковых (*Testicardines*, или *Articulata*). Раковина прикрепляется ко дну. Иногда она прирастает брюшной створкой (*Crania*). Обычно, однако, прикрепление совершается при помощи стебелька.

Нижний край брюшной створки образует клювовидный загиб с отверстием на верхушке, через которое проходит стебелек. У более примитивных форм (*Lingula*) стебелек выходит прямо между обеими створками. Стебелек иногда очень короткий, иногда длиннее раковины. Это вырост тела, выделяющий на поверхности толстый слой роговидной кутикулы, а внутри заполненный плотной соединительной тканью.

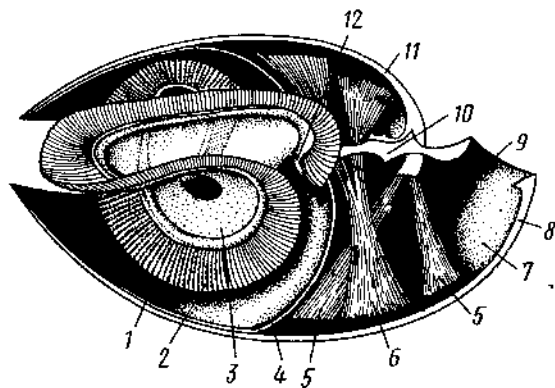


Рис. 505. Мускулатура и аппарат рук *Magellania flavescens* (по Давидсону):

1 — брюшная мантийная складка, 2 — щупальца, 3 — рука, 4 — передняя стенка тела, 5 — мускулы-открыватели раковины, 6 — мускулы-замкватели раковины, 7 — целом, 8 — брюшная створка раковины, 9 — отверстие для стебелька, 10 — основание скелета рук, 11 — спинная створка раковины, 12 — эпистом

Раковина состоит из углекислой извести и из роговидного органического ве-

щества. Структура раковины пленочных характеризуется наличием глубоко вдающихся в раковину капальцев, в которые входят выросты мантии (в раковине пластинчатожаберных моллюсков подобные капальцы отсутствуют). Непосредственно под створками лежит наружный эпителий мантийных складок, выделяющих створки.

Тело животного скрыто внутри раковины и занимает не всю полость раковины, а лишь его заднюю треть (рис. 506). На брюшной и спинной сторонах тело продолжается в мантийные складки, подстилающие раковину. Передняя стенка тела, как бы натянутая между створками, плоская или несколько вогнутая. На этой передней поверхности тела, несколько ближе к спинной створке, помещается рот, по бокам которого у большинства плеченогих отходят две руки, служащие для собирания пищи (см. рис. 504, 506). Это два спирально закрученных длинных выроста тела, усаженных на всем протяжении двойным рядом мелких мерцательных щупалец. Ряд щупалец переходит с рук на поверхность тела и окаймляет рот с брюшной стороны. Вдоль внешней стороны рук идет ресничный желобок, по которому ко рту проходят мелкие частицы пищи. Щупальца плеченогих соответствуют таковым мшанок, а руки *Brachiopoda* можно приравнять более сильно развитому лофофору мшанок.

Известную прочность и эластичность рукам многих представителей класса *Brachiopoda* придает особый скелет, проходящий по оси рук в виде известкового стволика. Выходя из основания руки, скелетный стержень направляется к спинной створке и прирастает к ней (см. рис. 505). Иногда между обеими руками имеются мясистые соединительные мостики; в таких случаях и оба известковых стержня обнаруживают между собой соединения. Скелет рук бывает различного вида, хорошо сохраняется в ископаемом состоянии и поэтому служит отличным систематическим признаком. У некоторых ископаемых родов (*Spirifer*) руки, судя по их скелету, отличались большой длиной и были скручены в сложную спираль (рис. 507).

Со спинной стороны ротовое отверстие покрыто небольшой складкой — эпистомом, соответствующей аналогичному образованию мшанок.

Тело одето однослойным кожным эпителием, под которым находится тонкий слой соединительной ткани, а затем мерцательный перитонеальный эпителий, выстилающий обширную вторичную полость тела.

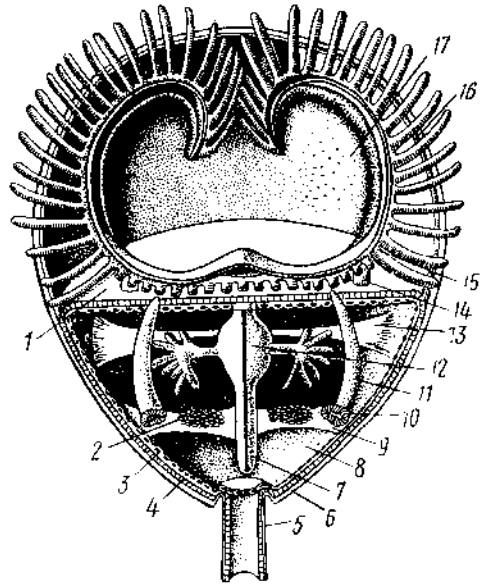


Рис. 506. Схема строения плеченогого. Руки изображены в упрощенном виде. Щупальца частично обрезаны у основания (по Кестнеру):

- 1 — передняя стенка тела, 2 — яичник, 3 — перитонеальный эпителий, 4 — кожный эпителий, 5 — стебелек, 6 — раковина, 7 — средняя кишка, 8 — целом, 9 — задняя складка перитонеального эпителиа, 10 — воронка целоמודукта, 11 — целоמודукт, 12 — желудок, 13 — передняя складка перитонеального эпителиа, 14 — основание руки, 15 — пищевая бороздка между основаниями щупалец, 16 — спинная мантийная складка, 17 — мантийная полость

Сплошной кожно-мышечный мешок отсутствует вследствие развития раковины, которая не позволяет телу сокращаться и изменять форму, но сильно развиты отдельные мышечные пучки, закрывающие и открывающие раковину; они идут через полость тела от внутренней поверхности одной створки к другой (см. рис. 504). Часть пучков прикреп-

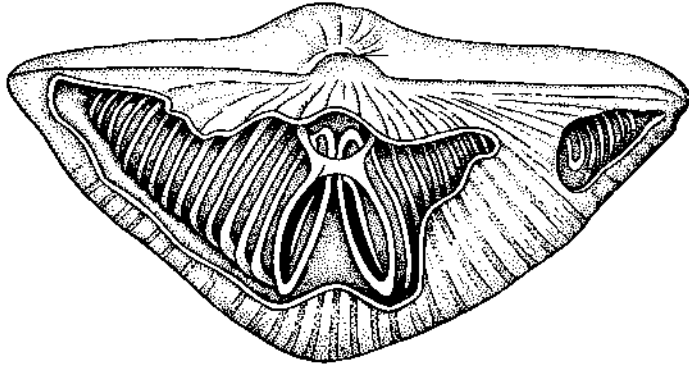


Рис. 507. Ископаемое плеченогое *Spirifer*. Раковина взломана так, что виден известковый спиральный скелет рук (из Яковлева)

лена к позвонку, и среди них различают приводящие, отводящие и вращающие мышцы.

Целом плеченогих представлен обширной полостью тела, содержащей кишечник, и пересекаемой мышцами раковины. Мезентерий делит целом на правую и левую половины; целом дает выросты, проникающие в толщу мантийных складок, а также узкие каналы, проходящие внутри рук. От этих каналов отходят тонкие веточки в каждое щупальце.

В полости тела плеченогих кроме продольных мезентериев имеются и неполные поперечные перегородки. Иногда их рассматривают как остатки настоящих диссепиментов, разделяющих целом на три отдела: передний — эпистомальный; средний, посылающий целомические каналы в лофофор и щупальца, и задний — туловищный. Однако многие исследователи считают эти перегородки вторичным образованием и подчеркивают, что целом взрослых *Brachiopoda* не расчленен.

Полость тела содержит бесцветную жидкость с рассеянными в ней амебоидными клетками.

Пищеварительная система (см. рис. 506). Рот имеет форму поперечной щели и прикрыт эпистомом. Рот ведет в короткий эктодермальный пищевод, направляющийся вниз и переходящий в энтодермальную среднюю кишку; начальное расширение ее образует желудок. В желудок впадают с боков протоки двух крупных двухлопастных желез; они выделяют пищеварительные соки и называются печенью. У большинства плеченогих, а именно у замковых (подкл. *Testicardines*), средняя кишка заканчивается слепно. Беззамковые (подкл. *Ecardines*) — более примитивные и менее измененные формы, имеют порошницу. Кишка их загнута несколько кверху и открывается наружу на правой стороне тела.

Кишечник прикреплен к стенкам тела при помощи мезентериев, или брыжеек, спинно-брюшной и двух поперечных. Как уже отмечалось, поперечные брыжейки не сплошные и имеют скорее характер нежных продырявленных пленок.

Нервная система складывается из очень небольшого парного надглоточного ганглия, тонких окологлоточных коннективов и лежащего под пищеводом, на брюшной стороне, более крупного подглоточного узла; в результате получается окологлоточное нервное кольцо. От надглоточного ганглия нервы идут к рукам, от подглоточного — к остальному телу.

Дифференцированные органы чувств у взрослых плеченогих отсутствуют.

Функции органов дыхания выполняют в значительной мере руки. Они обладают мерцательным эпителием и, благодаря присутствию щупалец, большой поверхностью для газообмена. Внутрь рук заходит не только продолжение полости тела, но и сосуды кровеносной системы, которая у плеченогих довольно хорошо развита.

Кровеносная система. На спинной стороне желудка помещается небольшой сократимый мешочек — сердце. От него отходит аорта, вскоре распадающаяся сначала на две, а затем на большее число артерий, главные из которых направляются в руки, складки мантии и к половым железам. Артерии ветвятся и переходят в щелевидные пространства в тканях, или кровеносные лакуны.

Органы выделения представлены каналами с широкой ресничной воронкой, открывающейся в полость тела (см. рис. 506). Их часто называют метанефридиями, хотя по способу закладки они скорее должны рассматриваться как тиличные целомодукты (их одна или две пары). Наружные отверстия лежат на верхней стороне тела, по бокам и вентрально от рта. Кроме выделительной функции отверстия служат и для выведения половых продуктов.

Половая система. Большинство плеченогих раздельнополы. Половых желез обыкновенно две пары и лежат они в целомнических полостях обеих складок мантии. Половые продукты закладываются под перитонсальным эпителием, по созревании поступают в целом и выводятся паружу целомодуктами. Оплодотворение внутреннее. Живчики проникают в полость тела самок и часть развития зародыш проходит в теле матери.

Развитие. Размножение плеченогих исключительно половое. Их эмбриональное развитие впервые было выяснено А. О. Ковалевским (1873).

В результате полного, почти равномерного дробления образуется бластула, а затем инвагинационная гастрюла. В дальнейшем у многих видов бластопор замыкается и личинка превращается в слепо замкнутый

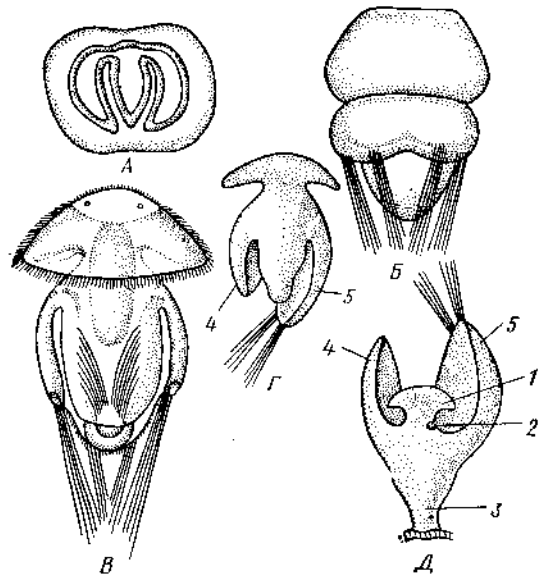


Рис. 508. Развитие плеченогого *Argiopsis*. А — стадия отшнуровывания от кишечника целомнических мешков; Б — дифференциация трех отделов тела; В — сформированная личинка с головным отделом, обрамленным ресничками и несущим глаза; туловищный отдел образовал две мантийные складки с пучками щетинок, сближающихся книзу и частично прикрывающих стебельковый отдел; Г и Д — схема метаморфоза *Brachiopoda Testicardines* (по Ковалевскому):

1 — зачаток эпистомы, 2 — рот, 3 — стебелек, 4, 5 — спинная и брюшная лопасти мантии

двухслойный мешок из экто- и энтодермы. Мезодерма плеченогих закладывается иначе, чем у червей. Обычно энтодермальный кишечник дает от себя два боковых выпячивания, которые затем отшнуровываются и ложатся по бокам кишки в виде двух целомических мешков (рис. 508, А). Эти процессы скорее напоминают развитие мезодермы у вторичноротых (с. 555).

У замковых плеченогих личинка, имевшая сначала вид овального двухслойного мешочка, несколько удлиняется и подразделяется двумя поперечными кольцевыми бороздками на 3 участка: головной, туловищный и стебельковый (рис. 508, Б). Однако существует мнение, что это деление не соответствует настоящей сегментации. Многие зоологи считают, что границы сегментов у брахиопод проходят так же, как и у других *Tentaculata*: предротовая лопасть, или эпистом, второй сегмент несет ротовое отверстие и лофофор (руки со щупальцами) и, наконец, общий туловищный отдел, подразделяющийся у плеченогих на собственно туловище и стебелек. Анализ сегментации целома в этом отношении мало что даст. Целомические пузырьки, отделяющиеся от кишечника, очень скоро утрачивают просвет, который заново возникает значительно позднее за счет вторичного расхождения клеток. У ряда замковых плеченогих целомические мешочки до этого успевают разделить пополам, так что зародыш некоторое время обладает двумя парами целома.

Головной отдел тела разрастается в виде зонтика, обрамленного ресничками, с темешной пластинкой на темени и 4 глазками. На туловищном участке образуются две свешивающиеся кизи кожные складки, спинная и брюшная, с двумя группами длинных тонких щетинок в каждой. Стебельковый отдел в виде простого сосочка. На этой стадии личинка плавает в планктоне, причем щетинки увеличивают ее поверхность и помогают ей держаться в воде. Плавающий образ жизни длится у личинок разных *Brachiopoda* от 10 до 30 дней. Позднее личинка оседает на дно, прикрепляется своим стебельковым отделом, а обе складки мантии заворачиваются кверху и охватывают туловище личинки (рис. 508, Д). При этом любопытном процессе внутренняя поверхность личиночной мантии становится наружной и, наоборот, наружная поверхность — внутренней. У основания головного отдела образуется впячивание, дающее рот и переднюю кишку, последняя соединяется с энтодермальным зачатком средней кишки. Далее щетинки исчезают, головной отдел редуцируется, оставляя после себя лишь небольшую складочку, эпистом, на спинном крае рта; складками мантии выделяется раковина, стебельковый отдел вырастает в стебелек. Еще ранее этого, дорзально ото рта, появляются зачатки рук сначала в виде двух простых бугров; позднее они испытывают сложное спиральное закручивание, характерное для взрослого животного. Во время развития руки проходят стадию простых ушковидных выростов, очень напоминающих две половины лофофора мшанок.

Итак, развитие представителей подкл. *Testicardines* сопровождается глубоким метаморфозом, во время которого формируется личинка, несколько напоминающая трохофору.

У беззамковых (подкл. *Ecardines*) личинка выходит из яйца, уже заключенная в двустворчатую раковинку, и напоминает взрослое животное. Она ведет планктонный образ жизни, плавая благодаря работе ресничек на лофофоре, который может высовываться из раковины.

Экология. Все плеченогие — обитатели морей. Они широко распространены и встречаются на различных глубинах. Питаются *Brachiopoda* различными мелкими животными и органическими остатками, взвешенными в воде. Большинство совершенно неподвижно прикреплено к суб-

страту: *Lingula* (из Ecardines) имеет длинный мясистый свободный стебелек, погружающийся в мягкий грунт. Плеченогих следует считать вымирающей группой. Как уже сказано, число известных науке вымерших видов превышает 10 000. Раковины Brachiopoda появляются с докембрийских отложений. Попадаясь в большом количестве, начиная с самых древних эпох, плеченогие имеют очень большое значение в палеонтологии, ибо служат «руководящими окаменелостями» для многих пластов. Интересно, что некоторые роды плеченогих обнаруживают в течение огромных промежутков времени крайне малую изменчивость и большую стойкость организации. Так, *Lingula*, встречающаяся в настоящее время очень часто у берегов Японии, сохранила все родовые признаки с силурийского периода. Среди ископаемых плеченогих особенно любопытны виды, жившие в сильно подвижной воде и прикреплявшиеся брюшной створкой. Последняя принимает вид высокого толстостенного конуса, в котором помещается животное, тогда как спиная створка низводится до степени небольшой крышечки, замыкающей вход в конус (*Richthofenia*).

Классификация. Класс Brachiopoda делится на два подкласса.

ПОДКЛАСС I. БЕЗЗАМКОВЫЕ (ECARDINES, ИЛИ INARTICULATA)

Наиболее древние плеченогие, известные еще из докембрийских отложений. Замковое соединение створок отсутствует. Стебелек иногда преобразуется в сократимую ногу, служащую для рытья. Кишечник изогнут и открывается паружу анальным отверстием. Выходящая в воду личинка заключена в двустворчатую раковину.

Представители: *Lingula*, ведущая роющий образ жизни, и др.

ПОДКЛАСС II. ЗАМКОВЫЕ (TESTICARDINES, ИЛИ ARTICULATA)

Филогенетически более молодые плеченогие, появляющиеся в нижнем кембрии. Створки раковины соединяются с помощью замка. Пищеварительная система слено замкнута, анальное отверстие отсутствует. Раковина появляется только в процессе метаморфоза личинки после прикрепления последней к субстрату.

Представители: *Rhynchonella*, обитающая в Белом море; *Magellania* (см. рис. 504, 505); ископаемый *Spirifer* (см. рис. 507) и др.

КЛАСС III. ФОРОНИДЫ (PHORONIDEA)

Очень небольшая, состоящая всего из 18 видов группа морских животных, имеющих вытянутую, колбасообразную форму и прячущихся внутри выделяемой ими трубки, из которой высовывается только передний конец тела (рис. 509), снабженный, как и у мшанок, подковообразным лофофором с венчиком мерцательных щупалец (рис. 510), подгоняющих пищу ко рту. Последний прикрыт эпистомом. Немного позади рта лежит порошица, так что кишечник образует петлю. Дыхание совершается преимущественно через щупальца, выделение — посредством пары трубчатых органов, снабженных ресничной воронкой. Предполагается, что по своей природе это нефромиксии (см. с. 258). Через эти же органы наружу выводятся и половые продукты.

Половая система гермафродитна и состоит из яичника и семенника, лежащих у заднего конца тела. Нервная система состоит из околоротового кольца и продольного ствола, проходящего асимметрично по левой

стороне тела. Органы чувств представлены особым лофофоральным органом, имеющим вид язычка и расположенным позади эпистома.

Полость тела вторичная и состоит из трех отделов: переднего — эпистомального, среднего — кольцевидного, посылающего каналы в лофофор, и заднего — большого, занимающего все тело.

Кровеносная система состоит из околоротового кольца и двух продольных сосудов, переходящих один в другой на заднем конце тела.

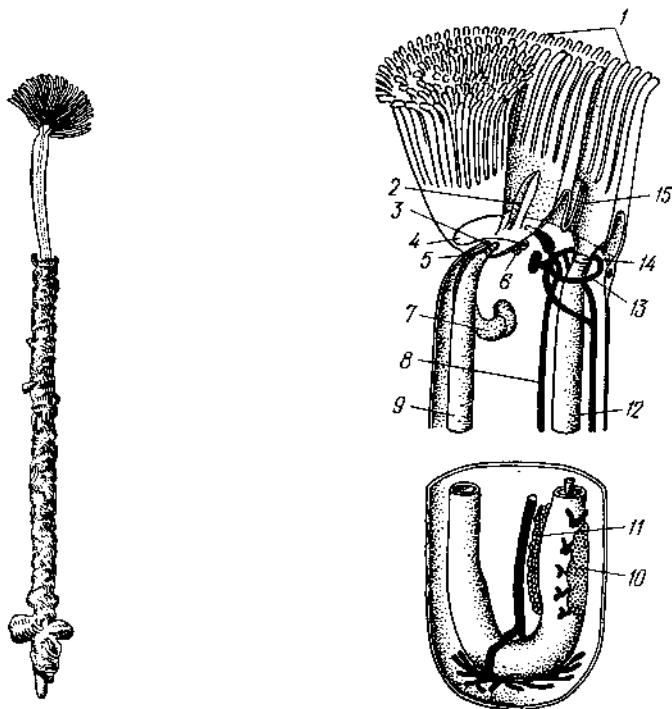


Рис. 509. Форонис — *Phoronis psammophila* в своей трубке, состоящей из зерен песка (по Сели Лоншану)

Рис. 510. Схема строения *Phoronis* (по Деляжу и Эроуару):

1 — внутренний и наружный ряды щупалец лофофора, 2 — лофофоральный орган, выполняющий, вероятно, чувствительную функцию, 3 — выделительное отверстие, 4 — нервное кольцо, 5 — анус, 6 — нервный ганглий, 7 — нефромиксин, 8 — спинной кровеносный сосуд, 9 — средняя кишка, 10 — семенник, 11 — яичник, 12 — пищевод, 13 — лофофоральный кровеносный сосуд, 14 — ротовое отверстие, 15 — эпистом

Развитие *Phoronis* ведет к образованию плавающей личинки актинотрохи, похожей некоторыми признаками организации на трохофору, и сопровождается метаморфозом. Туловище «червя» образуется за счет разрастания брюшной стороны тела личинки (рис. 511).

Форониды обладают и бесполом размножением, которое осуществляется в виде поперечного деления. Образующиеся особи позднее достраивают недостающие участки тела.

У нас представители Phoronidea найдены в Черном море и в морях Дальнего Востока.

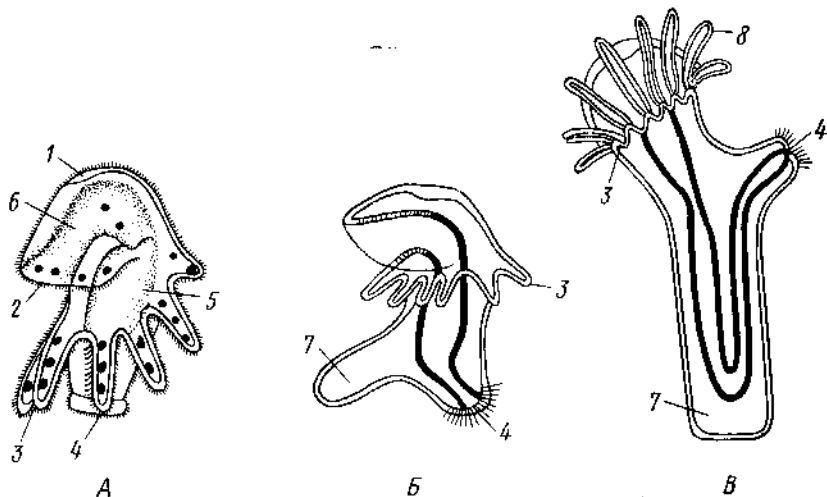


Рис. 511. Развитие *Phoronis*. А — личинка актинотроха сбоку; Б и В — стадии метаморфоза (по Маркусу):

1 — темная пластинка, 2 — рот, 3 — личиночные щупальца, 4 — анус, 5 — кишка, 6 — передняя кишка, 7 — брюшной вырост тела — будущее туловище «червя», 8 — definitive щупальца

Дополнение к типу Tentaculata

КЛАСС ВНУТРИПОРОШИЦЕВЫЕ (ENTOPROCTA, ИЛИ КАМПТОЗОА)

Небольшая (60 видов) группа сидячих, в основном морских, животных до недавнего времени относилась к классу Bryozoa и называлась внутрипорошицевыми мшанками. Современные авторы считают положение этой группы в системе менее определенным, поэтому мы провизорно помещаем ее в виде дополнения к типу Tentaculata.

Entoprocta — мелкие животные; длина особи не превышает 1 мм. Тело чашевидное, один полюс стго несет венчик мерцательных щупалец, окружающих рот и заднепроходное отверстие (в отличие от Bryozoa), другой продолжается в сократимый стебелек, снабженный продольным мускулом (рис. 512). Кишечник подковообразный, между ртом и порошицей находится ганглий, прилегающий к пищеводу (рис. 513). Имеется пара протонефридиев. Entoprocta или раздельнополы, или гермафродиты, причем половые железы имеют вид маленьких парных мешочков. Настоящего целома нет, промежутки между внутренними органами заняты паренхимой. Помимо полового размножения Entoprocta обладают и бесполом, а именно почкованием. Образующиеся на теле почки большей частью остаются в связи с материнской особью — возникают колонии Entoprocta (см. рис. 512). У представителей рода *Loxosoma* колоний нет; почки отделяются от матери и переходят к самостоятельной жизни. При половом размножении Entoprocta в результате спирального дробления получается личинка, снабженная венчиком ресниц и ресничным султаном и напоминающая многих личинок мшанок. С другой стороны, личинка похожа и на трохофору (кл. Polychaeta). Мезодерма личинки образуется из клетки 4d, дающей пару малоклеточных мезодермальных полюсок, распадающихся на отдельные клетки, так что образования целома у Entoprocta не наблюдается.

Представители: *Pedicellina*, *Loxosoma* (моря), *Urnatella* (пресные воды Северной Америки).

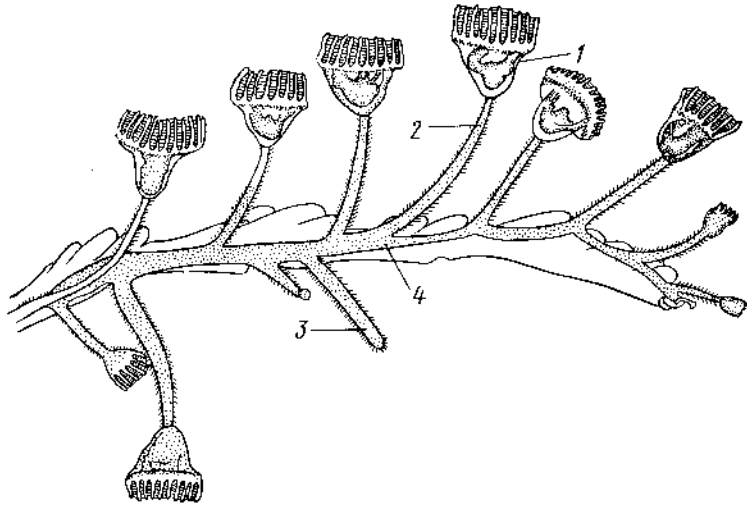


Рис. 512. Часть колонии *Pedicellina cernua* (из Абрикосова):
1 — тело зооида — чашечка, видны щупальца и кишечник. 2 — стебелек,
3 — стебелек сброшенной чашечки, 4 — стolon колонии

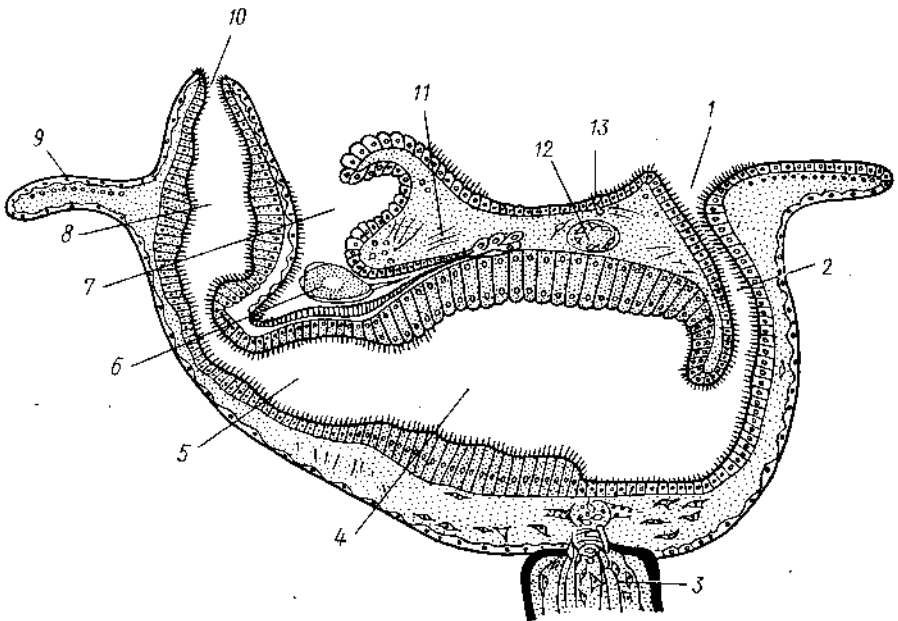


Рис. 513. Разрез чашечки *Pedicellina cernua* (из Абрикосова):
1 — рот, 2 — пищевод, 3 — стебелек, 4 — желудок, 5 — яшшка, 6 — яйцо, выходящее из
полового отверстия, 7 — «выводковая камера», 8 — прямая кишка, 9 — щупальце, 10 —
анальное отверстие, 11 — паренхима, 12 — нервный узел, 13 — выделительное отверстие

Филогения типа *Tentaculata*

Филогения щупальцевых далеко не выяснена. Наличие у них вторичной полости тела свидетельствует, что они выше всех низших червей и по высоте организации стоят на одной ступени с кольчецами. О том же свидетельствует и наличие у некоторых групп хорошо развитой кровеносной системы, иногда даже с центральным пропульсаторным аппаратом (кл. *Brachiopoda*). Взаимоотношения их с кольчецами не могут, однако, считаться особенно близкими ввиду того, что основные моменты их развития носят иной характер: отсутствует спиральное дробление, неясна телобластическая закладка мезодермы.

С другой стороны, у многих щупальцевых имеются черты, сближающие их с другим большим разделом животного царства, а именно с вторичноротыми. Такова склонность к образованию разных зачатков не отщеплением плотных клеточных масс или отдельных клеток (телобластов), а при помощи эпителиальных впячиваний и углублений. У мшанок ганглии и средняя кишка закладываются при почковании в виде впячиваний эктодермы, у некоторых плеченогих мезодерма отчетливо образуется за счет боковых выпячиваний средней кишки, т. е. совсем таким же способом, как у вторичноротых (с. 555). К тому же разделение тела щупальцевых на три сегмента вполне напоминает сегментацию молодых стадий при развитии иглокожих, полухордовых и хордовых. Поэтому впредь до дальнейшего выяснения их филогении мы будем считать щупальцевых своеобразным типом целомических животных, сильно видоизмененным в результате сидячего образа жизни и расположенным у места расхождения двух главных ветвей билатеральных животных, т. е. *Protostomia* и *Deuterostomia*. В пределах самого типа щупальцевых более примитивными формами правильнее считать кл. *Phogonidea*, так как они в большей степени сохранили способность к движению: нет еще прирастания самого тела к субстрату. Мшанки же обнаруживают признаки вторичного упрощения и специализации (вторичная утрата эктодермы — с. 502; исчезновение органов выделения, кровеносной системы). Особенно отчетливо все это проявляется у представителей подкл. *Gymnolaemata*, тогда как покрыторотые мшанки (подкл. *Phylactolaemata*), сохранившие более сложное строение, по-видимому, стоят ближе к исходному типу.

Класс *Brachiopoda* располагается обособленно от первых двух классов, хотя и обнаруживает некоторое родство с мшанками. Строение околотротового щупальцевого аппарата, наличие эпистома, характер и сегментация полости тела, сидячий образ жизни и некоторые особенности развития свидетельствуют в пользу сближения этих групп. Однако плеченогие обладают некоторыми признаками более сложной организации: кровеносная система, сердце, печень. Впрочем, некоторые зоологи отказывают плеченогим в родстве с мшанками и рассматривают класс *Brachiopoda* как самостоятельный тип, занимающий промежуточное положение между ветвями первичноротых и вторичноротых (*Protostomia* и *Deuterostomia*).

Положение кл. *Entoprocta* в системе, как сказано, неопределенно. Одни авторы на основании сходства образа жизни, строения щупалец, сходства личинок и т. д. сближают его с мшанками. В таком случае следует считать, что отсутствие целома у *Entoprocta* вторично, так же как и развитие в теле паренхимы. Другие авторы придают большое значение отсутствию целома и присутствию протонефридиев, относя кл. *Entoprocta* к низшим червям.

ТИП ИГЛОКОЖИЕ (ECHINODERMATA)

Иглокожие — обширная, около 5000 видов, группа морских донных животных, большей частью свободноподвижных, реже прикрепленных ко дну посредством особого стебелька (рис. 514).

Тип Echinodermata характеризуется следующими признаками.

1. Иглокожие обладают радиальной и притом обычно пятилучевой симметрией, однако их предки были билатерально симметричными животными.

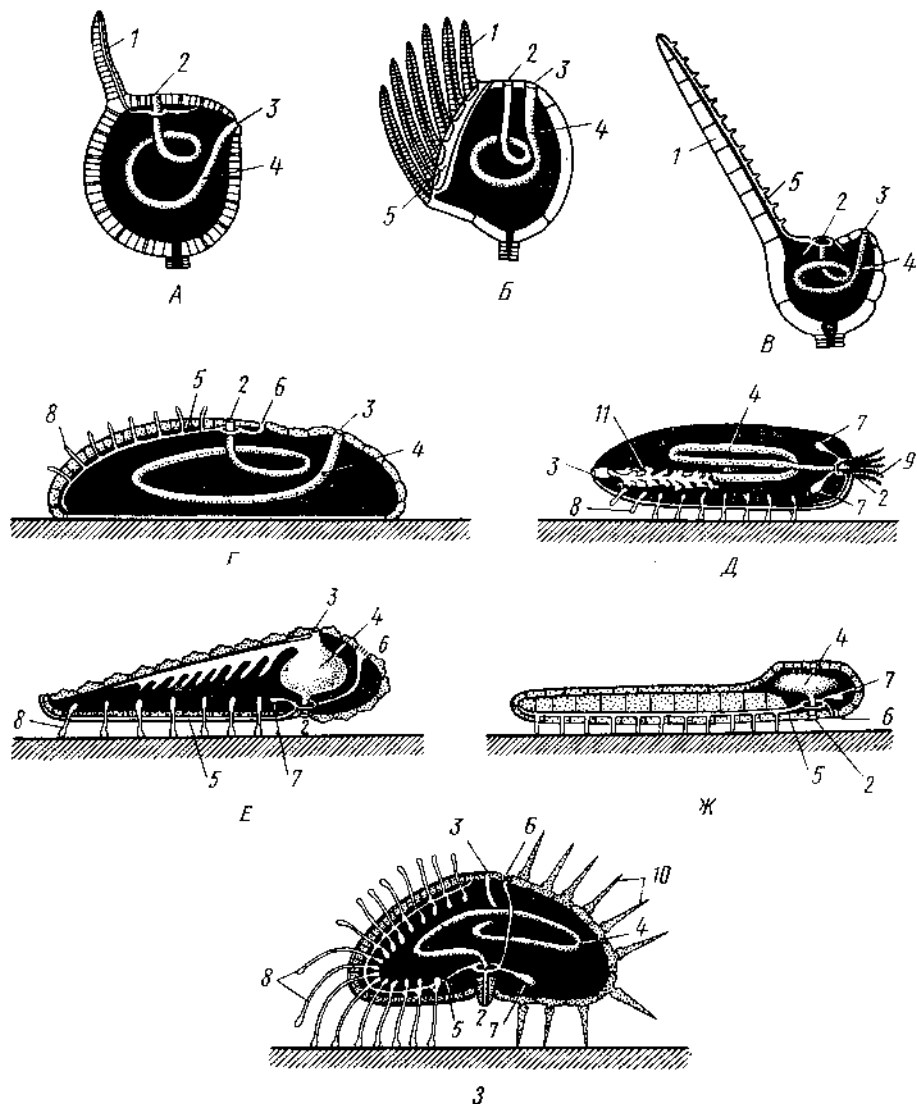


Рис. 514. Схема строения различных классов иглокожих. А — цистоиден; Б — бластоиден; В — морские лилии; Г — эдриноастероиден; Д — голотурии; Е — морские звезды; Ж — офиуры; 3 — морские ежи:

1 — руки, 2 — рот, 3 — анус, 4 — кишечник, 5 — амбулакральная система, 6 — madreporная пластинка, 7 — полые пузыри, 8 — амбулакральные ножки, 9 — щупальца, 10 — иглы, 11 — водное легкое

2. В подкожном соединительном слое иглокожих развивается скелет из известковых пластинок с торчащими на поверхности тела шипами, иглами и т. п.

3. Внутренние органы лежат в обширной полости тела (целоме). Одной из наиболее оригинальных черт строения иглокожих следует считать сложную дифференциацию части целома на ряд систем, в том числе образование за счет целома амбулакральной (воднососудистой) системы органов движения.

4. Имеется кровеносная система; органы дыхания слабо развиты или отсутствуют; специальных органов выделения нет.

5. Нервная система примитивна и частью залегает непосредственно в толще кожного эпителия или в эпителии участков стенки тела, впятившихся внутрь.

6. Иглокожие раздельнополы. Яйца испытывают полное радиальное дробление. В развитии иглокожих имеется характерная личинка диплеурула, испытывающая сложный метаморфоз.

Тип Echinodermata делится на несколько классов, группирующихся в два подтипа: Пельматозои (Pelmatozoa) и Элеутерозои (Eleutherozoa). К первому подтипу относятся ископаемые классы: карпоидеи (Carpoidea), шаровики (Cystoidea), морские бутоны (Blastoidea), эдриоастероидеи (Edrioasteroidea) и современный класс — морские лилии (Cripoidea). Ко второму подтипу — классы морские звезды (Asteroidea), офиуры (Ophiuroidea), офиоцистии (Ophiocistia — ископаемая группа), морские ежи (Echinoidea) и голотурни (Holothuroidea).

Мы рассмотрим преимущественно современные классы и по соображениям удобства начнем с Eleutherozoa.

ПОДТИП ЭЛЕУТЕРОЗОИ (ELEUTHEROZOА)

Высшие свободноподвижные иглокожие. Тело звездообразной, шаровидной или червеобразной формы. Скелет обычно в виде панциря, но может более или менее редуцироваться. Ротовое и анальное отверстия находятся на противоположных полюсах тела. Амбулакральная система обычно служит для движения.

КЛАСС I. МОРСКИЕ ЗВЕЗДЫ (ASTEROIDEA)

Морские звезды встречаются на разных глубинах; одни виды живут на глубинах в тысячи метров, другие у самых берегов, оставаясь иногда во время отлива по нескольку часов без воды. Звезды во многих отношениях выносливы, но (подобно другим иглокожим) крайне чувствительны к степени солености воды, пугаясь в воде нормальной океанической солености (около 3%). Поэтому они отсутствуют в Черном и Балтийском морях.

Звезды могут достигать больших размеров, до 70 см и более от конца одного луча до конца луча, ему противоположного; нередко ярко и пестро окрашены. Число видов — более 1700.

Строение и физиология. Тело морских звезд имеет вид пятилучевой звезды (рис. 515), в которой различают центральный диск и пять лучей, или рук. Однако встречаются звезды, имеющие больше пяти лучей: с шестью (*Hexaster*) или же с девятью, одиннадцатью, тринадцатью лучами и более. Особенно большое число лучей (более 30) имеют звезды из семейства *Brisingiidae*.

Для удобства ориентировки в теле иглокожих различают, во-первых, линии, идущие от центра к концу лучей, называемые радиусами или

радиальными линиями; во-вторых, линии, заканчивающиеся на краю диска между соседними лучами, которые обозначаются как интеррадиусы или интеррадиальные линии.

Тело звезды сплющено по направлению оси симметрии. В центре одной из плоских сторон помещается рот (оральная сторона), в центре другой — порошица (аборальная сторона). Животное ползает по дну ртом книзу. Ползание совершается при помощи особых отростков, ам-

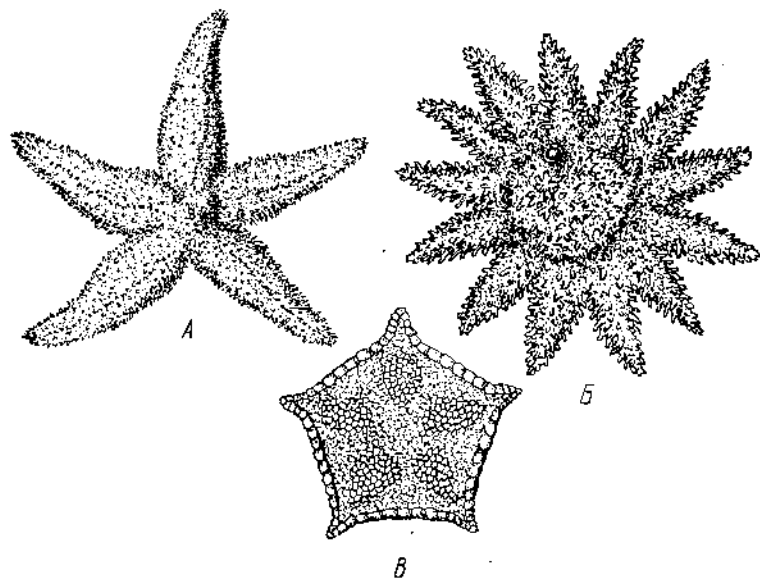


Рис. 515. Морские звезды. А — *Asterias rubens*; Б — *Crossaster papposus*; В — *Ceratomaster granularis* (из Аверинцева)

булакральных ножек, расположенных на дне амбулакальной борозды на нижней (оральной) стороне каждого луча.

Стенка тела состоит из однослойного обычно ресничного эпителия и слоя подстилающей его соединительной ткани; под соединительной тканью залегает перитонеальный эпителий, ограничивающий вторичную полость тела, или целом, в котором помещаются все внутренности.

Целом иглокожих состоит из нескольких самостоятельно закладывающихся у личинки участков, которые испытывают различные изменения и служат для образования нескольких систем полостей.

В подкожной соединительной ткани развивается известковый скелет сначала в виде микроскопических телц, которые позднее сливаются в более крупные и правильно расположенные пластинки. Скелет сильнее развит на ротовой, оральной, стороне тела. В каждом луче имеются два ряда амбулакальных пластинок, которые соединены между собой попарно и прикрывают, наподобие двускатной кровли, амбулакральную борозду ротовой (оральной) стороны. Соседние пары амбулакальных пластинок соединены подвижно при помощи мышц. Кнаружи от амбулакальных с каждой стороны луча имеется по ряду адамбулакальных пластинок, а над последними, на боковой стороне луча, по 1—2 ряда краевых, или маргинальных, пластинок (рис. 516, 517).

Скелет аборальной стороны представлен большей частью лишь многочисленными узкими известковыми перекладами. Среди них в одном

из интеррадиусов диска выделяется довольно крупная, иногда иначе окращенная, чем остальной диск, мадрепоровая пластинка, пронизанная многочисленными мелкими отверстиями. От поверхности скелетных пластинок отходят шипы, небольшие известковые иглы и т. д. У некоторых звезд короткие изогнутые известковые иглы могут соединяться подобие двух половин ножиц и образовывать так называемые педицеллярии. Педицеллярии раскрываются и захлопываются при помощи системы особых мышц. Все мышцы у иглокожих гладкие.

Пищеварительная система начинается в центре оральной стороны диска ртом, который окружен мягкой кольцевой губой (см. рис. 519). Особые органы захвата и размельчения пищи отсутствуют. Рот сообщается при помощи короткого пищевода с большим складчатым мешковидным желудком, занимающим внутренность диска. Желудок переходит в короткую и узкую заднюю кишку (часто с особой ректальной железкой), открывающуюся в центре аборальной стороны диска. У неко-

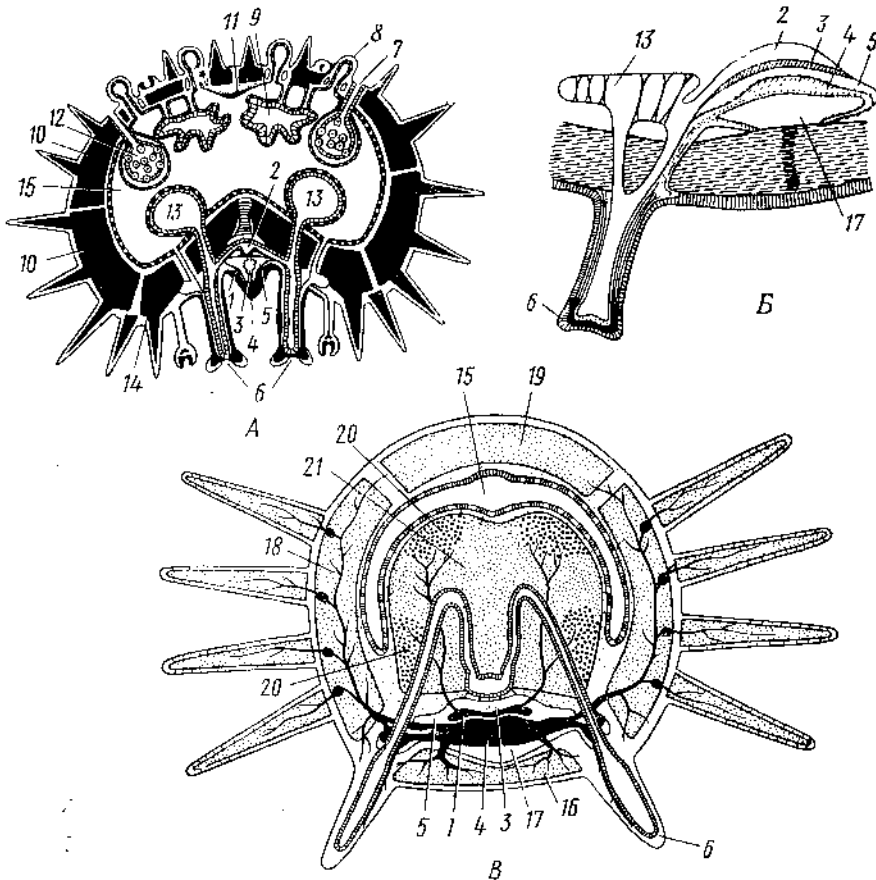


Рис. 516. Схематический поперечный разрез через луч морской звезды (А) (из Седжвика), через радиус правильного ежа (Б) и через луч офиуры (В) (из Ганштрема):

1 — гионевральный ствол, 2 — радиальный амбулакальный канал, 3 — радиальная кровососная лакуна, 4 — радиальный эктоневральный тяж, 5 — перигемальный капал, 6 — амбулакральная ножка, 7 — половое отверстие, 8 — кожная жабра, 9 — печеночные мешки, 10 — маргинальные пластинки, 11 — аборальный нервный тяж, 12 — гонада, 13 — ампула, 14 — амбулакральная пластинка, 15 — целом, 16 — брюшной щиток, 17 — энтиневральный канал, 18 — боковой щиток, 19 — спинной щиток, 20 — мышцы между позвонками (офиуры), 21 — позвонок (офиуры)

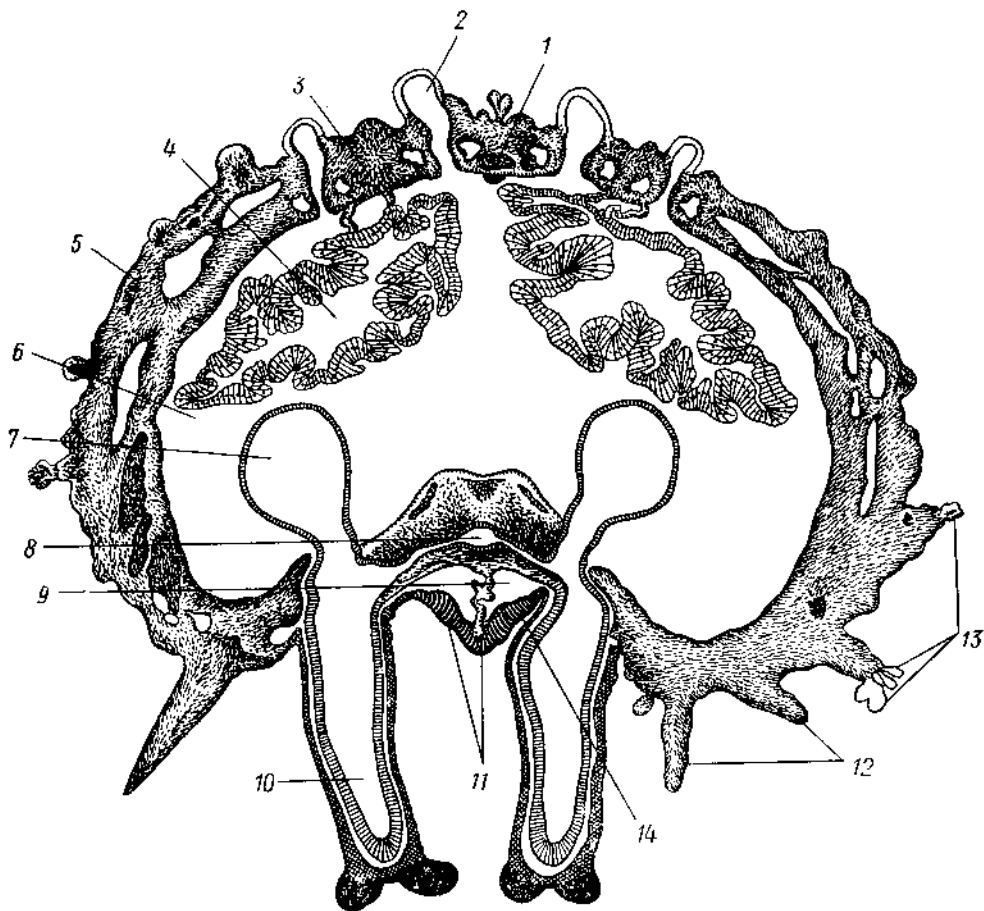


Рис. 517. Поперечный разрез луча морской звезды *Asterias rubens* (из Кюкенталя): 1 — радиальный ствол аборальной нервной системы, 2 — кожная жабра, 3 — мезентерий, подвешивающий печеночный мешок, 4 — печеночный мешок, 5 — стенка тела, 6 — целом, 7 — амбула, 8 — радиальный амбулакральный канал, 9 — перигемальный радиальный канал, 10 — амбулакральная ножка, 11 — радиальный ствол эктонейральной системы, 12 — скелетные иглы, 13 — педиселлярии, 14 — радиальный ствол гипонейральной системы

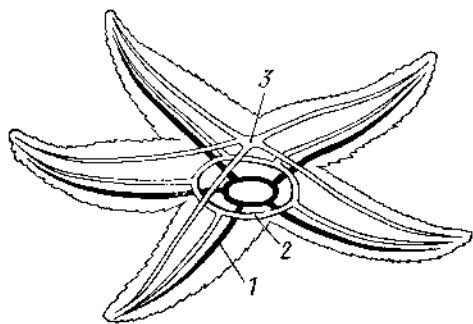


Рис. 518. Тройная нервная система морской звезды:

1 — эктонейральная, 2 — гипонейральная, 3 — аборальная

торых звезд порошица отсутствует и задняя кишка замкнута слепо. От желудка в целомы лучей отходят 5 пар длинных слепых выпячиваний, усаженных боковыми выростами. Это печеночные мешки, в изобилии выделяющие пищеварительный сок. Звезды — большие хищницы. Они питаются различными беспозвоночными, но главным образом нападают на малоподвижные формы, например на двустворчатых моллюсков, морских ежей и т. п. Мелкую добычу звезды глотают целиком, а для овладения круп-

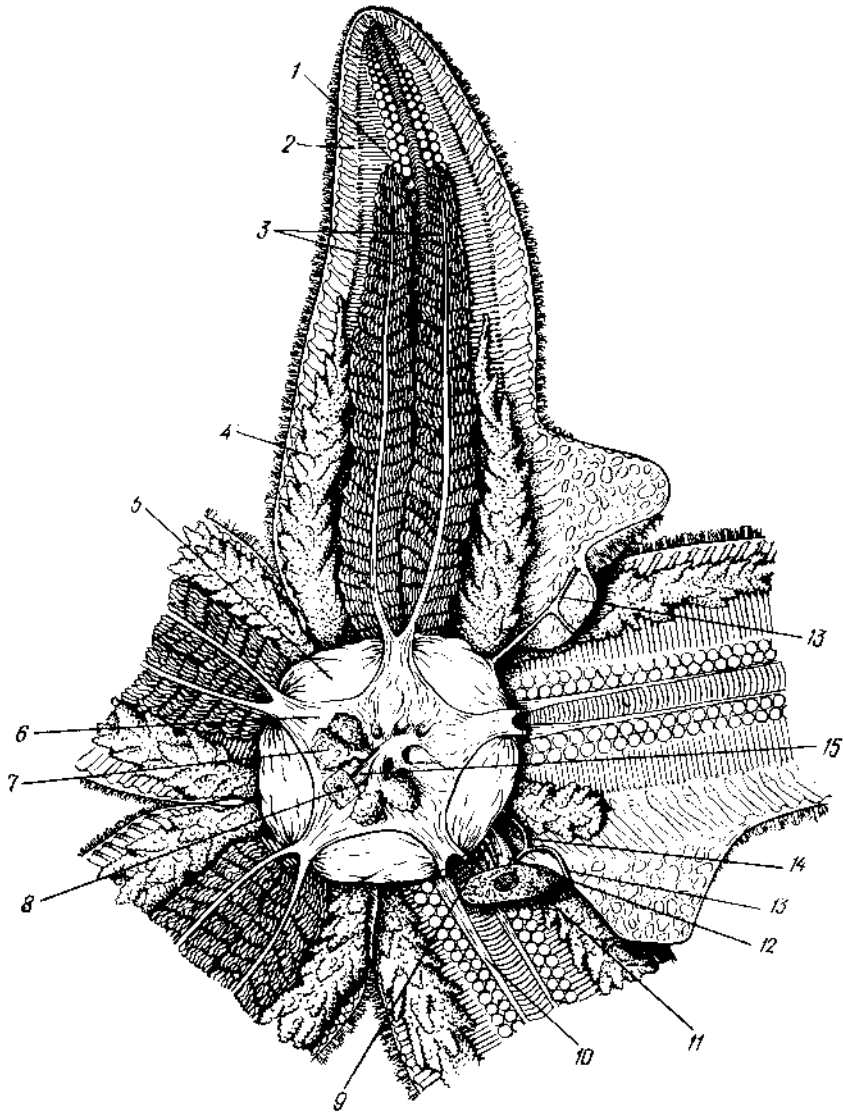


Рис. 519. Вскрытая морская звезда *Asterias rubens* (по Иванову):

1 — амбулакральные пластинки, 2 — маргинальные пластинки, 3 — печеночные мешки, 4 — гонады, 5 — оральный отдел желудка, 6 — аборальный отдел желудка, 7 — ректальные железы, 8 — кусочек спинной стенки тела с анальным отверстием, 9 — известковый канал, 10 — мускулы-ретракторы желудка, 11 — участок кожи с madreporовой пластинкой, 12 — стенка осевого синуса, 13 — половой столон, 14 — половой проток, 15 — задняя кишка

ной выворачивают через рот желудок и облекают им добычу; переваривание последней идет, таким образом, вне тела хищника. Собираясь на устричных отмелях, звезды истребляют большие количества этих моллюсков.

Нервная система примитивна (рис. 516, 517, 518). Она залегает почти целиком в наружном эпителии. Главная часть центральной нервной

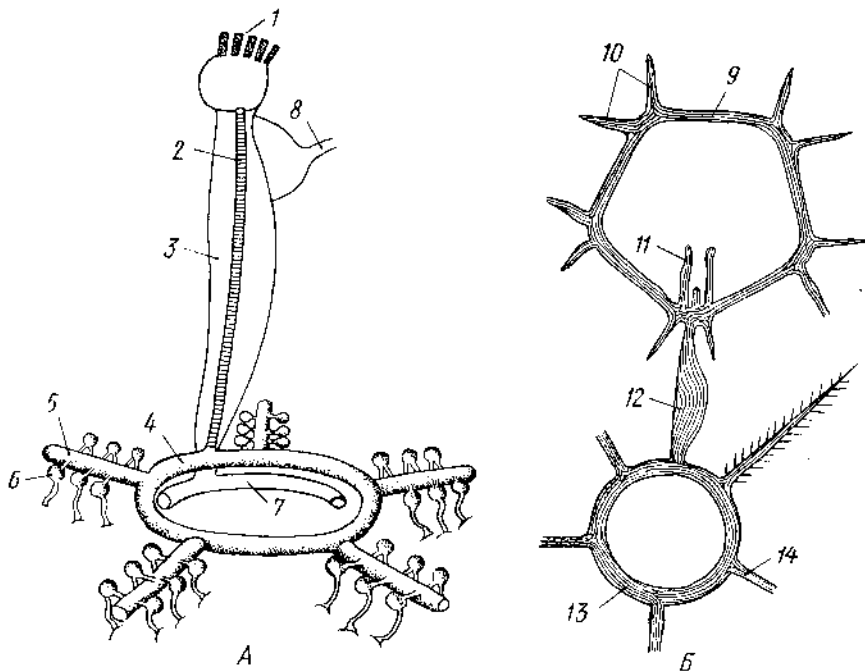


Рис. 520. Схема амбулакральной (А) (из Кестнера) и кровеносной системы морской звезды (Б) (по Людвику):

1 — madreporовая пластинка, 2 — каменный канал, 3 — осевой синус, 4 — оральное кольцо амбулакральной системы, 5 — радиальный амбулакральный канал, 6 — ампулы амбулакральных ножек, 7 — оральное перитемальное кольцо, 8 — половой столон, 9 — аборальное кольцо, 10 — ветвь к половым железам, 11 — ветви к кишечнику, 12 — осевой орган, 13 — оральное кольцо, 14 — радиальные каналы

системы состоит из околоротового эпителиального утолщения, или нервного кольца, и из отходящих от него пяти¹ радиальных нервов, располагающихся на дне амбулакральной борозды. Нервы доходят до конца лучей. Глубже, под этой поверхностной нервной системой, в каждом луче проходит еще двойной, более слабый глубокий радиальный нерв. Кроме того, в перитонсальном эпителии аборальной стороны диска залегает слабо развитое аборальное нервное кольцо, посылающее от себя 5 нервов по аборальной стороне лучей. Таким образом, звезды имеют одну поверхностную — эктопневральную (оральную) систему, которая считается главной, и две глубокие — гипопневральную и аборальную.

Поверхностная нервная система имеет преимущественно чувствительный характер, тогда как обе глубокие — преимущественно двигательный характер. Околоротовое кольцо является координирующим центром, управляющим движениями всех лучей.

¹ Если животное имеет больше пяти лучей, то от нервного кольца отходит не 5 нервов, а больше (соответствует количеству лучей). Это относится и к другим органам и образованиям лучей.

Органы чувств. Органами осязания служат амбулакральные ножки, а также пять коротких щупалец на концах лучей. У основания щупалец лежит по глазку; глазки устроены просто, по типу глазных ямок и способны определять только степень яркости света. *Asteroidea*, по-видимому, обладают чувством обоняния: они ползут в аквариуме за перемешаемым куском мяса и после искусственного удаления глаз.

Амбулакральная система. Движение происходит при помощи амбулакральной системы (рис. 520) — системы каналов, наполненных водянистой жидкостью. Она пачиается на аборальной стороне диска madreporовой пластинкой. Поры пластинки ведут в особый каменистый канал, стенки которого содержат известь. Капал спускается к оральной стороне тела и здесь впадает в околоротовой кольцевой канал, залегающий под желудком. От кольцевого канала берут начало пять радиальных амбулакральных каналов, дающих боковые веточки. Каждая веточка посылает к оральной стороне каналец ножки, который проходит между амбулакральными пластинками в одну из ножек, а внутрь тела отдает небольшую полую ампулу. Амбулакральные ножки — полые, очень растяжимые мускулистые выросты, снабженные на свободном конце маленькой присоской. Ножки сидят в 2 или 4 ряда на дне амбулакральных борозд лучей. Движение осуществляется следующим способом. Жидкость амбулакральной системы вгоняется в радиальный капал луча, расположенного по направлению движения звезды. Из канала жидкость поступает в ампулы и при их сокращении перегоняется в ножки, которые вследствие этого сильно вытягиваются по направлению движения. Вытянувшиеся ножки пристают присосками к субстрату. Затем мускулатура ножек сокращается, жидкость из ножек выталкивается в соответствующие ампулы, а сами ножки сильно укорачиваются. В результате животное несколько подтягивается на присосавшихся ножках по направлению движения. Далее ножки отцепляются от субстрата, сокращением ампул в них вновь вгоняется жидкость, они вытягиваются в сторону движения, снова присасываются ко дну и т. д. Возможно движение и на прямых напряженных ножках, как на ходулях.

Жидкость амбулакральной системы содержит лишь ничтожное количество белков и по составу близка к морской воде. Вода фильтруется через поры madreporовой пластинки, поступает внутрь через каменистый канал, ресничный эпителий которого мерцает по направлению внутрь тела. Для хранения запасов жидкости у многих звезд имеются на амбулакральном кольце, в интеррадиусах мешковидные выпячивания, поливы пузыри.

Скорость движения морских звезд (так же, как и других иглокожих) невелика: морская звезда проползает не более 5—8 см в минуту.

Органы дыхания. Амбулакральная система играет некоторую роль и в дыхании звезд, но главными органами дыхания служат кожные жаберы. Это короткие тонкостенные выпячивания стенки тела, в которые заходит продолжение целома. Они имеются главным образом на аборальной стороне животного, а также по бокам амбулакральной борозды.

Через стенки жабр кислород, растворенный в морской воде, диффундирует в целомическую жидкость. Последняя прозрачна, бесцветна и содержит многочисленные амeboидные клетки.

Перигемальная, или псевдогемальная, система. От общего целома, содержащего внутренности, обособляется участок, дающий продолжения в лучи. Это так называемая перигемальная система каналов. Она образует околоротовое кольцо, залгающее между нервным и амбулакральным. От кольца отходят радиальные перигемальные каналы, каждый из которых поделен надвое продольной вертикальной перегородкой. Пе-

ригемальная система содержит ту же жидкость, что и целом. Она сопровождает нервную систему и, вероятно, служит специально для питания нервных тканей и для предохранения их от сдавливания: нервная система подстилается не плотными частями, а омывается перигемальной жидкостью.

Кровеносная система. Внутри перегородки, залегающей в перигемальных каналах, помещаются лакуны кровеносной системы. Они объединяются окологотовым кольцом. Кроме того, имеется и аборальное кровеносное кольцо, связанное посредством так называемого осевого органа (с. 531) с окологотовым (рис. 521).

В отличие от перигемальной системы, выстланной перитонсальным эпителием, кровеносная система представляет собой систему просветов в соединительной ткани (лакуны), лишенных собственной эпителиальной выстилки. Жидкость накапливается главным образом за счет поступления из стенки кишечника питательных веществ в располагающиеся здесь лакуны. Таким образом она соответствует не столько крови, сколько лимфе высших позвоночных, т. е. разносит по телу питательные вещества.

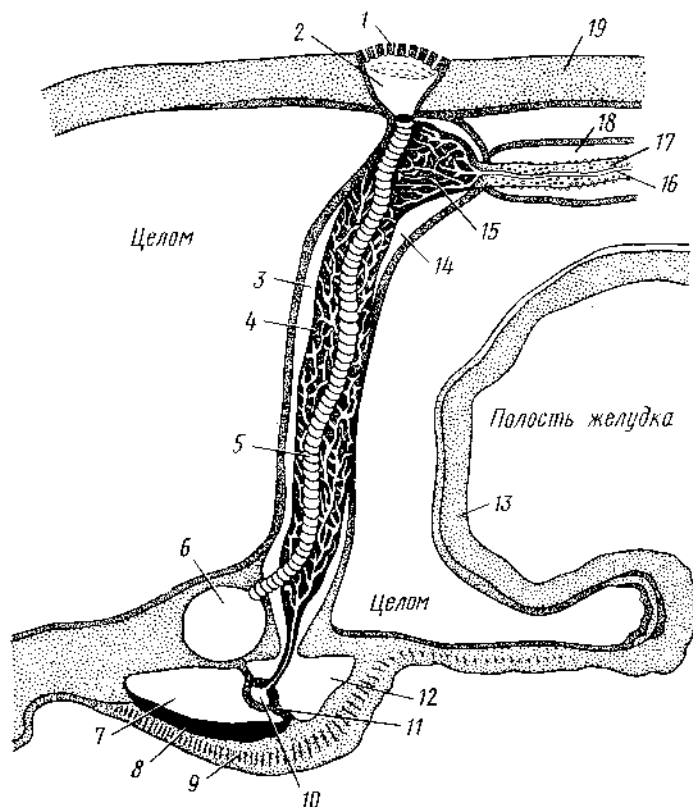


Рис. 521. Строение осевого комплекса морской звезды. Вертикальный разрез через интеррадиус (по Стрелкову):

1 — madreporная пластинка, 2 — амбула, 3 — левый осевой синус, 4 — оральный отдел осевого органа, 5 — каменистый канал, 6 — кольцевой сосуд амбулакральной системы, 7 — наружное перигемальное кольцо, 8 — кольцо гипоневральной системы, 9 — кольцо эктоневральной системы, 10 — кольцевой оральный кровеносный сосуд, 11 — септа, 12 — внутреннее перигемальное кольцо, 13 — стенка желудка, 14 — правый осевой синус, 15 — аборальный отдел осевого органа, 16 — аборальный кровеносный сосуд, 17 — половой тяж, 18 — половой синус, 19 — стенка тела

Выделение. Специальные органы выделения отсутствуют. Значительная часть образующихся в теле продуктов обмена веществ выводится наружу при помощи амебоидных клеток, рассеянных в жидкости, наполняющей все полости тела. При вырыскивании в целом мелко растертой туши амебоциты нагружаются зернами краски и выходят из тела через его покровы. При этом они избирают наиболее тонкие участки стенки тела, а именно кожные жабры; через них выходят целые скопления амебоидных клеток, нагруженных тушью и нормальными продуктами выделения. Часть экскретов прямо откладывается в коже и других тканях в виде скоплений желтых зерен и т. п. Запас амебоидных клеток в организме необходимо постоянно пополнять. Для этой цели служат особые лимфатические органы: тидемановы железы и осевой орган (рис. 521). Тидемановы железы имеют вид небольших телец, расположенных парами на околоротовом амбулакральном кольцевом канале по бокам полиевых пузырей и каменистого канала. Осевой орган прилегает к каменистому каналу в виде продолговатого мешка, состоящего из губчатой ткани (видоизмененная кровеносная лакуна): в ячеях губчатой ткани лежат многочисленные округлые клетки, активно делящиеся и производящие таким способом новые амебоциты.

Осевой комплекс органов. Осевой орган вместе с каменистым каналом и целомическими образованиями, также проходящими по вертикальной (т. е. орально-аборальной) оси диска морских взезд, слагаются в осевой комплекс органов (рис. 521).

Главные составные части комплекса — участки разных систем органов: 1) каменистый канал и мадрепоровая пластинка амбулакральной системы; 2) осевой орган с залегающими в нем полостями кровеносной системы; 3) два обособленных участка целома — левый и правый осевые синусы: левый отходит от околоротового кольца, правый располагается аборально (он способен ритмически сокращаться — пульсировать — и этим содействовать продвижению жидкости в кровеносных сосудах осевого комплекса); 4) половой синус (или участок целома, содержащий половой тяж — половой столон), состоящий из развивающихся половых клеток. Тяж начинается от осевого комплекса на аборальном полюсе и, разрастаясь, дает начало зачаткам половых желез: в половом тяже половые клетки не достигают окончательного развития.

Половая система устроена просто (см. рис. 519). *Asteroidea* раздельнополы. Половые железы имеют вид ветвистых гроздевидных мешочков, залегающих попарно в основании лучей и открывающихся наружу при помощи коротких каналов между лучами. Половые продукты выводятся в окружающую воду, где и происходит оплодотворение¹.

Морские звезды обладают высокоразвитой способностью к регенерации. На месте оторванного луча вырастает новый. Отрезанный луч некоторых звезд способен восстановить на поврежденном конце новую звезду. У некоторых звезд (*Linckia*) процесс распада животного на

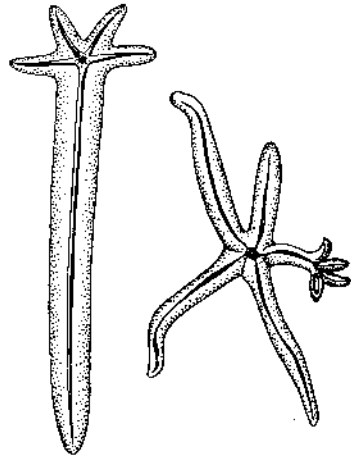


Рис. 522. Регенерация у морской звезды *Linckia* (из Коршельта)

¹ Подробнее эмбриональное развитие иглокожих приведено на с. 554.

отдельные лучи и последующей регенерации совершается самопроизвольно, так что способность к регенерации приводит к бесполому размножению (рис. 522).

Классификация и распространение. Класс *Asteroidea*, включающий 3 отряда, имеет практически всеветное распространение. Морские звезды заселяют все участки Мирового океана с нормальной океанической соленостью, но особенно богато они представлены в тропических водах: в прибрежных зонах, на отмелях и банках, на коралловых рифах и т. п. Именно здесь главным образом встречаются представители отр. *Phanerozoia*, для которых характерно наличие сильно развитого скелета — красивые пластинки образуют сплошную жесткую окантовку, окаймляющую края диска и лучей. Таковы, например *Ceratomaster* (см. рис. 515), распространенная в тропических мелководьях Индийского и Тихого океанов, *Linckia* — ярко-синяя звезда с пятью длинными, почти цилиндрическими лучами (рис. 522); один из типичных представителей биоценозов коралловых рифов крупный *Oreaster* имеет жесткий панцирь, одевающий все тело и несущий большие неподвижные шипы. На коралловых рифах обычны и представители отр. *Spinulosa*, к которым относятся формы, лишенные педицеллярий и сплошного краевого панциря. Так, в последние годы печальную известность приобрел *Acanthaster* — крупная многолучевая звезда с ядовитыми иглами, уничтожающая живые рифы. Звезды объедают полипов, а омертвевшие участки рифов подвергаются быстрому разрушению под действием прибой. Довольно широко этот отряд представлен в умеренных и северных областях земного шара, где обычны многолучевые звезды из семейства *Solasteridae*, например фиолетово-розовый *Solaster* — прожорливый хищник, нападающий главным образом на других иглокожих. В дальневосточных морях часто встречается образующая большие скопления на отмелях *Patiria* — синяя с оранжевыми пятнами звезда, имеющая форму пятиугольника со слегка вогнутыми краями. В этих же районах распространены и представители третьего отряда — *Forcipulata*, обладающие очень гибкими лучами и характерными педицелляриями, состоящими из трех подвижно сочлененных скелетных элементов. К ним относится одна из наиболее обычных форм *Asterias* (см. рис. 515) — активный хищник, наносящий огромный ущерб устричным и мидиевым хозяйствам. В Баренцевом и Белом морях широко распространен вид *A. rubens*, а на Дальнем Востоке — *A. amurensis*.

КЛАСС II. ЗМЕЕХВОСТКИ, ИЛИ ОФИУРЫ (OPHIUROIDEA)

Офиуры по внешнему виду очень похожи на звезд и раньше соединялись в один класс, хотя и отличаются от класса *Asteroidea* многими анатомическими признаками. К данному классу относится до 1500 видов.

Строение и физиология. Тело пятилучевое, состоит из центрального диска и лучей, резко обособленных от диска, а не переходящих в него постепенно, как у звезд (рис. 523). Лучи длинные и тонкие, и в них не заходят ни продолжения кишечника, ни гонады. Иногда они дихотомически ветвятся. В центре оральной стороны животного, на которой оно ползает, лежит рот; порошницы нет.

Скелет особенно развит в лучах. Они покрыты четырьмя продольными рядами пластинок: двумя рядами боковых с прикрепленными к ним иглами, одним рядом аборальных и одним рядом оральных, лежащих на месте амбулакральной бороздки луча звезд. Кроме того, внутри луча имеется осевой скелет из ряда массивных известковых члеников, или позвонков.

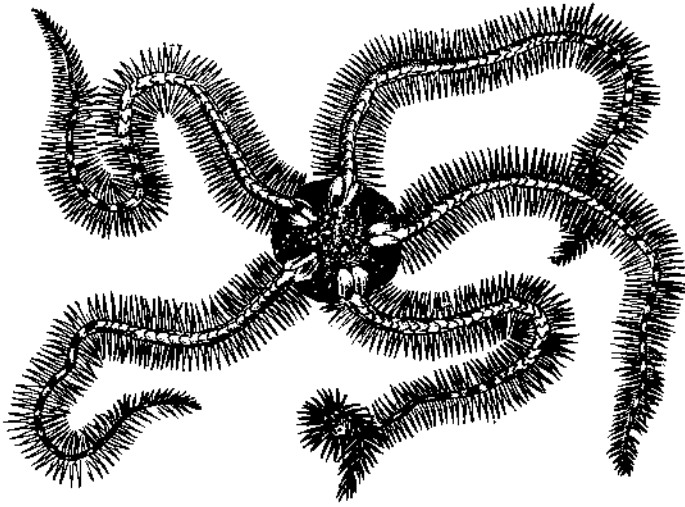


Рис. 523. Офиура *Ophiothrix fragilis* (из Брэма)

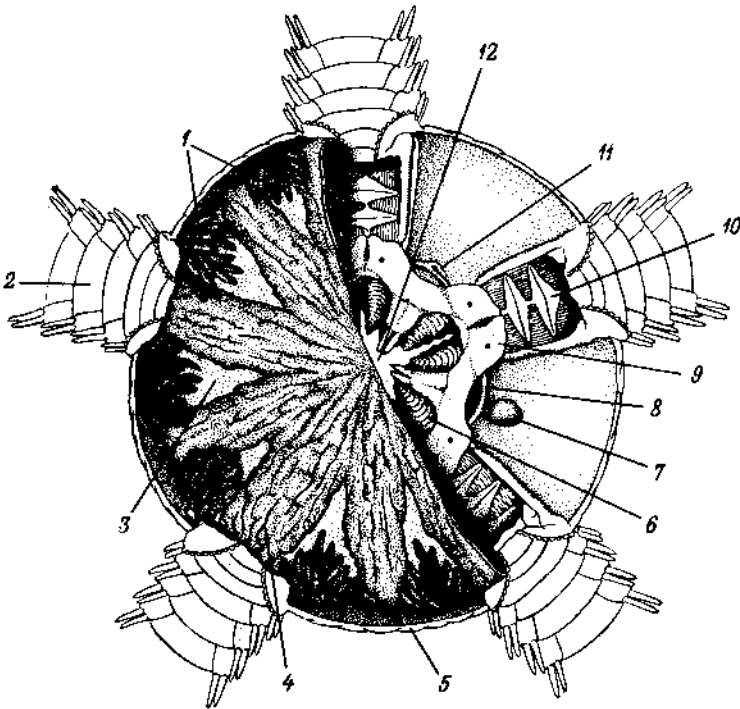


Рис. 524. Офиура *Ophiura sarsi*, вскрытая с аборальной стороны (по Стрелкову):

1 — половые железы, 2 — рука, 3 — половая сумка, 4 — желудок, 5 — стенка тела, 6 — ротовое амбулакральное шупальце, 7 — радиальный лужурик, 8 — кольцевой амбулакральный канал, 9 — перистомальная скелетная пластинка, 10 — позвонки рук, 11 — осевой комплекс, 12 — ротовое отверстие

Происхождение офиур прослеживается следующим образом. У ископаемых офиур имеется типичная открытая амбулакральная бороздка, как у морских звезд.

У современных офиур края бороздки сошлись и сомкнулись, а полость борозды сделалась замкнутой. Амбулакральные пластинки в области борозды слились попарно и превратились в позвонки, лежащие, таким образом, внутри лучей. На месте срастания краев борозды кожа была мягкой, затем в ней произошло образование ряда оральных пластинок. Полость, получающаяся углублением и обособлением амбулакральной борозды, называется эпиневральной (см. рис. 516). Позвонки подвижно соединены при помощи мышц, что позволяет лучам змеевидно изгибаться главным образом в горизонтальной плоскости. Пластинки лучей заходят на оральную сторону диска, где образуют околоротовой скелет. В нем особенно заметны 5 интеррадиальных ротовых щитков, один из которых является вместе с тем и мадрепоровой пластинкой. Аборальная сторона диска офиур покрыта многочисленными мелкими известковыми пластиночками.

Пищеварительная система. Рот ведет в обширный складчатый желудок; задней кишки, порошицы и печеночных придатков нет (рис. 524).

Амбулакральная система отличается от таковой звезд лишь следующими признаками: 1) мадрепоровая пластинка лежит на оральной стороне и имеет всего одну пору, 2) амбулакральные ножки не имеют ни присосок, ни ампул; соответственно они служат не для движения, а для дыхания и отчасти в качестве осязательных щупалец.

Движение офиур совершается лишь при помощи змеевидных изгибов лучей.

Особой *дыхательной и выделительной систем* не существует.

Целом развит у офиур значительно слабее, чем у звезд. Он имеется лишь в диске, а в лучи продолжается только в виде сравнительно узкого канала, проходящего над позвонками.

Нервная система имеет существенные особенности. Эктоневральная система представлена околоротовым кольцом и пятью радиальными нервами на оральной стороне лучей, но только вместо поверхностного положения радиальные нервы залегают в эпителии на потолке эпиневральных каналов. Погружается в глубь тканей и околоротовое нервное кольцо. Значение погружения заключается, вероятно, в предохранении нервной системы, лежавшей первоначально поверхностно от внешних механических и иных раздражений.

Расположенная еще глубже гипоневральная система также имеет вид околоротового кольца, от которого в лучи отходят парные нервные тяжи. В связи с большой подвижностью лучей и их членистым характером нервные клетки собираются по ходу радиальных нервов в небольшие ганглии соответственно отдельным позвонкам.

Эндоневральная система развита слабо и представляет небольшое кольцо с отходящими от него 5 короткими стволами, расположенными интеррадиально и иннервирующими, по-видимому, половые железы и бурсы (см. ниже).

Перигемальная система, как и у звезд, состоит из околоротового кольца и пяти радиальных сосудов, расположенных между нервными стволами и радиальным амбулакральным каналом. Кроме того, есть аборальное кольцо, посылающее небольшие сосуды к половым железам.

Кровеносная система в общем напоминает таковую морских звезд, но в большинстве случаев развита значительно слабее, а у мелких форм, по-видимому, может редуцироваться. Как правило, имеется околоротовое кольцо, от которого в лучи отходят радиальные кровеносные лакуны.

Половая система. Офиуры раздельнополы. На оральной стороне диска по сторонам от основания лучей находятся 5 пар узких щелей, которые ведут в 10 половых сумок (бурс) — обширные впячивания кожного покрова (рис. 524). В сумки открываются многочисленные мелкие половые железы. Сумки служат не только местом скопления половых продуктов, но у самок оплодотворенные яйца прodelывают в них нередко часть своего развития.

Офиуры часто яркой и пестрой расцветки, сильно варьирующей у отдельных особей. По образу жизни напоминают морских звезд. Многие из офиур способны к автотомии лучей при различных раздражениях. Автотомированный участок легко регенерирует. Некоторые офиуры способны к бесполому размножению посредством перешнуровывания диска с лучами по двое. Каждая из половинок восстанавливает недостающие части диска и лучи (*Ophiactis virens*).

Известны многие светящиеся формы, способные испускать яркий зеленовато-желтый свет.

В Черном море встречаются всего три вида мелких офиур.

КЛАСС III. МОРСКИЕ ЕЖИ (ECHINOIDEA)

Класс состоит из донных, чаще шаровидных животных, покрытых твердыми известковыми иглами. Известно около 800 видов современных морских ежей. Это донные малоподвижные животные от 2—3 см в диаметре до величины детской головы (тропические формы).

Морские ежи пугаются в воде с большой соленостью, а потому не встречаются в таких морях, как Каспийское, Черное и Балтийское.

Строение и физиология. Тело большей частью шаровидное (рис. 525), пятилучевое. Шар на одном (оральной) полюсе несколько сплюснен, и в центре оральной стороны, на которой еж ползает, помещается рот; противоположный аборальный полюс несет в центре порошицу. От рта к порошице идут по меридианам шара пять амбулакральных полосок, усаженных амбулакральными ножками.

Сравнивая форму тела морского ежа и звезды, видно, что еж, помимо отсутствия лучей, отличается слабо развитой аборальной поверхностью, тогда как оральная поверхность его сильно увеличена.

Скелет у морских ежей развит сильнее, чем у других классов иглокожих. Только две небольшие площадки вокруг рта (перистом; рис. 526) и вокруг порошицы (перипрокт) остаются мягкими; все остальное тело заключено в сплошной неподвижный панцирь (скорлупу) из известковых пластинок, спаянных друг с другом краями. Пластины расположены 10 меридиональными полосами, каждая из 2 рядов пластинок (рис. 527). Полосы двойного рода, причем полосы разного типа правильно чередуются. Пять полос называются амбулакральными или просто амбулакрами; они состоят из двух рядов сравнительно небольших пласти-

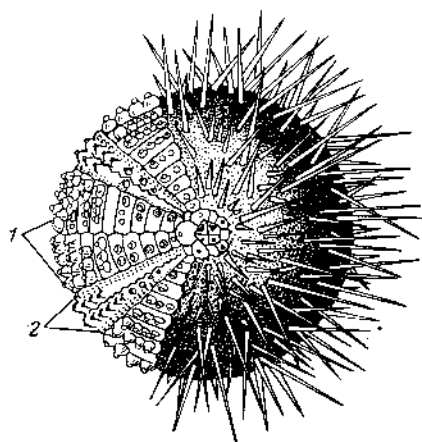


Рис. 525. Правильный морской еж *Echinocidaris* с аборального полюса, наполовину очищенный от игл (из Ланга):

1 — интерамбулакральные, 2 — амбулакральные ряды пластинок

нок, продырявленных двойными тонкими отверстиями; над отверстиями располагаются амбулакральные ножки. В соответствии с этим амбулакральные полосы отвечают амбулакральным пластинкам звезд, и положение их надо считать радиальным. Каждая полоса замыкается на аборальном конце особой небольшой глазной пластинкой, над которой

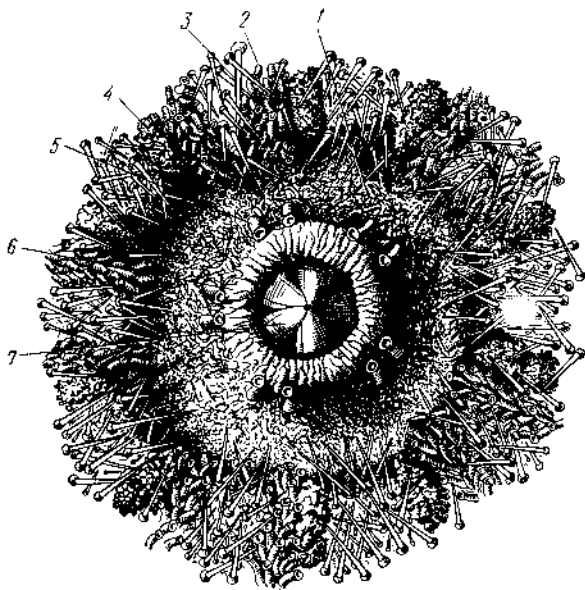


Рис. 526. Перистомальное поле морского ежа *Strongylocentrotus droebachiensis* (по Стрелкову):

1 — кожа перистомального поля, 2 — амбулакральные ножки, 3 — иглы, 4 — жабры, 5 — перистомальные амбулакральные ножки, 6 — околоротовой налик, 7 — ротовое отверстие с высовывающимися зубами аристотелева фонаря

лежит на поверхности тела глазок. С амбулакральными чередуются 5 интерамбулакральных полос, содержащих по 2 ряда значительно более крупных, и притом непродырявленных, пластинок. Каждая интерамбулакральная полоса замыкается у перипрокта одной половой пластинкой с половым отверстием. Одна из этих пяти половых пластинок пронизана, кроме того, множеством тонких пор, являясь вместе с тем и мадрепоровой пластинкой. Чередующиеся друг с другом глазные и половые пластинки образуют вокруг перипрокта венчик (рис. 527).

Поверхность пластинок покрыта многочисленными бугорками, служащими для прикрепления наружных придатков скелета, игл. Это цилиндрические плотные известковые палочки, подвижно приращенные к панцирю и способные сгибаться в разных направлениях. Основание каждой иглы имеет суставную ямку, в которой игла сидит на полушаровидном суставном бугорке одной из пластинок панциря. Сочленение иглы с бугорком охвачено суставной сумкой с мышечными волокнами, приводящими иглу в движение (рис. 528). Иногда иглы достигают громадной длины, превышая в 2—3 раза диаметр тела ежа. Наряду с защитной ролью иглы иногда принимают участие в движении, как ходули.

Среди обыкновенных игл разбросаны педицеллярии (рис. 529), т. е. иглы, измененные в хватательные щипчики. Каждая педицеллярия состоит из подвижного стебелька с известковой опорной осью и 3 подвижных концевых крючков, способных при помощи особых мышц сжиматься наподобие ветвей щипцов. Педицеллярии имеют различную форму и назначение. Большая часть их служит для очистки тела от экскрементов, которые при верхнем положении порошницы и при шероховатости тела неизбежно должны загрязнять его. Щипчиками они раздробляют экскременты на мелкие крошки, смываемые водой. Другие педицеллярии играют защитную роль и содержат соответственно трем вставкам щипчиков три пары ядовитых желез, по три в стебельке и в головке педицеллярии. Выделяемый ими яд довольно силен. Так как педицеллярии короче игл, то при защите от нападения иглы отводятся в разные стороны, с тем что-

бы дать ядовитым педицелляриям возможность функционировать. У некоторых тропических морских ежей ядовита и часть игл, так как они связаны со специальными ядовитыми железами (*Asthenosoma*).

Скелет принимает большое участие в образовании особого жевательного аппарата — аристотелева фонаря (рис. 530). Он состоит из 25 известковых перекладин и пластинок, подвижно соединенных между собой при помощи мышц. Пять из этих пластинок имеют форму длинного острого долота и окружают рот в виде венчика, образуя так называемые

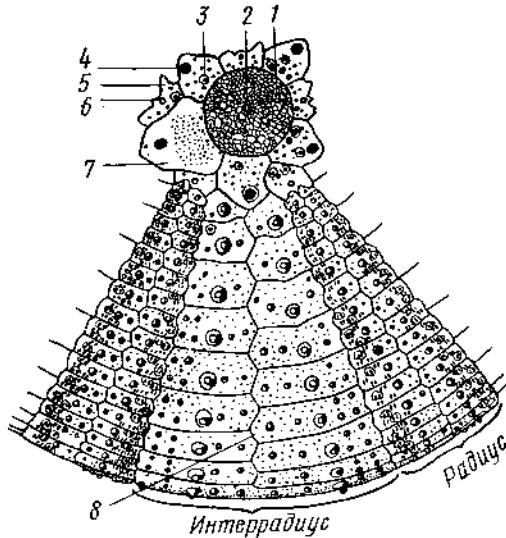


Рис. 527. Часть скелетного панциря морского ежа *Strongylocentrotus droebachiensis*. Вид с аборального полюса (по Стрелкову):

1 — перипрокт, 2 — анус, 3 — половая пластинка, 4 — половая пора, 5 — глазная пластинка, 6 — глазная пора, 7 — madreporовая пластинка, 8 — шов между интерамбулакральными пластинками

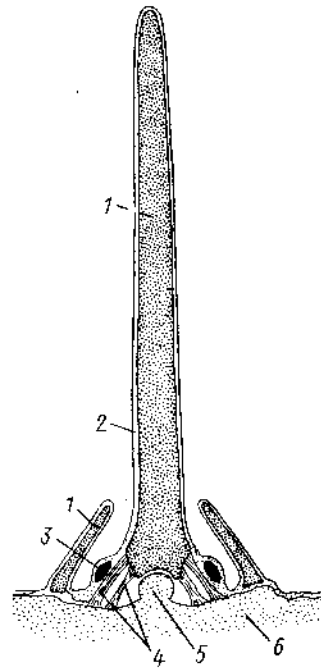


Рис. 528. Прикрепление иглы морского ежа (из Никольса):

1 — игла, 2 — эпителий, 3 — нервное кольцо, 4 — мышцы, двигающие иглу, 5 — суставная головка, 6 — пластинка скорлупы

зубы. Аристотелев фонарь подвижно соединен с особыми дужковидными выростами нижних интерамбулакральных пластинок — ушками. Аристотелев фонарь вдается в целом, который у ежей очень обширен и заполнен водянистой жидкостью с амебодными клетками.

Пищеварительная система (рис. 531). Кишечник имеет вид тонкостенной трубки, которая подвешена при помощи мезентерия к стенке тела и вследствие своей большой длины описывает в целом сложную петлю. Сначала он поднимается прямо вверх внутри аристотелева фонаря, потом приближается к стенке тела и описывает по ходу часовой стрелки полный круг; далее кишка заворачивает против хода часовой стрелки и, постепенно поднимаясь вверх, описывает второй круг, после чего открывается наружу порошицей в центре перипрокта. На всем протяжении кишечник приблизительно одинакового диаметра, но по строению стенок может быть разбит на переднюю, среднюю и заднюю кишку. На протяжении передней части средней кишки последнюю сопровождает

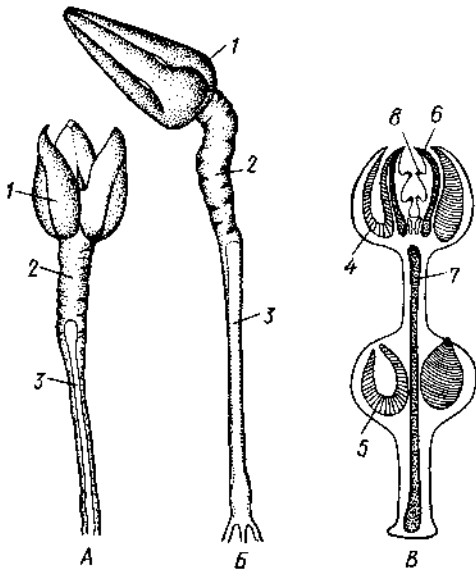


Рис. 529. Педицеллярии морских ежей. А — раскрытая педицеллярия *Strongylocentrotus*; Б — то же, с сомкнутыми створками (по Стрелкову); В — сложная ядовитая педицеллярия (из Догеля):

1 — головка, 2 — мягкая часть ножки, 3 — скелет ножки, 4, 5 — ядовитые железы, расположенные в два яруса по три в каждом, 6, 7 — известковый скелет головки и стебелька, 8 — осязательные органы

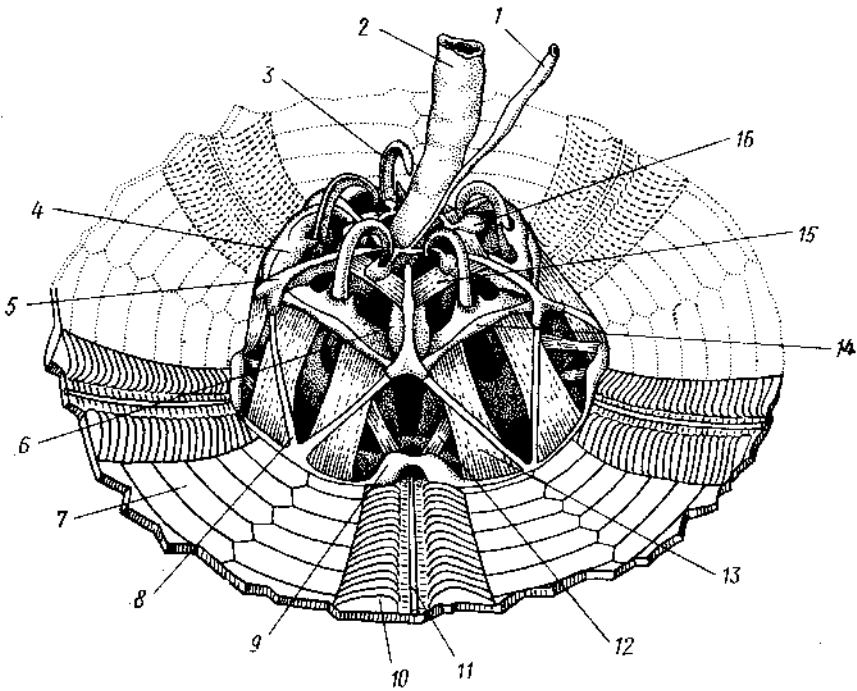


Рис. 530. Аристотелев фонарь *Strongylocentrotus* и органы, расположенные вокруг него. Вид изнутри панциря (по Стрелкову):

1 — осевой комплекс, связанный с кольцевым сосудом амбулакранальной системы, 2 — пищевод, 3 — аборальный крючок зуба, 4 — аборальный край пирамидки, 5 — дужка, 6 — скобка, 7 — интеррадиальные пластинки панциря, 8 — мышечный пучок между дужкой и оральным краем панциря, 9 — ушко, 10 — ампулы амбулакранальных ножек, 11 — радиальный амбулакранальный канал, 12 — ретрактор зуба, 13 — протрактор зуба, 14 — связка между концами дужек, 15 — мышцы, сокращением которых опускается аристотелев фонарь, 16 — пневматический пузырь

сифон — тонкая трубка, обоими концами впадающая в кишечник. Через сифон проходит заглатываемая вместе с пищей вода — процесс, позволяющий предполагать, что кишечник здесь несет отчасти дыхательную функцию.

Ежи питаются как животной пищей, так и морскими водорослями, которые они соскребают с поверхности каменистого грунта при помощи острых зубов. Живущие на илистом грунте виды заглатывают в большом количестве ил, содержащий органические остатки.

У многих ежей имеются специальные дыхательные органы в виде 5 пар коротких разветвленных кожных жабр, расположенных на мяг-

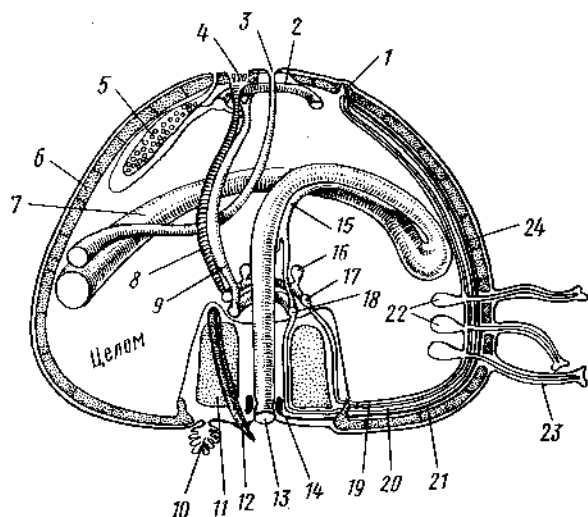


Рис. 531. Общая анатомия морского ежа (из Никольса):

1 — глазок, 2 — аборальное кровеносное кольцо, 3 — анальное отверстие, 4 — madreporовая пластинка, 5 — половая железа, 6 — пластинки скелетного панциря (скорлупы), 7 — кишечник, 8 — каменистый канал, 9 — осевой орган, 10 — жабра, 11 — скелет аристотелева фонаря, 12 — его зуб, 13 — рот, 14 — оральная эктоневральная система, 15 — кишечный кровеносный синус, 16 — подплевые пузырьки, 17 — кольцевой канал амбулакральной системы, 18 — оральное кровеносное кольцо, 19 — радиальный амбулакральный сосуд, 20 — радиальный кровеносный сосуд, 21 — радиальный канал перигемальной системы, 22 — ампулы амбулакральных ножек, 23 — амбулакральные ножки, 24 — радиальный нервный ствол

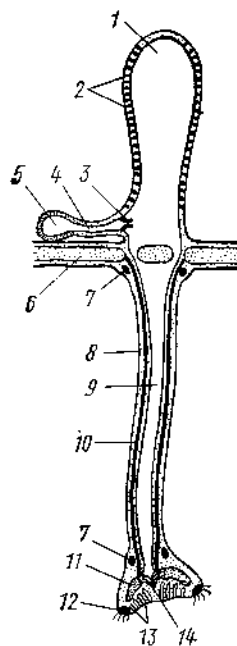


Рис. 532. Схематический продольный разрез через амбулакральную ножку морского ежа (из Никольса):

1 — амбула, 2 — мышцы в ее стенке, 3 — клапан, 4 — боковой амбулакральный канал, 5 — радиальный амбулакральный канал, 6 — скелетные пластинки стенки тела (скорлупа), 7 — нервные кольца, 8 — амбулакральная ножка, 9 — ее полость, 10 — мышцы в стенке ножки, 11 — скелетное кольцо присоски, 12 — осязательное кольцо, 13 — слизистые железы, секрет которых облегчает прикрепление присоски, 14 — мышцы, втягивающие дно присоски

кой околоротовой площадке (см. рис. 526). Известное участие в дыхании принимает и амбулакральная система, но главная роль ее — двигательная.

Амбулакральная система (рис. 531, 532) у ежей и морских звезд сходная. От madreporовой пластинки спускается вниз каменистый канал, открывающийся в кольцевой амбулакральный канал; последний

лежит на верхней поверхности аристотелева фонаря. От него берут начало пять радиальных амбулакральных каналов, спускающихся по фонарю к оральному полюсу, а затем поднимающихся вдоль амбулакральных полос по меридианам шара вплоть до перипрокта. В обе стороны от них отходят тонкие веточки с клапанами, и каждая из них дает по направлению к полости тела ампулу, которая кнаружи посылает два тонких канальца; эти канальцы пронизывают амбулакральные пластинки, соединяются и вступают в одну из амбулакральных ножек; соответственно такому раздвоению канальцев ножек амбулакральные пластинки пронизаны не простыми, а двойными порами. Ножки ежей очень растяжимы и снабжены присоской. Кольцевой амбулакральный канал часто снабжен объемистыми интеррадиальными полиевыми пузырями.

Перигемальная система состоит из пяти радиальных каналов, но оральное перигемальное кольцо отсутствует.

Кровеносная система. Осевой орган имеет то же положение и устройство, как и у *Asteroidea*. Своими верхними и нижними концами он вступает в сообщение с двумя кольцевыми лакунами кровеносной системы — оральным и аборальным. Оральное кольцо лежит параллельно амбулакральному и нервному кольцам и посылает от себя пять радиальных лакун; аборальное кольцо, окружающее заднюю кишку, дает пять интеррадиальных лакун к половым железам. Следует отметить очень сильное развитие у морских ежей сосудов кишечника. Вдоль всего кишечника, по двум его сторонам, проходят два продольных кишечных кровеносных синуса, соединяющихся с оральным кольцом и образующих вокруг кишки богатую сеть побочных разветвлений.

Нервная система погружена под панцирь и этим напоминает таковую офиур. Околоротовое нервное кольцо оральной системы расположено под кровеносным и амбулакральным кольцами. Оно посылает от себя пять радиальных нервов, доходящих по меридианам до глазных пластинок, где каждый нерв пронизывает пластинку и связан с небольшим ямковидным глазком. Нервная система ежей, так же как и офиур, произошла за счет эктодермального покрова тела и лежит на дне эпинеуральных полостей. Кроме того, как и у звезд, имеются более глубоко расположенные гипоневральная и аборальная нервные системы; последняя представлена небольшим кольцом и 5 интеррадиальными тяжами, иннервирующими гонады.

Органы чувств. Наряду с вешиком из 5 крайне примитивных глазков органами чувств у морских ежей считают сферидии. Это очень маленькие, шаровидно или булавовидно вздутые видоизмененные иглы. Они расположены на оральной стороне, на амбулакральных пластинках. Вокруг основания сферидиев залегает тонкое нервное кольцо. Высказывается предположение, что сферидии *Echinoidea* играют роль органов равновесия, т. е. статоцистов.

Выделение у морских ежей, как и у звезд, происходит при помощи амебоцитов.

Половая система. Морские ежи раздельнополы. У молодых животных имеется вокруг задней кишки сплошное половое кольцо из зачатковых клеток. Позднее кольцо дифференцируется на 5 мешковидных яичников или семенников, которые при помощи выводных протоков открываются вокруг порошницы на 5 половых пластинках. Половые продукты выводятся в окружающую воду, где происходит оплодотворение и развитие яиц.

Классификация. Морские ежи делятся на 2 подкласса.

ПОДКЛАСС 1. ПРАВИЛЬНЫЕ ЕЖИ (REGULARIA)

Правильные ежи построены по типу, описанному выше для всего класса. К ним принадлежат ежи с шаровидной формой тела и вполне одинаково развитыми радиусами. Порошица лежит в центре аборальной стороны диска (см. рис. 525). Подкласс объединяет наибольшее число широко распространенных видов.

В наших северных и дальневосточных морях обычны представители рода *Strongylocentrotus*, образующие иногда массовые скопления (см. рис. 526). В Северной Атлантике часто встречается *Echinus* — крупный съедобный еж (в пищу используются гонады).

Разнообразна фауна правильных морских ежей в тропиках. На ко-

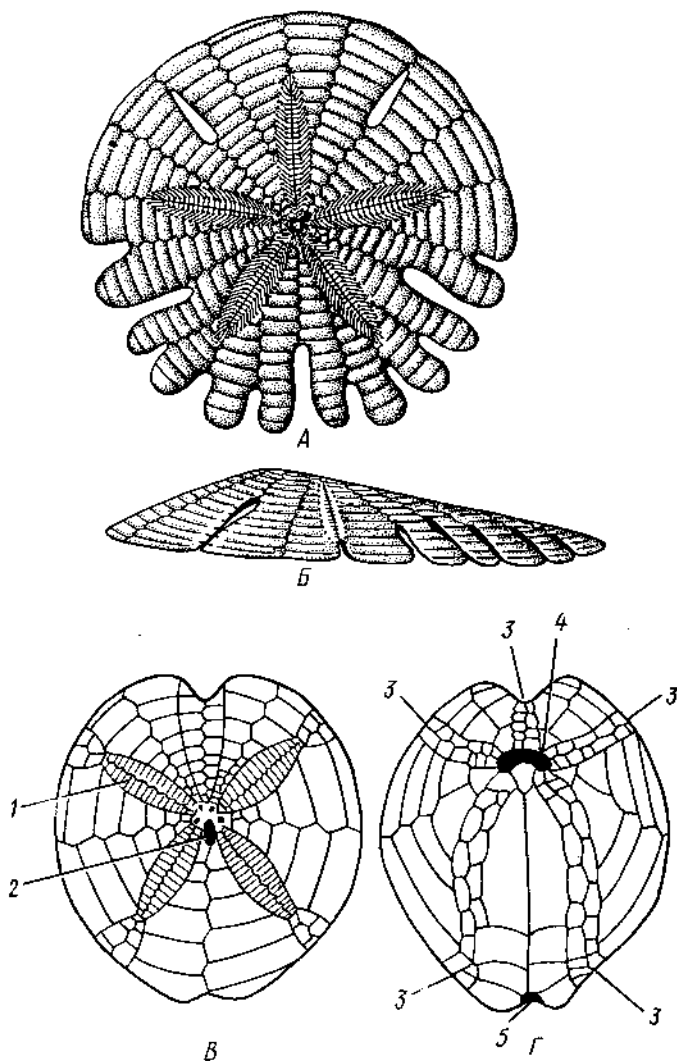


Рис. 533. Неправильные морские ежи (иглы удалены). А — плоский морской еж *Rotula augusti* (Clupeastroidea), вид с аборальной стороны; Б — он же, вид сбоку; В — сердцевидный морской еж *Spatangus* (Spatangoidea), вид сверху; Г — он же, вид снизу (из Кестнера и Федотова):

1 — петалоиды — участки амбулакральных полосок на верхней стороне ежа, 2 — madreporовая пластинка, 3 — радиусы, 4 — рот, 5 — анус

ралловых рифах обычен *Heterocentrotus*. Грубые и толстые иглы позволяют ежу прочно удерживаться в расщелинах и противостоять прибою. В тропиках же довольно широко распространены диадемовые ежи (*Diadema*) с длинными (до 30 см) иглами. Последние слегка зазубрены на конце, очень тонки и легко обламываются. Уколы этих игл очень болезненны, так как полости их содержат ядовитые вещества.

ПОДКЛАСС II. НЕПРАВИЛЬНЫЕ ЕЖИ (IRREGULARIA)

У всех неправильных морских ежей порошица смещается из центра аборального полюса по одному из интеррадиусов на край диска или даже на его пижирную сторону; как следствие этого перехода — более или менее билатеральное строение. Интеррадиус, по которому происходит смещение, называют задним, а противоположный ему радиус — передним. Тело сильно сплющено в вертикальном направлении и имеет или дискообразную, или сердцевидную форму. Амбулакральные ножки верхней стороны не используются в качестве органов движения и функционируют

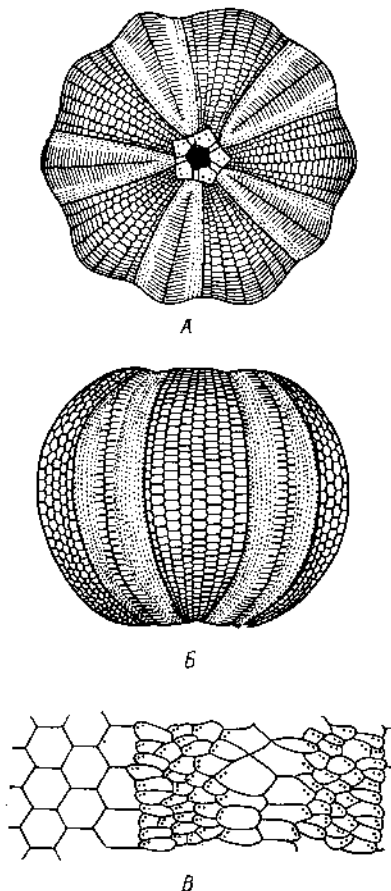


Рис. 534. Морской еж *Melonites* из группы *Palaeoechinoidea*, карбон (по Яковлеву). А — с аборального полюса; Б — сбоку; В — часть амбулакральной полосы (увеличено)

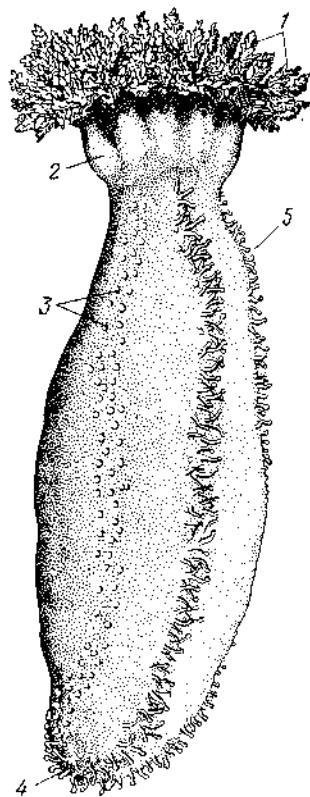


Рис. 535. Голотурия *Siscimaria*. Вид с правой стороны (по Стрелкову): 1 — шупальца, 2 — ампула шупалец, 3 — амбулакральные ножки бивума, 5 — амбулакральные ножки тривума

как жабры. Иногда билатеральность усиливается тем, что смещение порошицы по заднему иптеррадиусу сопровождается перемещением рта по переднему радиусу вперед, нередко почти до края диска. Ослабление пятилучевой симметрии выражается также и в утрате задней гонады, так что остаются всего 4 (а иногда даже 2) половые железы.

Неправильные морские ежи живут преимущественно на илистом или песчаном грунте. Представители: *Clypeaster*, *Spatangus* (рис. 533) и др.

Палеонтология морских ежей. Следует заметить, что громадно большинство видов морских ежей известно в ископаемом состоянии (число ископаемых видов кл. Echinoidea достигает 2500 против 800 современных). Правильные ежи впервые встречаются в силуре.

В фауне палеозойских морей ежи играли скромную роль; представлены главным образом древнейшими представителями Palaeoechinoidea (рис. 534). Неправильные морские ежи (подкл. Irregularia) появляются лишь в юрский период.

КЛАСС IV. ГОЛОТУРИИ (HOLOTHUROIDEA)

Голотурии, или морские кубышки, представляют класс иглокожих с сильно редуцированным скелетом и с билатеральной симметрией; последняя выражена сильнее, чем у неправильных морских ежей. Пятилучевая симметрия есть, но замаскирована билатеральным расположением многих органов. Число видов голотурий достигает 600.

Строение и физиология. Тело голотурий вытянуто по направлению от орального к аборальному полюсу и более или менее червеобразно (рис. 535; см. рис. 538). Наиболее крупные из голотурий достигают 1 м длины. Многие бурого, грязно-белого или серого цвета, но имеются и ярко окрашенные виды. Животное ползает на одной из длинных сторон, которую можно назвать брюшной. На одном конце длинной оси лежит рот, окруженный венчиком щупалец, на другом — порошица. Сравнение с другими иглокожими показывает, что главная ось тела расположена у ползающей голотурии не вертикально, а горизонтально, так что оральный полюс из нижнего становится у них передним, а аборальный из верхнего — задним. От переднего полюса к заднему тянется 5 амбулакральных полосок, вдоль каждой из них сидит двойной ряд амбулакральных пожек. Три амбулакральные полоски лежат на нижней стороне тела (тривиум), две — на верхней (бивиум). Нижняя сторона тела нередко светлее верхней.

Кроме того, пожки трех нижних амбулакральных полосок хорошо развиты и снабжены присосками, на двух верхних полосках они обычно уменьшаются в размерах и лишены присосок. У некоторых голотурий все ножки вообще исчезают, соответственно эти формы выделяются в отряд Aroda (безногие).

Рот окружен венчиком щупалец, имеющих обыкновенно в числе, кратном 5 (часто их 10). У одних голотурий (отр. Aspidochirota) они простые, короткие, с бляшками на концах, у других (отр. Dendrochirota) — длинные, ветвистые, образующие на переднем конце животного целый куст (рис. 535). В щупальца заходят выросты кольцевого амбулакрального капала, снабженные при основании щупальца длинной ампулой. Этим доказывается,

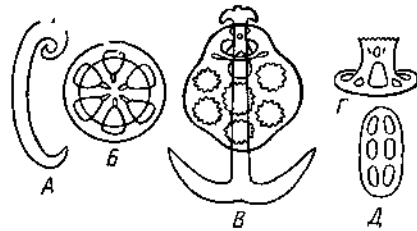


Рис. 536. Скелетные тельца голотурий (из Клауса). А и Д — *Holothuria*; Б и Г — *Chiridota*; В — *Synapta*

что щупальца представляют собой видоизмененные амбулакральные ножки, приспособившиеся к захвату пищи. Голотурии с короткими щупальцами захватывают ими ил и песок с находящимися в них органическими остатками. Древовиднощупальцевые (*Dendrochirota*) распускают в воде свои щупальца и ловят пристающих к ним мелких животных.

В противоположность морским ежам скелет развит у голотурий слабее, чем у всех прочих *Echinodermata*. Вместо сплошного панциря в подкожной соединительной ткани голотурий имеются лишь многочисленные микроскопические известковые тельца, порой очень изящной формы — в виде палочек, якорьков, продырявленных пластинок, колесиков и т. п. (рис. 536).

Вокруг глотки лежит известковое кольцо из 10 гораздо более крупных пластинок: 5 радиальных и 5 интеррадиальных. Кольцо залегает глубоко под покровами и служит отчасти местом прикрепления мышц, частью же для защиты околоротового нервного кольца.

Слабое развитие скелета компенсируется усилением мускульной системы стенок тела. У голотурий под соединительнотканым слоем покровов находится прежде всего сплошной слой кольцевых мышц, а под ним, соответственно 5 радиусам, проходит 5 мощных продольных мышечных лент (рис. 537). В передней трети тела часть волокон этих лент отделяется от стенок тела, пересекает целом в косом направлении кпереди и по краям рта вновь прикрепляется изнутри к стенкам тела. Это мускулы-ретракторы, служащие для втягивания внутрь переднего конца тела. Под мышцами залегает обширный целом, выстланный перитонеальным эпителием.

Голотурии — донные ползающие животные, иногда даже глубоко зарывающиеся в илстый грунт, но семейство *Pelagothuridae* ведет планктонный образ жизни и соответственно этому обнаруживает полное отсутствие скелета и амбулакральных ножек. Тело этих голотурий сильно укорочено и имеет вид снабженного по краю 13—14 выростами диска, который плавает ртом кверху.

Голотурии малоподвижны. Некоторые древовиднощупальцевые (*Dendrochirota*) месяцами и даже, по-видимому, годами остаются на одном месте, питаются при

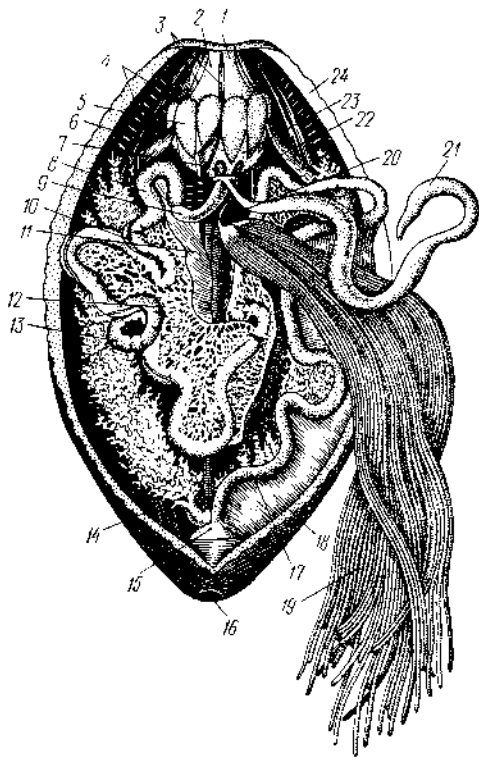


Рис. 537. Вскрытая голотурия *Cucumaria*. Разрез проведен по брюшной стороне (по Стрелкову):

1 — отверстие, куда втянуты щупальца, 2 — ввернутая внутрь стенка тела, 3 — мышцы, выдвигающие щупальца наружу, 4 — ампулы амбулакральных ножек, 5 — ампулы щупалец, 6 — продольная мышечная лента, 7 — мускул, втягивающий передний конец тела со щупальцами, 8 — зоб, 9 — лицевод, 10 — кровеносный сосуд кровеносной системы, 11 — брыжейка начального нисходящего колена кишечника, 12 — «чудесная сеть» кровеносной системы, 13 — начальное нисходящее колено кишечника, 14 — правое водное легкое, 15 — клоака, 16 — клоачное отверстие, 17 — концевой нисходящий отдел кишечника, 18 — его брыжейка, 19 — трубочки половой железы, 20 — половой проток, 21 — полиса нузурь, 22 — кольцевой канал амбулакральной системы, 23 — околоротовый скелет, 24 — стенка тела

помощи расправленных в воде щупалец. При раздражении голотурии вытягивают переднюю часть тела со щупальцами, выталкивают воду из клоаки и сжимаются в плотный комок.

Пищеварительный канал в виде длинной цилиндрической трубки (рис. 537). Он образует в целом петлю и состоит из нисходящего участка, затем из заворачивающегося спереди восходящего и, наконец, из второго нисходящего отдела, который достигает заднего полюса тела. Здесь кишечник расширяется, образуя довольно объемистую мускулистую клоаку, открывающуюся наружу клоакальным отверстием.

С клоакой у многих голотурий (*Aspidochirona*) связаны особые кювьеровы органы, имеющие защитное значение. Это от 10 до 100 тонких, не особенно длинных железистых трубочек, на одном конце слепо замкнутых, а другим концом впадающих в клоаку. При раздражении животного кювьеровы органы выбрасываются через отверстия клоаки наружу, вытягиваются во много раз, образуя липкие белые нити, которые облепляют прикоснувшийся к голотурии предмет.

Органы дыхания. С клоакой у голотурий (кроме безногих *Apoda*) связаны особые органы дыхания, водяные легкие. Это два больших тонкостенных и сильно разветвленных мешка, лежащих в полости тела направо и налево от кишечника (рис. 537). Задние концы легких сливаются и открываются в клоаку. На живых голотуриях легко наблюдать, как они через правильные интервалы то вытягивают в клоаку струю морской воды, то с силой выпрыскивают воду обратно. Вода из клоаки поступает в легкие, а кислород диффундирует через их тонкие стенки в полость тела.

Выделение. Побочную функцию водяных легких составляет выделение. Через их тонкие стенки выходят из тела амебоциты, нагруженные конечными продуктами обмена веществ. Следовательно, выделение носит у голотурий такой же диффузный характер, как и у прочих иглокожих, и специальные выделительные органы отсутствуют.

Интересные приспособления выделительного значения имеются лишь у безногих голотурий. Вдоль кишечного мезентерия перитонсальный эпителий образует у них ряд из нескольких десятков довольно крупных мерцательных воронок, слепо замкнутых у своего основания. При инъекции туши в полость тела можно наблюдать, как вороночки заполняются множеством полостных амебоцитов, нагрузившихся зернами туши. Амебоциты не выводятся через воронки, но склеиваются слизистым выделением их в так называемые «бурые тела», которые выталкиваются из воронок в полость тела. Таким образом, воронки служат главным образом как бы для концентрации накапливающихся в теле экскретов, напоминая в этом отношении «урночки» кл. *Sipunculida* (с. 287).

Амбулакральная система состоит, как всегда, из кольцевого амбулакрального канала, который лежит непосредственно позади окологлоточного известкового кольца и дает от себя пять радиальных каналов. Каналы направляются сначала вдоль глотки вперед и посылают от себя продолжения в окологлоточные щупальца, а затем поворачивают назад, проходя вдоль амбулакральных полосок. Они залегают между кольцевыми мышцами и продольными мышечными лентами.

От радиальных каналов отходят боковые веточки с ампулами к амбулакральным ножкам.

Кольцевой амбулакральный канал снабжен придатками двоякого рода: каменистым каналом и полиевыми пузырями. Каменистых каналов один или несколько. В более примитивных случаях каменистый канал открывается в спинном интеррадиусе наружу при помощи небольшой мадрепоровой пластинки. Однако у большинства голотурий канал уко-

рачивается и смотрит пористым концом в целом, не достигая поверхности тела. Полиевы пузыри занимают на амбулакральном кольце интеррадиальное положение, достигают больших размеров; пузырь один или их несколько.

Движение совершается при помощи ножек трех брюшных радиусов по тому же способу, как у звезд.

У безногих (*Apoda*) имеется лишь амбулакральное кольцо с канальцами околоротовых щупалец; радиальные каналы и ножки отсутствуют. Двигаются безногие голотурии при помощи сокращения мышечных волокон стенки тела.

Нервная система погружена под кожу, как у офиур и морских ежей. Она состоит из окологлоточного кольца, залегающего под защитой кольца известковых пластинок, и из 5 радиальных нервов. Нервы лежат в эпинеуральных каналах снаружи от радиальных амбулакральных каналов. Под этой эктонеуральной нервной системой проходят, тесно прилегая к ней, более тонкие гипонеуральные тяжи. Эндонеуральная (аборальная) система, по-видимому, отсутствует.

Органы чувств. Органами осязания служат щупальца; глаз нет. У некоторых голотурий в переднем конце тела, по бокам начальной части радиальных нервов найдено несколько, часто 10,статоцистов.

Кровеносная система голотурий развита сильно, особенно сосуды кишечника (рис. 537). Имеется околоротовое кровеносное кольцо, посылающее 5 радиальных лагун, расположенных между радиальными амбулакральными каналами и нервами. От кровеносного кольца, кроме того, отходят 2 мощных кишечных синуса: спинной и брюшной, сопровождающие кишечник на всем его протяжении. Спинной синус первого нисходящего участка кишки соединен с брюшным синусом восходящего толстой перемычкой. На протяжении восходящего колена кишечника спинной сосуд большей частью подвешен к кишке при помощи мезентерия с богатой сетью кровеносных лагун, которая называется чудесной сетью. У многих голотурий чудесная сеть густо оплетает левое легкое, так что кислород из него поступает не в полостную жидкость, а в кровь.

Перигемальная система представлена только ее радиальными каналами.

Половая система голотурий (рис. 537) резко отличается от таковой прочих иглокожих тем, что имеется лишь одна половая железа, состоящая из пучка длинных трубок, на внутренних стенках которых созревают половые клетки. Все трубки сливаются в один половой проток, открывающийся наружу в спинном интеррадиусе, вблизи переднего конца тела. Большинство голотурий раздельнополы, часть *Apoda* — гермафродиты, и в половых трубках таких форм возникают рядом как яйца, так и живчики. При сильных раздражениях многие голотурии способны к весьма любопытной автотомии. В стенке клоаки происходит разрыв, и через него животным выбрасывается или только кишечник и левое легкое, или также правое легкое и гонады, т. е. все внутренности. Такое животное, произведшее над собой ампутацию, не погибает, но через короткий срок (иногда для этого достаточно 9 дней) регенерирует все утраченные им части. Безногие голотурии просто отшнуровывают заднюю половину тела, причем каждая из них регенерирует недостающую часть.

Классификация. Класс *Holothuroidea* делится на 5 отрядов.

Отряд 1. Древовиднощупальцевые (*Dendrochirota*) — формы с длинными, древовидно разветвленными, способными втягиваться щупальцами. Типичный представитель — род *Sisimaria* — морские огурцы — крупные (до 50 см) обитатели океанических прибрежий (например, *S. frondosa* из Баренцева моря). Многие из них — объекты промысла.

Отряд 2. Щитовиднощупальцевые (*Aspidochirota*) включают формы с неразветвленными, короткими, неспособными втягиваться щупальцами. К отряду относятся в первую очередь настоящие голотурии — род *Holothuria* — крупные (до 50 см) формы — обитатели прибрежий тропических морей, промысляемые местными жителями. Наиболее важны в промышленном отношении лишенные скелетных элементов в стенке тела виды рода *Stichopus* (например, дальневосточный трепанг — *S. japonicus*, до 20 см длиной с мягкими спинными папиллами). Такие крупные голотурии в Китае и Японии употребляются в пищу. На побережье Тихого океана и на его островах развит значительный промысел «трепанга», как называют приготовленных впрок голотурий. Для этого животных собирают, извлекают все внутренности, варят и тщательно высушивают на солнце, после чего голотурии идут в продажу. Промысел голотурий имеет некоторое значение и у нас на Дальнем Востоке.

Отряд 3. Боконогие (*Elasipoda*) — формы с плоской брюшной стороной и крупными амбулакральными ножками на боках тела. Основной интерес представляют глубоководные обитатели океанических желобов — мелкие, 2—5 см, *Elpidia* с прозрачным телом и спинными папиллами.

Отряд 4. Бочонкообразные (*Molpadonia*) представлены характерными закапывающимися в грунт голотуриями с хвостовым отростком, лишенными амбулакральных ножек (тропическая *Molpadia* и др.).

Отряд 5. Безногие (*Aroda*) — небольшой отряд безногих голотурий; отсутствие амбулакральных ножек делает их похожими на червей. Такова, например, *Synapta* (рис. 538), встречающаяся в Средиземном и Черном морях, *Chiridota* из Баренцева и Белого морей и др.

КЛАСС V. ОФИОЦИСТИИ (ORHIOCISTIA)

Небольшой по количеству видов ископаемый класс *OrhIOCistia* интересен тем, что соединяет ряд характерных признаков молодых офиур, морских звезд и морских ежей.

Тело офиоцистий дисковидно, сплошь покрыто скелетными пластинками, без рук. Интересной особенностью офиоцистий было развитие нескольких пар очень крупных амбулакральных ножек, расположенных в каждом радиусе (рис. 539). Ножки часто имели правильный наружный скелет и служили для движения. Ротовое отверстие, лежащее в центре оральной стороны, было снабжено подвижным ротовым скелетом в виде пятилучевой пирамидки. Заднепроходное отверстие расположено аборально и прикрито клапанной пирамидой. Мадреporовая пластинка, сходная с таковой морских звезд, помещалась в одном из интеррадиусов. Офиоцистии ползали на оральной стороне

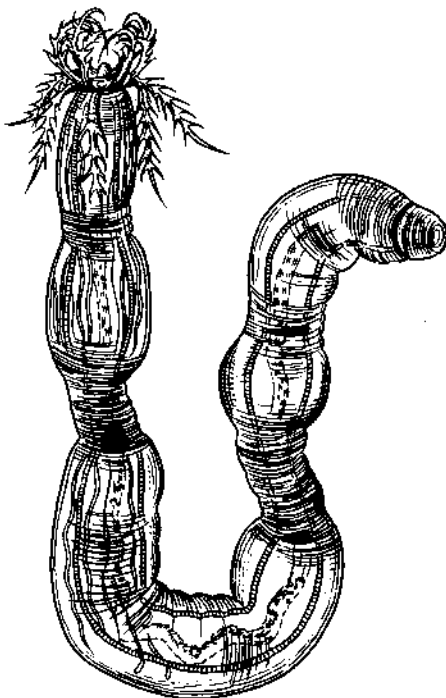


Рис. 538. Голотурия *Synapta inherens* (по Катрфажу)

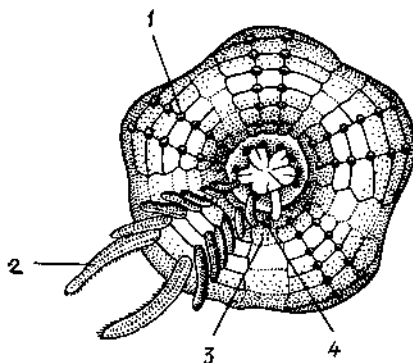


Рис. 539. Офиоцистия *Eucladia jonstoni*, вид сбоку (по Федотову):

1 — отверстия для амбулакральных ножек, 2 — амбулакральные ножки, 3 — половые поры (?), 4 — madreporовая пластинка

тела подобно звездам, офиурам и ежам. Известны из силура и девона. Представители: *Eucladia*, *Volchovia* и др.

ПОДТИП ПЕЛЬМАТОЗОН (PELMATOZOA)

Иглокожные, прикрепляющиеся стебельком или нижней (аборальной) стороной тела к субстрату, реже во взрослом состоянии ведущие свободный образ жизни. Тело мешковидное, шаровидное или в форме чашечки, покрытое скелетными пластинками. Рот и анальное отверстие лежат на стороне, обращенной прочь от дна (на оральной стороне). На этой же стороне тела открываются амбулакральная и половая системы. Амбулакральная система, вероятно, служит для дыхания. Пища собирается в рот по амбулакральным бороздкам.

КЛАСС I. МОРСКИЕ ЛИЛИИ (CRINOIDEA)

Морские лилии, наиболее древние среди современных иглокожих, ведут сидячий образ жизни или в течение всего существования, или в известный период онтогенетического развития. В настоящее время класс Crinoidea можно считать вымирающим, но в палеозойскую и мезозойскую эры лилии играли видную роль в морской фауне. Crinoidea — высший класс среди Pelmatozoa.

Строение и физиология. Морские лилии прикрепляются ко дну аборальной стороной, из центра которой отходит длинный стебелек (рис. 540); однако у некоторых современных лилий стебелек отсутствует (рис. 541), кроме самой верхней его части, которая входит в состав аборального скелета тела. Тело морской лилии имеет вид чашечки, от которой отходят 5 рук. Руки при самом основании раздваиваются, так что кажется, будто их десять. У некоторых морских лилий руки могут и далее дихотомически разветвляться.

Стебелек состоит из ряда известковых члеников, подвижно соединенных друг с другом при помощи мышц. Некоторые из члеников стебелька снабжены подвижными членистыми отростками, усиками. Усики самых нижних члеников нередко служат для прикрепления животного в виде корней (рис. 540). У бесстебельчатых морских лилий на аборальном полюсе имеется центральная пластинка, несущая многочисленные усики (рис. 541), ими лилия цепляется за грунт.

Чашечка приблизительно коническая, причем вершина конуса переходит в стебелек, а основание обращено кверху. Аборальная сторона чашечки закрыта центральной пластинкой и 2—3 венчиками правильно расположенных пластинок, часть которых занимает радиальное, часть — интеррадиальное положение; каждый венчик образован 5 пластинками.

К верхним, радиальным пластинкам чашечки прилегают первые из так называемых брахиальных пластинок, т. е. пластинки рук. Каждая рука содержит на аборальной стороне ряд таких массивных брахиальных пластинок, составляющих скелетную ось; пластинки подвижно соединены при помощи мышц, вследствие чего руки могут изгибаться. Обрамляя с боков каждую ветвь руки, на ней сидят 2 ряда побочных веточек, или пиннул. По верхней, оральной стороне луча и всех его разветвлений, вплоть до пиннул включительно, проходит соответственным образом ветвящаяся амбулакральная бороздка, усаженная рядом амбулакральных щупалец.

Пищеварительная система. В центре оральной стороны чашечки помещается рот (рис. 542). Отходящий от него пищевод ведет в кишку, которая описывает широкую петлю, заворачивает кверху и идет к поро-

пище, лежащей в одном из интеррадиусов на оральной стороне чашечки (рис. 543). В кишку впадает несколько простых или разветвленных железистых придатков, называемых печеночными. Пищей лилиям служат мелкие планктонные организмы и небольшие частицы детрита.

Амбулакральная система состоит из околоротового кольца и 5 радиальных каналов, вставящихся соответственно ветвлению лучей. От каналов и их ветвей берут начало побочные каналы, входящие в 2 ряда амбулакральных щупалец, расположенных на оральной стороне лучей и пиннул. Щупальца лишены присосок и служат для осязания и дыхания.

С околоротовым кольцевым каналом связаны много (или пять) тонких каменистых канальцев, свсшивающихся в полость тела и открывающихся в нсе отверстием на свободном конце. Кроме того, поверхность чашечки пронизана сотнями так называемых водяных пор (см. рис. 542), сообщающих целом с окружающей животное водой. Совокупность пор до известной степени отвечает мадрепоровой пластинке других иглокожих.

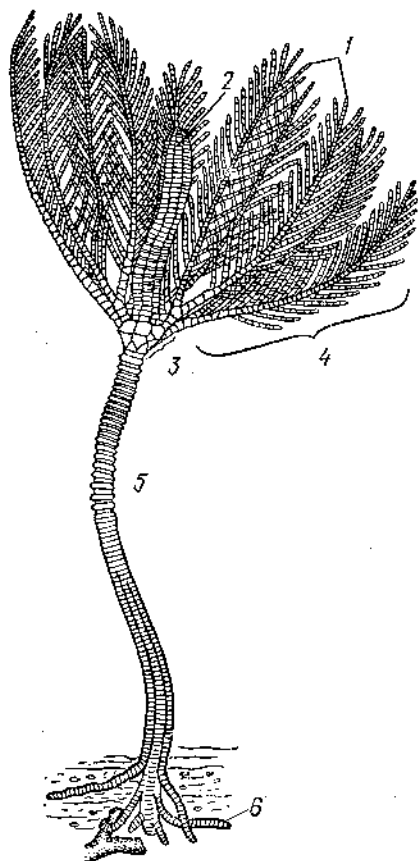


Рис. 540. Ископаемая примитивная морская лилия *Bothriocrinus decastylus*. Реконструкция (по Безеру):

1 — пиннулы, 2 — анальный конус, 3 — чашечка, 4 — руки, 5 — стебель, 6 — корневые усики

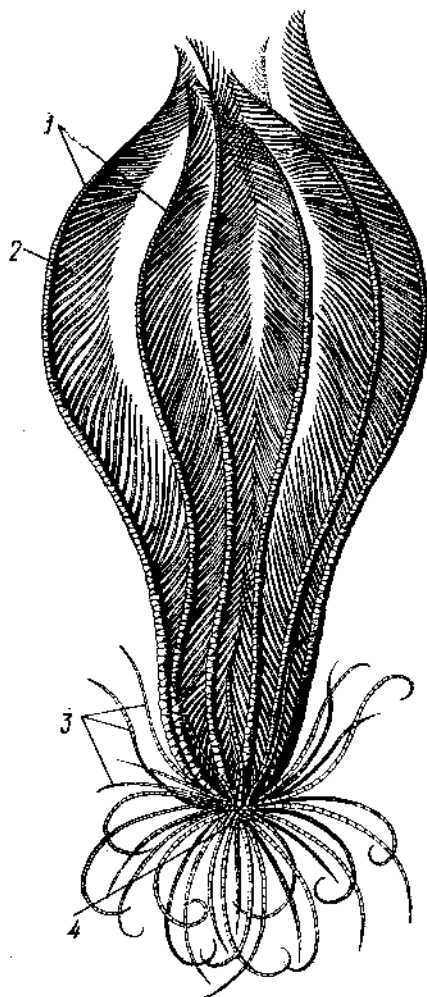


Рис. 541. Бесстебельчатая морская лилия *Heliometra glacialis* (по Стрелкову):

1 — руки, 2 — пиннулы, 3 — усики, 4 — чашечка

Нервная система состоит из трех обособленных частей — оральной (эктоневральной), гипоневральной и аборальной (эндоневральной). От околоротового эктоневрального кольца отходят 5 радиальных нервов, тянущихся в наружном эпителии дна амбулакральных бороздок до конца рук и их разветвлений. Залегание этой системы в наружном эпителии есть признак примитивности кл. Crinoidea. Гипоневральная система так-

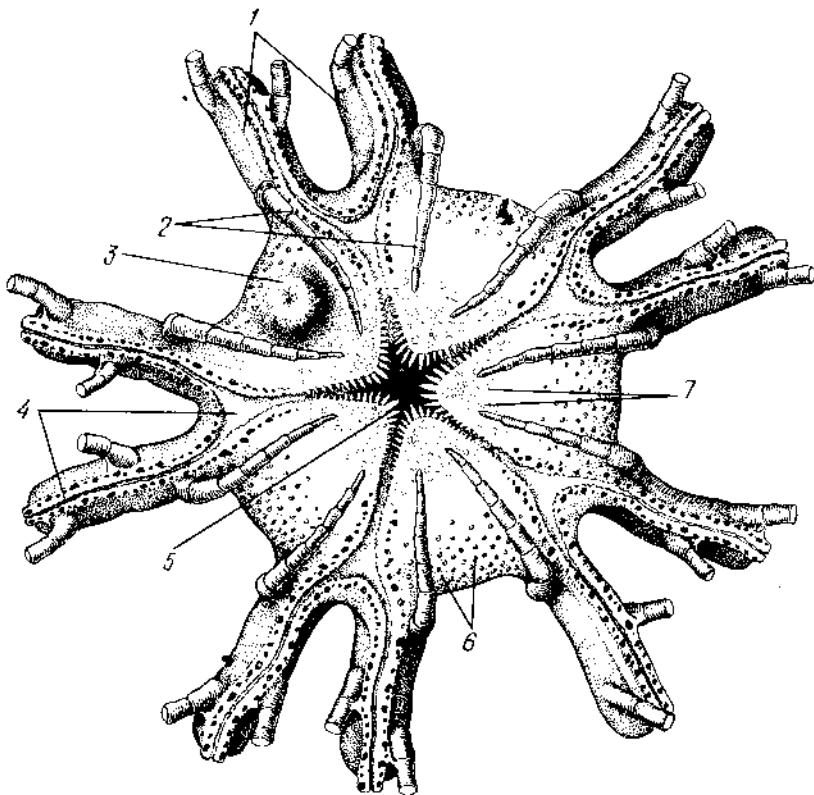


Рис. 542. Оральная сторона морской лилии *Heliometra glacialis* (по Стрелкову):

1 — руки, 2 — первая пара пиннул, 3 — анальный бугорок, 4 — амбулакральные бороздки, 5 — рот, окаймленный папиллами, 6 — водяные поры, 7 — рудиментарные пластинки орального скелета

же представлена околоротовым кольцом и 5 парными нервными тяжами в руках (рис. 543). Аборальная система развита очень сильно и состоит из аборальной нервной массы, залегающей внутри особого пятикамерного синуса, расположенного в верхней пластинке стебелька. От нее идут 5 радиальных нервов, пронизывающих брахиальные пластинки рук и дающих ответвления в пиннулы. Специализированных органов чувств у морских лилий нет.

Особые дыхательная и выделительная системы отсутствуют.

Кровеносная система морских лилий состоит из околоротового кольца, представляющего сплетение кровеносных лакун. Оно называется губчатым органом и, возможно, выполняет роль лимфатической железы. От кольца отходят радиальные лакулы пологого тяжа рук и пиннул (см. ниже). В стенках кишечника и чашечки также развиты кровеносные лакуны.

Перигемальная система развита очень слабо и представлена кольцом (иногда может отсутствовать) и 5 радиальными каналами в руках. Целом сильно редуцирован вследствие того, что он частично зарастает рыхлой тканью (целенхимой). Совершенно обособленный отдел целома представляет собой пятикамерный синус. Это выстланная перитонеальным эпителием полость, залегающая внутри центральной пластинки, лежащей на аборальном полюсе чашечки, и поделенная радиальными перегородками на 5 участков (рис. 543).

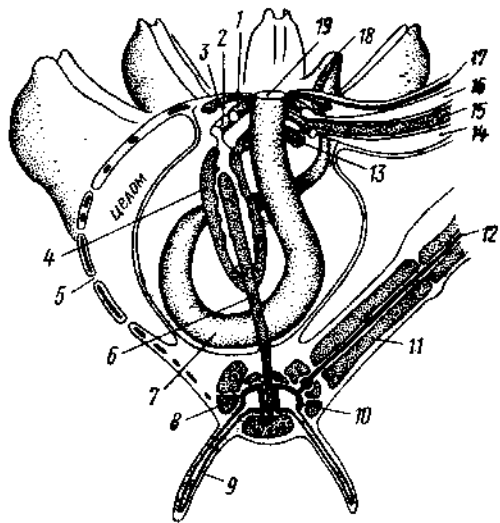


Рис. 543. Общая анатомия морской лилии (из Никольса):

1 — околоротовое кольцо амбулакальной системы, 2 — околоротовое кольцо кровеносной системы, 3 — гипоневральное кольцо, 4 — осевой синус, 5 — водяная пора, 6 — осевой орган, 7 — кишечник, 8 — скелет чашечки, 9 — усик, 10 — аборальная нервная система в пятикамерном синусе, 11 — скелет руки, 12 — аборальный нервный тяж, 13 — перигемальное кольцо, 14 — кровеносный сосуд в руке, 15 — перигемальный сосуд в руке, 16 — амбулакальный сосуд в руке, 17 — гипоневральный тяж в руке, 18 — анальный конус, 19 — рот

Палеонтология и систематика. Остатки представителей класса Crinoidea начинают встречаться с кембрия, причем некоторые отряды их из многих ископаемых ограничены отложениями палеозойской эры. Отложения мезозойской эры тоже содержат богатую фауну морских лилий. Ископаемые формы встречались, по-видимому, на различных глубинах и нередко достигали крупных размеров — со стебельком до 2 м длины.

Известно более 300 ископаемых родов. Начиная с юрского периода морские лилии обнаруживают тенденцию отрываться от стебелька, и в современной фауне, относящейся к отряду Articulata (членистые лилии), имеется всего 70 стебельчатых и около 600 бесстебельчатых лилий. Общее число видов класса Crinoidea (вместе с ископаемыми) — несколько тысяч. Из стебельчатых морских лилий в настоящее время сохранилось всего около десятка родов, причем большинство встречается лишь на больших глубинах. Одна небольшая форма, *Rhizocrinus lafotensis*, попадает в глубоких фиордах Норвегии.

Кроме того, насчитывается свыше десятка богатых видами родов бесстебельчатых лилий, среди которых наиболее распространена *Heliometra* (Средиземное море, Атлантический и Тихий океаны). У таких форм

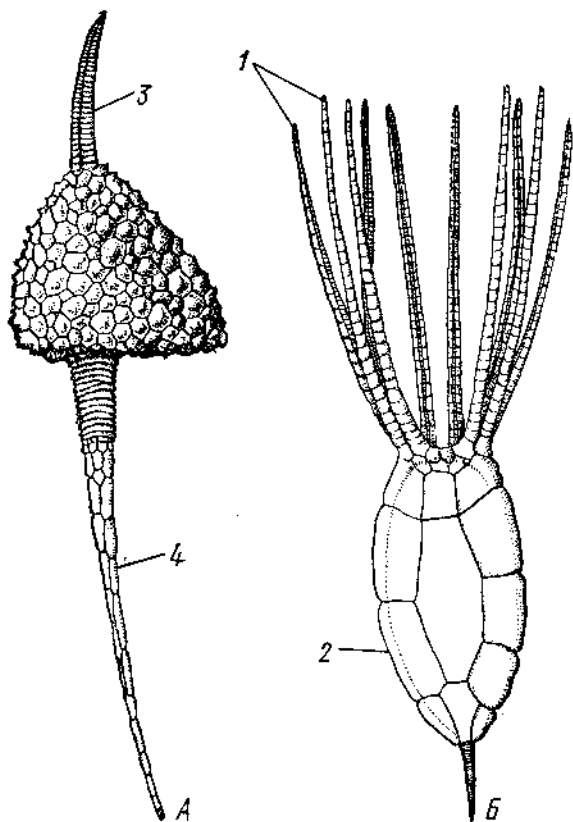


Рис. 544. Carpoidea. А — *Heckericystis* (ордовик);
 Б — *Rhipidocystis* (ордовик):
 1 — руки, 2 — чашечка, 3 — анальный конус, 4 — стебелек

(см. рис. 541) в молодости имеются стебельки, но затем он обламывается у вершины, так что последний членик стебелька со своим венчиком усиков остается при чашечке и образует ее замыкающую центральную пластинку аборального полюса. *Heliometra* держится на грунте усиками центральной пластинки, т. е. сохраняет положение своих стебельчатых предков.

КЛАСС II. КАРПОИДЕИ (CARPOIDEA)

Самая древняя вымершая группа прикрепленных или просто лежащих на субстрате иглокожих с еще не выработавшейся пятилучевой симметрией: тело более или менее билатерально, покрыто пластинками. Имелся небольшой полый стебелек. Известны лишь из самых древних отложений кембрия, силура и нижнего девона.

Представители: *Dendrocystides*, *Rhipidocystis* (рис. 544) и др.

КЛАСС III. ЭДРИОАСТЕРОИДЕИ (EDRIOASTEROIDEA)

Вымершие, лишённые стебелька, прикрепляющиеся к субстрату или свободноподвижные пельматозои. Форма тела дисковидная или более или менее шарообразная. Многочисленные пластинки покрывали все тело. На оральной стороне располагались: в центре рот, эксцентрично анус, а также мадрспорное отверстие. От рта по телу животного проходили 5 прямых или изогнутых радиальных амбулакральных бороздок, расположенных между двумя рядами пластинок. Между пластинками каждого ряда имелись отверстия для амбулакральных ножек. По-видимому, амбулакральная система представителей кл. Edrioasteroidea состояла из пяти радиальных каналов и соединяющего их околоротового кольца. Амбулакральные бороздки были покрыты парными кроющими пластинками (рис. 545). Возможно, что некоторые формы могли передвигаться при помощи амбулакральных ножек. Класс Edrioasteroidea очень интересен в филогенетическом отношении, так как это единственная группа среди подтипа Pelmatozoa, у которого амбулакральная система близка к таковой подтипа Eleutherozoa. С другой стороны, низшие представители класса Edrioasteroidea еще очень близки к классу Cystoidea.

Эдриоастероидси известны с кембрия до нижнего карбона.

Представители: *Cytaster*, *Edrioaster* и др.

КЛАСС IV. ШАРОВИКИ (CYSTOIDEA)

Шаровики жили исключительно в палеозое, преимущественно в силуре, и относятся к древнейшим иглокожим. Мешковидное или шаровидное тело их прикреплялось к субстрату при помощи зачаточного стебелька (рис. 546). На противоположном (оральном) полюсе различимы 4 отверстия: ротовое, амбулакральное, половое и анальное (рис. 546). Тело покрыто многочисленными неправильными пластинками. Шаровики — иглокожие с асимметричным строением или неустановившейся 5-лучевой симметрией. Обычно были развиты амбулакральные желобки, расходящиеся от рта по поверхности тела радиально и продолжающиеся над телом кожные выросты — брахиоли. Желобки, вероятно, служили для собирания пищевых частиц из толщи воды. Размеры шаровиков варьировали от величины лесного ореха до величины яблока.

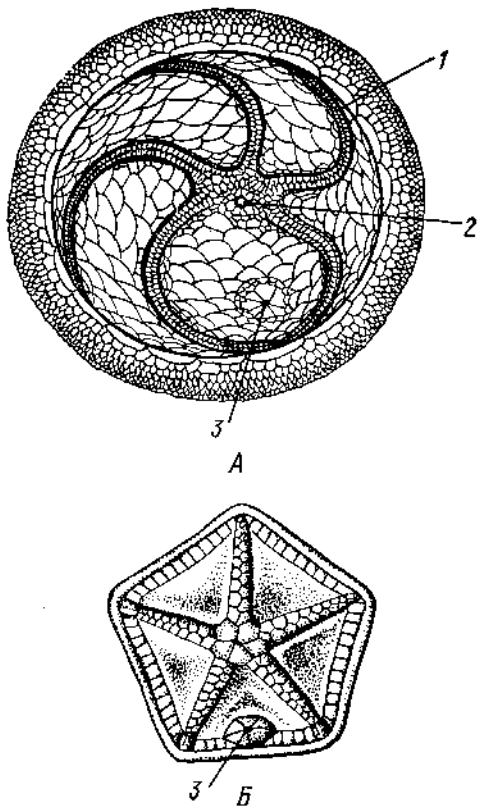


Рис. 545. Edrioasteroidea. А — *Lepidodiscus* (девон); Б — *Cyathocystis* (ордовик): 1 — амбулакральные пластинки, 2 — madreporовая пластинка, 3 — анальная пирамида

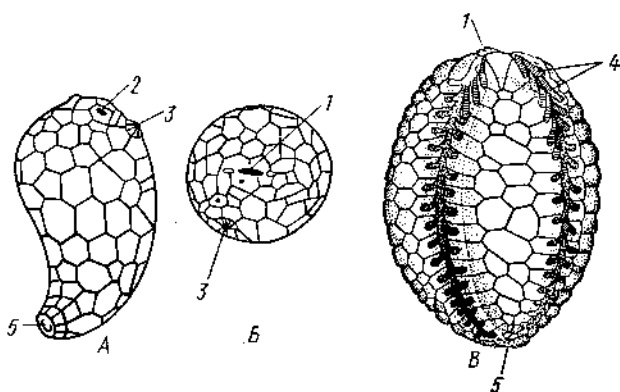


Рис. 546. Cystoidea. А — *Aristocystis* (силур), вид сбоку; Б — то же, с орального полюса; В — *Proteroblastus* (силур) (по Иекелю):

1 — рот, 2 — половая пора, 3 — анальный конус, 4 — амбулакральная борозда с брахиолими, 5 — место прикрепления к субстрату

Представители: *Aristocystis bohemicus* (рис. 546) из нижнего силура Чехии, *Sphaeronis globulus* (нижний силур), *Proteroblastus* (рис. 546) (нижний силур), *Echinospaerites aurantium*, часто попадающийся в силурийских отложениях, и др.

КЛАСС V. МОРСКИЕ БУТОНЫ (BLASTOIDEA)

Палеозойские, стебельчатые или, значительно реже, лишенные стебелька *Pelmatozoa* с чашевидным телом, покрытым немногочисленными правильными пластинками. В центре оральной стороны лежал рот, от которого по телу шли 5 амбулакральных бороздок, прикрытых мелкими подвижными пластинками. По бокам бороздок располагалось большое количество членистых рук (рис. 547). Морские бутоны появились в нижнем силуре и вымерли в перми. Представители: *Blastocrinus*, *Pentremites*, *Codaster*, *Orophocrinus* и др.

Эмбриональное развитие *Echinodermata*

Развитие иглокожих на начальных стадиях идет более или менее

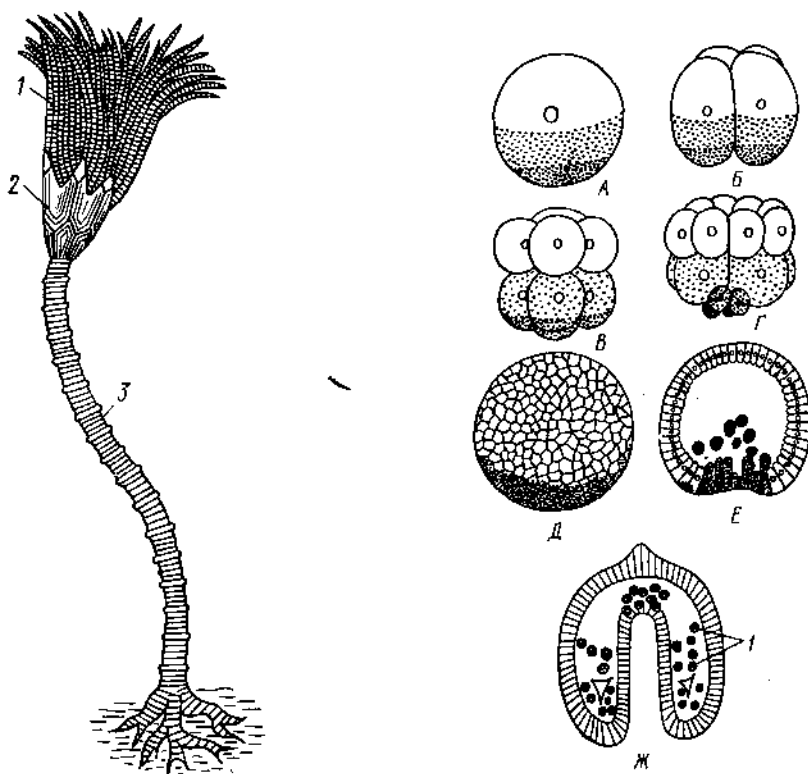


Рис. 547. Blastoidea. *Orophocrinus* (карбон) (из Безера):
1 — руки, 2 — чашечка с пластинками, 3 — стебель

Рис. 548. Дробление яйца морского ежа *Strongylocentrotus* (по Давыдову).
А — яйцо до начала дробления; Б — стадия четырех бластомеров; В — стадия восьми бластомеров; Г — стадия шестнадцати бластомеров; Д — бластула; Е — полярная иммиграция мезенхимы; Ж — гастрюла;
1 — мезенхима

сходно у различных классов и всегда характеризуется сложным метаморфозом с билатеральной личиночной стадией.

Дробление яйца (рис. 548) полное, радиального типа, чаще равномерное, но у морских ежей неравномерное, что связано с рано проявляющейся детерминацией. В данном случае уже на стадии 16 клеток можно различить 8 blastomerov средней величины, дающих впоследствии эктодерму животного, 4 крупных энтодермальных blastomera и 4 маленькие клетки, дающие мезенхиму, т. е. соединительную ткань развивающейся личинки.

Дробление у всех иглокожих приводит к образованию покрытой жгутиками типичной бластулы. На нижнем полюсе последней образуется глубокое впячивание — зачаток энтодермальной средней кишки, и бластула превращается в гастралу. Бластопор лежит на заднем конце личинки. Третий пласт — мезодерма — формируется из двух зачатков. Во-первых, производные мелких клеток уже

в самом начале образования гастрального впячивания отделяются от прочих клеток, уходят в бластоцель и дают там рыхлое скопление клеток личиночной мезенхимы. Основная же часть мезодермы взрослого животного берет начало от энтодермальной средней кишки гастралы (рис. 549). От слепого верхнего конца кишечника отшнуровывается часть в виде самостоятельного замкнутого пузырька — зачатка целома.

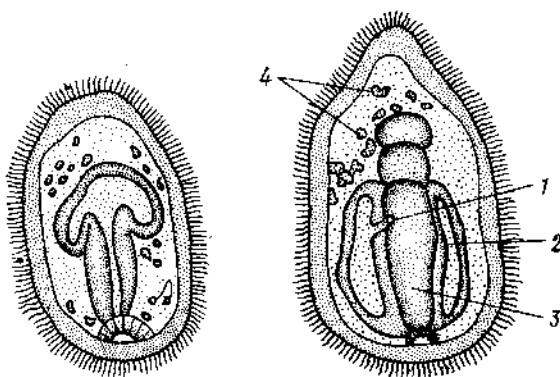


Рис. 549. Две стадии развития личинки морской звезды; энтероцельное образование целома (по Мечникову):

1 — зачаток каменистого канала, 2 — правый целомический мешок, 3 — кишечник личинки, 4 — клетки мезенхимы

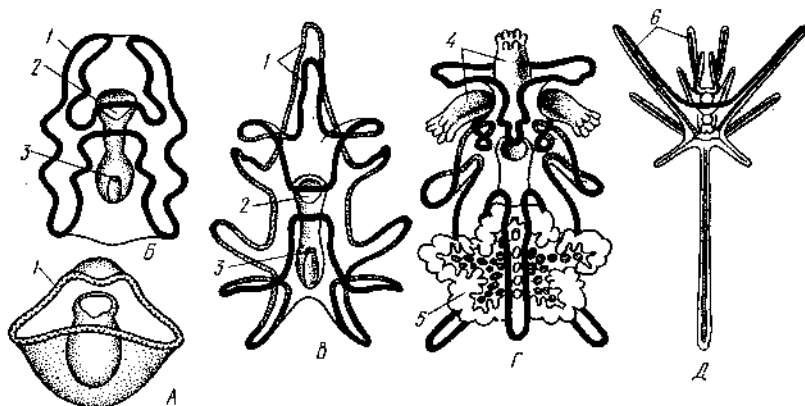


Рис. 550. Личинки иглокожих. А — диплеврула; Б — аурикулярия голотурий; В — бипиннария морской звезды; Г — брахиолярия морской звезды с формирующейся маленькой звездочкой; Д — эхиноплутеус морского ежа:

1 — ресничный шнур, 2 — рот, 3 — анус, 4 — брахиоли, 5 — маленькая звездочка, 6 — руки

Он делится затем на два целомических мешочка, которые ложатся по сторонам кишечника. Такой способ образования целома — отделение его от кишечника — называется энтероцельным. Между тем зачаток кишечника нагибается слепым передним концом в одну сторону, которая и определяется как брюшная; навстречу ему на поверхности тела гастрюлы образуется впячивание эктодермы — зачаток передней кишки. Это впячивание сливается с загигбом средней кишки. Так образуется полный кишечник. Бластопор превращается у иглокожих в порошницу (или последняя возникает на его месте), а рот образуется, как вы видели, из отдельного вторичного впячивания — признак принадлежности к группе Deuterostomia.

Далее происходит смещение порошницы на брюшную сторону, и личинка становится вполне билатерально симметричной, с выпуклой спинной и седловидно вдавленной брюшной стороной. Реснички сохраняются только на валике, окружающем рот, образуя околоротовой венчик (мерцательный шнур). Такая общая для большинства Echinodermata стадия называется диплеврулой (рис. 550, А). У разных классов диплеврула испытывает неодинаковые изменения, особенно резко проявляющиеся в видоизменении внешней формы тела и расположении околоротового мерцательного шнура.

Меньше всего изменяется форма диплеврулы у голотурий, где последняя превращается в так называемую аурикулярию. Тело аурикулярии овальное, рот лежит в глубине брюшного вдавления, сплошной, цельный мерцательный шнур огибает вдавление, образуя выросты вперед и назад и многочисленные изгибы по направлению к спинной стороне.

Точно так же один ресничный шнур у личинок морских ежей и офиур, которые столь сходны, что обозначаются общим термином плутеус (рис. 550). Мерцательный шнур у плутеуса окаймляет края 4 пар длинных рук, направленных вперед. Каждая рука имеет скелет в виде известковой иглопочки, залсгающей по ее оси. Руки увеличивают размер, а отсюда и двигательную силу одевающего их ресничного шнура, помогая личинке держаться в планктоне и не тонуть.

У личинки морских звезд, бипиннарии (рис. 550), околоротовой венчик перешнуровывается на два замыкающихся в кольца участка — преоральный и более развитой посторальный. На более поздних стадиях ресничный шнур бипиннарии образует сложные боковые загибы, на переднем конце тела вырастают три особых отростка — брахиоли, иногда не совсем точно называемые «руками», и бипиннария становится брахиолярией.

Как видно из описаний, личинки всех Echinodermata сначала вполне билатеральны. Закладка дефинитивного 5-лучевого строения начинается с образо-

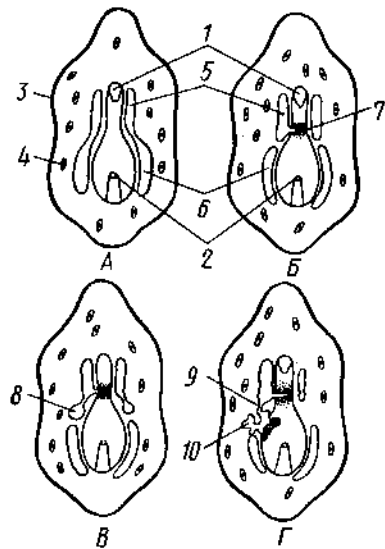


Рис. 551. Схема развития целома у личинки иглокожих: А—Г — последовательные стадии (из Догеля):

1 — рот, 2 — анус, 3 — стенка тела, 4 — клочки мезенхимы в левячной полости тела, 5, 6 — передний и задний отделы зачатков целома, 7 — поровый канал, 8 — обособление средних отделов целома путем отшнуровывания от передних, 9 — зачаток каменистого канала, 10 — превращение левого среднего целома, гидроцеля, в кольцо амбулакральной системы, правый передний и средний зачатки целома отстают в развитии и редуцируются

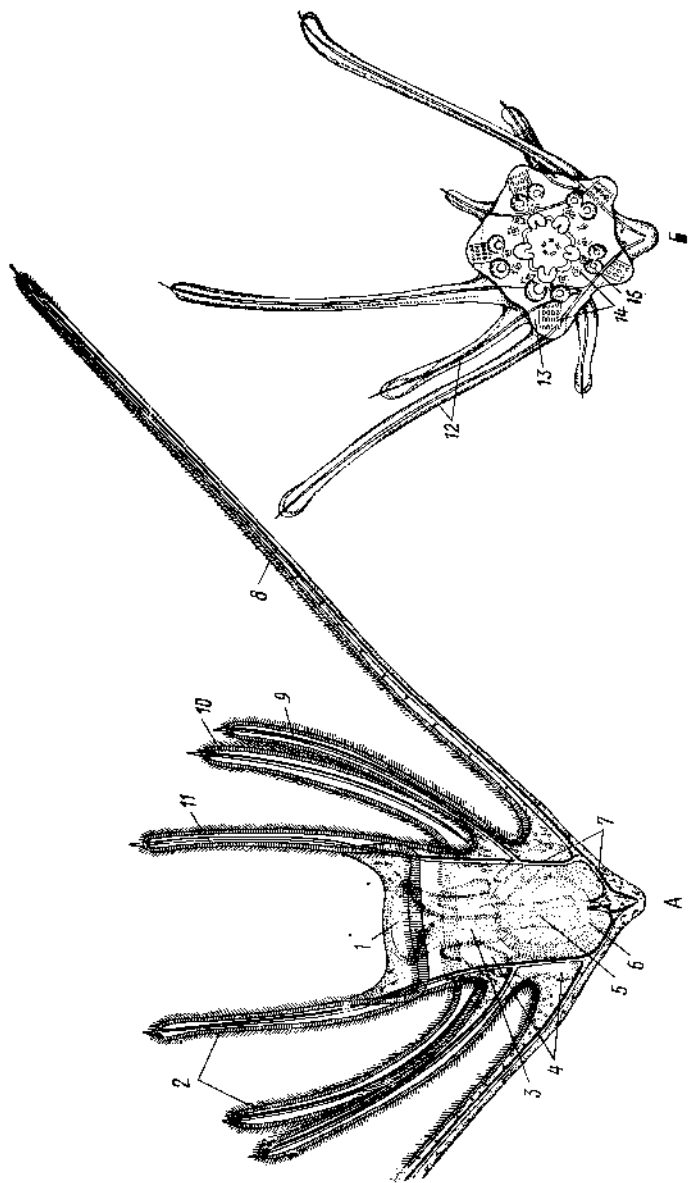


Рис. 552. Личинка и метаморфоз офнура (по Иванову). А — личинка офноплутеус со спинной стороны; Б — развитые молодой офнуры в плутеусе:
 1 — просвечивающий рот, 2 — ресниччатый шнур, 3 — передняя кишка, 4 — целомы, 5 — задняя кишка, 6 — средняя кишка, 7 — скелет, 8—11 — руки, 12 — руки личинки, 13 — тело молодой офнуры, 14 — закладывающиеся скелетные пластинки, 15 — амбулакральные щупальца

вания амбулакральной системы (рис. 551), чему предшествуют дальнейшие изменения целомических мешков. Именно каждый из них перешнуровывается в двух местах, давая справа и слева от кишечника уже три пары целомических мешков, свидетельствующих о трехсегментном (олигомерном) плане строения личинки. Оба задних (третьих) мешка преобразуются в целом взрослого животного. Первый и второй правые мешки чаще всего бывают недоразвитыми, и основные изменения, следовательно, претерпевают 2 левых передних целомических мешка, между которыми остается связь в виде капальца, превращающегося в дальнейшем в каменистый канал амбулакральной системы. При этом первый целомический мешок получает сообщение с наружной средой особым каналцем с отверстием — будущим мадрепоритом; сам же первый целомический мешок входит позже в состав осевого органа взрослого иглокожного. По мере метаморфоза средний левый целомический мешок, называемый теперь гидроцелем, т. е. зачаток всей амбулакральной системы, вытягивается и охватывает переднюю кишку личинки сначала в виде подковы с 5 слепыми выростами, а затем подкова смыкается в околоротовое кольцо; слепые выросты вытягиваются и дают начало радиальным амбулакральным каналам. Следовательно, всю амбулакральную систему можно толковать как видоизмененный целомический мешок, а каменистый канал — как целомодукт этого мешка, приобретший новую функцию.

За счет целомических мешков личинки образуется также псевдогемальная система взрослых иглокожих.

В дальнейшем метаморфоз личинки у различных классов варьирует. У голотурий извилистые выступы тела сглаживаются, ресничное кольцо распадется на 5 колец. Получающаяся бочонковидная личинка, опоясанная кольцами, словно обручами, называется куколкой. Амбулакральное кольцо ее дает 5 выпячиваний вперед, образующих первые околоротовые щупальца, и 5 выростов назад — зачатки радиальных каналов. Куколка падает на дно, теряет реснички, ложится на одну сторону и переходит к ползающему образу жизни, развивая амбулакральные ножки, и личинка целиком превращается в молодую голотурию.

У морских ежей и офиур (рис. 552) взрослое животное образуется за счет центральной области тела личинки, остальная часть которого, подобно пилидии немуртин (с. 206), не принимает участия в развитии и погибает. На левой стороне плутеуса образуется глубокое впячивание эктодермы. На самом его дне эктодерма утолщается, превращаясь в зародышевый диск будущего животного.

Гидроцель располагается под диском и дает в него 5 выпячиваний, из которых образуются первые ножки ежа. Заложившееся молодое животное выпячивается наружу, руки и скелет личинки отваливаются, и молодой еж (офиура) опускается на дно. По такому же образцу, но с некоторыми изменениями, идет развитие и морских звезд.

Развитие морских лилий (рис. 553; 554) хорошо известно лишь для бесстебельчатых

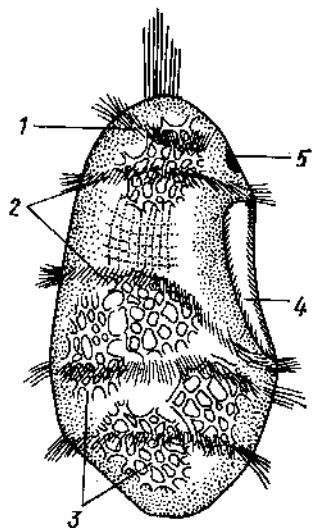


Рис. 533. Личинка морской лилии *Antedon rosacea* (из Коршельта и Гейдера):

1 — передний ресничный пояс, прерванный на брюшной стороне, 2 — сплошные ресничные пояски, 3 — скелетные пластинки, 4 — преддверие, 5 — прикрепительная ямка

форм. Из яйца выходит личинка, похожая на бочонковидную стадию голотурий (куколку), но с теменным султаном ресниц и без рта и порошицы. После периода свободноплавающей жизни она прикрепляется ко дну передним концом. Последний утончается и превращается в стебелек, тогда как свободный (бывший задний) конец личинки булавовидно надувается и принимает форму чашечки. В мезодерме стебелька и чашечки закладываются скелетные пластинки. Сидячая стадия личинки называется пентакринусовой вследствие сходства со стебельчатыми лилиями рода *Pentacrinus*.

По краям чашечки вырастают выпячивания, преобразующиеся в руки. К этому времени личинка отламывается от стебелька так, что верхний членик стебелька становится центральной пластинкой (от нее вырастают усики) на аборальной стороне чашечки. Этим метаморфоз заканчивается.

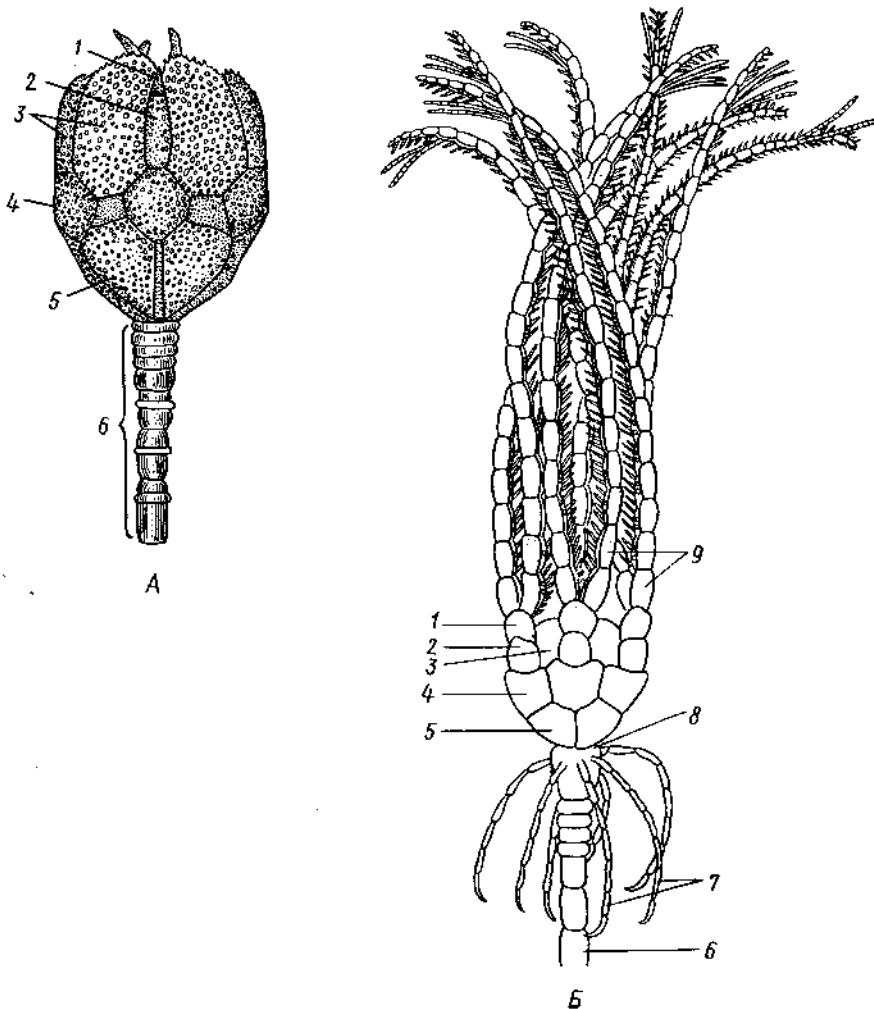


Рис. 554. Пентакринусовая личинка бесстебельчатой морской лилии *Heliogetera glacialis*. А — молодая стадия; Б — поздняя стадия (по Иванову): 1, 2 — основные членики руки, 3 — оральная пластинка, 4 — радиальная пластинка, 5 — базальная пластинка, 6 — стебелек, 7 — усики, 8 — центральная пластинка, 9 — руки с лингулами

Образование ануса на месте бластопора, вторичная закладка рта, энтероцельное происхождение мезодермы и трехсегментная личинка заставляют отнести тип Echinodermata к группе Deuterostomia. При этом строение взрослых Echinodermata настолько своеобразно, что не поддается непосредственному сравнению с организацией других беспозвоночных. Однако общая для всех иглокожих личинка дилеврула дает представление об основных чертах предка Echinodermata. Это было билатерально симметричное свободноподвижное олигомерное животное с тремя парами целомических мешков. Ротовое отверстие располагалось на брюшной стороне ближе к переднему концу, анальное — ближе к заднему концу. От этого гипотетического организма произошли не только низшие иглокожие, но, вероятно, он был общим предком всех вторичноротых. В пользу такого вывода говорят следующие факты. У представителей типов Nemichordata и Pogonophora во взрослом состоянии сохраняется древний олигомерный трехсегментный состав тела (см. рис. 557, 563). Личинки некоторых гемихордовых очень близки к дилевруле иглокожих и тоже обнаруживают расчленение целома на три сегмента (с. 565). Наконец, даже у типа Chordata, именно у ланцетника (подтип Бесчерепные — Acranialia), имеется зародышевая стадия, когда закладываются всего три первичных сегмента (сегментация взрослого животного есть результат вторичного расчленения задней пары целомов).

Появление первых иглокожих было связано с переходом их билатерального свободноподвижного предка к сидячему образу жизни, что привело к приобретению им радиальной симметрии.

О том, какие изменения организации произошли при этом, можно судить, сравнивая метаморфоз личинки у представителей разных классов иглокожих. По-видимому, прикрепление предка к субстрату произошло предротовым участком тела. Вследствие этого рот сместился на конец тела, обращенный прочь от субстрата, который стал оральным полюсом, и кишка приняла петлеобразный вид. Целомические мешки также испытали очень сильные перемещения и изменения, и в результате билатеральная симметрия заменилась асимметричным расположением органов. В коже развились защитные известковые пластинки скелета. Так, по-видимому, возникла организация, характерная для Cystoidea. Низшие Cystoidea еще тесно связаны с карпоидеями. Действительно, примитивные шаровики, например пижнесилурийский *Aristocystis*, обладали полной асимметрией. На оральном полюсе у них располагались в центре рот и в стороне от него и асимметрично — анус, половое и madreporное отверстия.

У высших представителей класса Cystoidea как приспособление сидячего животного к собиранию пищевых частиц из толщи воды вокруг рта сформировались радиальные ресничные амбулакральные бороздки. Сначала число их не было определенным, но затем, в результате естественного отбора, установился определенный, по-видимому, наиболее выгодный тип расположения 5 бороздок. У многих шаровиков эти расходящиеся от рта бороздки были единственным проявлением радиальной симметрии, остальные органы сохраняли асимметричное расположение. Позднее произошло упорядочение расположения тех скелетных пластинок, по которым проходили бороздки, и они образовали пять правильных двойных рядов. Дальнейшие эволюционные изменения заключались в постепенном включении в радиальную симметрию все новых и новых систем органов. На дне ресничных бороздок развились радиальные нер-

вы, под ними расположились амбулакральные радиальные каналы и кровеносные сосуды и т. д. В результате установилась достаточно полная пятилучевая симметрия¹. В последнюю очередь радиальное строение приобрели пищеварительная и половая системы. Среди современных иглокожих, у морских лилий, морских ежей и голотурий кишечник еще сохраняет трубчатую форму.

Вероятно, от класса Cystoidea произошли остальные классы Pelmatozoa. У класса Blastoidea закрепилась пятилучевая симметрия, и их эволюция завершилась слепо мощным развитием членистых придатков (брахиолой и даже рук). Непосредственная связь класса Cystoidea с классом Cystoidea устанавливается с трудом, однако в пользу этого говорит существование среди морских лилий безруких форм (произошла редукция рук), похожих на цистоидей, — проявляется атавизм, вторичный возврат к предковым формам.

Для понимания происхождения подтипа Eleutherozoa важное значение имеет класс Edrioasteroidea (настолько близкий к кл. Cystoidea, что поначалу их включали в этот класс), особенно его свободноподвижные предшественники, тесно примыкающие к классу Ophiocystia, в свою очередь сочетающему особенности морских звезд, офиур и морских ежей (хотя в вопросе происхождения последних ясности меньше).

Голотурии, сохранившие ряд очень примитивных особенностей (расположение мадрепоровой пластинки и полового отверстия на оральном полюсе, наличие одной половой железы, трубчатый кишечник), стоят несколько особняком от остальных классов подтипа Eleutherozoa и, вероятно, ведут свое происхождение непосредственно от класса Cystoidea.

Будучи малоподвижными животными, морские звезды, офиуры и морские ежи, несмотря на ползающий образ жизни, полностью сохранили радиальную симметрию, унаследованную от сидячих предков. Однако у части ежей (неправильные ежи — подкл. Irregularia) роющий образ жизни привел к выработке вторичной билатеральной симметрии (с. 542), которая накладывается на более древнюю — радиальную симметрию.

ТИП ГЕМИХОРДОВЫЕ (HEMICHORDATA)

Среди вторичноротых животных гемихордовые — Hemichordata занимают одну из низших ступеней развития. Известно около 100 современных видов. Все они обитают в морях, где ведут роющий или прикрепленный образ жизни; часть гемихордовых образует колонии. Среди ископаемых форм (граптолиты) были нередки свободноплавающие колонии.

Для гемихордовых характерны следующие особенности.

1. Это двусторонне-симметричные целомические животные, состоящие из трех сегментов. Соответственно тело их делится на три отдела — хоботок (называемый у части гемихордовых головным щитком), воротничок и туловище. В каждом из них имеются свои целомические мешки: непарный в хоботке (головном щитке) и по паре в воротничке и туловище. Передний и средний целомеры открываются наружу посредством целоמודуктов, задние целомические мешки замкнутые.

2. Характерная черта гемихордовых — развитие нотохорды, т. е. не-

¹ Следует иметь в виду, что в последнем случае правильность лучевой симметрии всегда нарушается эксцентрическим положением каменистого канала, осевого органа и мадрепоровой пластинки.

большого слепого выпячивания кишки, которое поддерживает основание хоботка.

3. Наличие парных метамерных жаберных щелей, через которые кишечник сообщается с внешней средой, — общая с хордовыми (тип Chordata) особенность.

4. Нервная система представлена брюшным и спинным тяжами, главная ее часть помещается на спинной стороне в воротничке.

5. Кровеносная система в основном состоит из продольных спинного и брюшного сосудов. Особое расширение спинного сосуда в основании хоботка образует центральную лакуну, к которой примыкает пульсирующий мешочек перикардия.

6. Гемихордовые раздельнополы. Половые железы развиваются в туловище.

К Hemichordata относятся два класса: кишечнодышащие (Enteropneusta) и крыложаберные (Pterobranchia). В последнее время доказано, что граптолиты (Graptolithida) — большая палеозойская группа, долгое время ошибочно причислявшаяся к Coelenterata, в действительности являются ископаемыми Pterobranchia.

КЛАСС I. КИШЕЧНОДЫШАЩИЕ (ENTEROPNEUSTA)

К кишечнодышащим принадлежит небольшое число (около 70 видов) морских свободноподвижных животных, ведущих роющий образ жизни на дне морей, обычно на небольших глубинах. Enteropneusta большей

частью обладают небольшими размерами (несколько сантиметров), хотя среди них имеются виды, достигающие 2,5 м длины.

Строение и физиология. Тело длинное, червеобразное, делится на три участка: хоботок, воротничок и туловище (рис. 555). Хоботок имеет характерную форму желудка или болсе или менее вытянут; его узкое основание, или шейка, охватывается следующим отделом тела — воротничком.

Короткий воротничок отделен легкой перетяжкой от туловища, составляющего большую часть длины всего тела. Передняя часть туловища пронезана по бокам двумя рядами узких поперечных жаберных щелей.

Все тело кишечнодышащих одето нежным однослойным мерцательным кожным эпителием

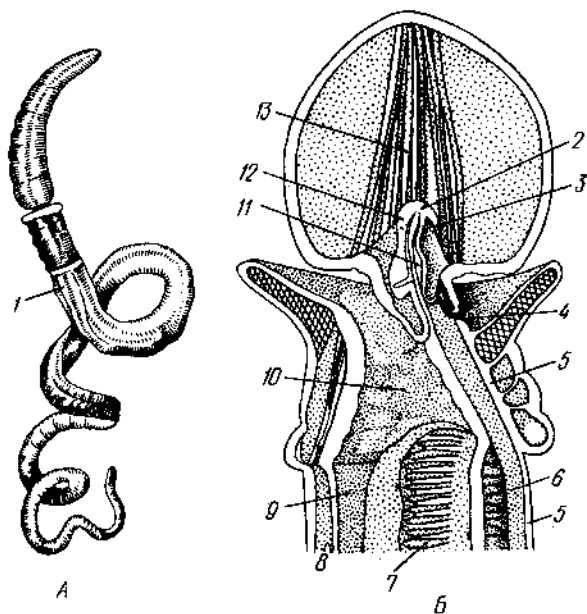


Рис. 555. Строение кишечнодышащих Enteropneusta (по Шпенгелю). А — *Saccoglossus kowalevskiy*, видно разделение тела на хоботок, воротничок и туловище; Б — продольный разрез переднего конца *Ptychodera minuta*:

1 — жаберные щели. 2 — слетение кровеносных сосудов, 3 — перикардий, 4 — хоботная пора, 5 — спинной нервный тяж, 6 — спинной сосуд, 7 — жаберная щель, 8 — брюшной сосуд, 9 — пищевод, 10 — глотка, 11 — сердечная лакуна, 12 — нотохорд, 13 — продольные мускулы хоботка

(рис. 556), клетки которого покоятся своими основаниями на тонкой бесструктурной базальной перепонке (мембране). Кнутри от мембраны располагается мускулатура, состоящая из наружного слоя кольцевых и внутреннего — продольных гладких мышечных волокон.

Пищеварительная и дыхательная системы. Рот находится на брюшной стороне тела у основания хоботка, на границе последнего с воротничком (см. рис. 555). Рот ведет в короткую глотку, лежащую на протяжении воротничка. От спинной стороны самого начала глотки отходит вперед, внутрь хоботка, слепое выпячивание кишечника, называемое нотохордом. Он имеет узкий просвет, стенки его состоят из одного слоя очень крупных вакуолизированных клеток.

Сравнение нотохорда с хордой позвоночных проводится на основании сходства их положения (над кишкой), строения (состоят из крупных вакуолизированных клеток) и развития. Оба органа развиваются из части энтодермальных клеток, составляющих спинную стенку зародышевого кишечника. Нотохорд лежит в узком основании хоботка, прилегая к его брюшной стенке.

Между эпителием брюшной стенки хоботка и нотохордом развивается местное утолщение базальной мембраны, имеющее вид пластинки с двумя выростами, охватывающими с боков начало глотки. Это образование вместе с нотохордом придает хоботку известную плотность и укрепляет его основание.

Глотка продолжается в пищевод, представляющий дыхательный отдел кишечника. Спинная и брюшная стенки пищевода сплошные, тогда как по бокам он пронизан двумя рядами жаберных щелей, сообщающих полость пищевода с внешней средой (рис. 556). Каждая жаберная щель имеет вид подковы, обращенной ветвями к спинной стороне тела, и представляет собой выпячивание стенки пищевода, подходящее к боковой стенке тела и там открывающееся наружу. Вода, заглатываемая через рот, выводится наружу через щели. В перегородках между щелями залегают кровеносные сосуды. В эти сосуды диффундирует кислород из воды, проходящей через жаберные щели. В перегородках между щелями развивается сложный скелет из вилообразных палочек, представляющих местные утолщения базальной мембраны. Этот скелет не дает стенкам щелей спадаться, что препятствовало бы прохождению воды.

За жаберным отделом следует печеночный отдел кишечника с многочисленными боковыми кармашками железистого характера. Остальная часть средней кишки имеет вид простой трубки; недалеко от заднего

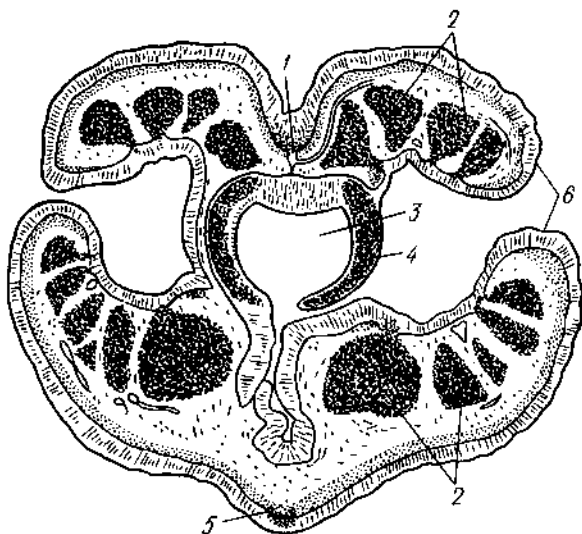


Рис. 556. Поперечный разрез через жаберный отдел тела *Stereobalanus canadensis* (Enteropneusta) (по Шпенгелю):

1 — спинной нервный тяж, 2 — гонады, 3 — кишка, 4 — жаберная дужка, 5 — брюшной нервный тяж, 6 — жаберное отверстие

конца тела средняя кишка переходит в заднюю, которая и открывается анальным отверстием.

Целом. Кишечник лежит во вторичной полости тела, разделенной на несколько участков. В воротничке и туловище 2 пары целомических мешков; мешки левой и правой сторон сходятся над и под кишечником, образуя спинно-брюшной мезентерий. Наружными стенками целомические мешки прилегают к стенке тела, внутренними — к кишечнику. Целом хоботка непарный; он довольно сильно редуцирован вследствие развития между его стенкой и мускулатурой толстого слоя соединительной ткани паренхиматозного характера.

Кровеносная система развита довольно хорошо и состоит из брюшного и спинного продольных сосудов. Спинной сосуд через воротничок проходит в хоботок и, достигая задней стенки хоботкового целома, расширяется в кровеносную лауну. Перегородка между лакуной и хоботковым целомом образует многочисленные складки (так называемый *glomerulus*), увеличивающие поверхность диффузии между обеими полостями. Это позволяет продуктам обмена веществ, скапливающимся в крови, диффундировать в целом хоботка и выводиться оттуда наружу через пору хоботка.

Кровь течет в спинном сосуде вперед и на протяжении жаберного отдела туловища частично поступает в отходящие от сосуда парные приносящие жаберные сосуды. В стенках жаберных щелей сосуды распадаются на сеть лакун, где кровь окисляется, а затем по выносящим сосудам проходит в брюшной сосуд. Большая часть крови спинного сосуда, достигнув в хоботке центральной лакуны, направляется назад по двум окологлоточным сосудам, окаймляющим глотку в воротнике и впадающим в начало брюшного сосуда. По нему кровь идет к заднему концу тела, где через сеть околокишечных сосудов возвращается в спинной сосуд.

Циркуляция крови по телу обуславливается присутствием особого пульсирующего органа — сердечного пузырька, или перикардия (рис. 555), исполняющего функции сердца, но не служащего для прохождения через него крови, подобно сердцу членистоногих и моллюсков. Это полый, замкнутый мускулистый мешок, лежащий у спинной стенки хоботка так, что центральная лакуна расположена как раз между ним и нотохордом. Мешок имеет мускульные волокна и способен с их помощью ритмически сокращаться и расширяться. При расширении сердечного мешка кровь, находящаяся в лакуне, между ним и нотохордом, выдавливается назад в окологлоточные сосуды. При сокращении мешка полость лакуны увеличивается и в нее поступает новая порция крови из спинного сосуда.

Выделительная система устроена по типу целомодуктов. В более примитивных случаях она состоит из 2 пар коротких ресничных трубок, сообщающих целом хоботка и оба целома воротничка со средой. Судя по этому, целом хоботка первоначально был парным. У громадного большинства кишечнодышащих в хоботке сохраняется только один левый целомодукт — пора, открывающаяся наружу на спинной поверхности хоботка. Воротничковые целомодукты открываются не прямо наружу, а в первую пару жаберных щелей.

Нервная система интересна тем, что кроме спинного нервного ствола имеется брюшной, но развитый значительно слабее. Брюшной ствол развит только на протяжении туловища; спинной — продолжается в воротничок и хоботок. У задней границы воротничка оба ствола соединены кольцевой комиссурой — воротничковым кольцом. Туловищные участки стволов, а также воротничковое кольцо залегают в самом эпителии, за-

нимая поверхностное положение. Напротив, спинной ствол воротничка лежит поверхностно лишь на молодых стадиях развития, позднее он впячивается сначала в виде желобка, который затем вполне отшпуровывается от кожи и дает толстостенную нервную трубку. Просвет трубки позднее местами редуцируется. Эта часть нервной системы наиболее дифференцирована, и некоторые авторы даже называют ее «спинным мозгом».

Кроме центральной нервной системы в коже рассеяно густое сплетение нервных клеток, отростки которых связаны с нервными стволами.

Органы чувств отсутствуют. В наружном эпителии кишечнодышащих обнаружено большое количество светочувствительных клеток.

Половая система устроена очень просто. Самцы внешне не отличимы от самок. Половые железы образуют свыше 30 пар овальных мешков, лежащих по бокам кишечника в средней части туловища и открывающихся наружу короткими выводными протоками на спинной стороне. Половые продукты выводятся в окружающую воду.

Развитие. Полное, равномерное, радиальное дробление приводит к образованию бластулы, а затем типичной инвагинационной гастролы. Полюс гастролы, противоположный бластопору, отвечает будущему переднему концу животного, бластопорный полюс — заднему. На месте бластопора при дальнейшем развитии возникает порошица, а рот закладывается посредством вторичного впячивания эктодермы на брюшной стороне личинки. Гастрולה вытягивается в передне-заднем направлении, и начинается обособление мезодермы. Обособление происходит так называемым энтероцельным способом, т. е. при помощи образования кишечником переднего непарного и двух пар боковых выпячиваний, которые отшпуровываются от эктодермы зародыша и превращаются в целомические мешки хоботка, воротничка и туловища (задняя, самая крупная пара боковых выпячиваний; рис. 557). У большинства кишечнодышащих имеется личинка торнария (рис. 557). За счет общего мерцательного покрова дифференцируются 2 венчика из крупных ресниц: околоротовой и околопорошицевый. Околоротовой венчик образует многочисленные извилины и загибы, вследствие чего торнария приобретает большое сходство с личинками иглокожих. На переднем полюсе торнарии образуется особое утолщение эктодермы — теменная пластинка с султаном ресниц и парой небольших глаз, позднее редуцирующихся.

При дальнейшем развитии соответственно трем сегментам личинка слегка перетягивается на три отдела. Два передних отдела растут сравнительно слабо, тогда как задний удлиняется во много раз и дает ту-

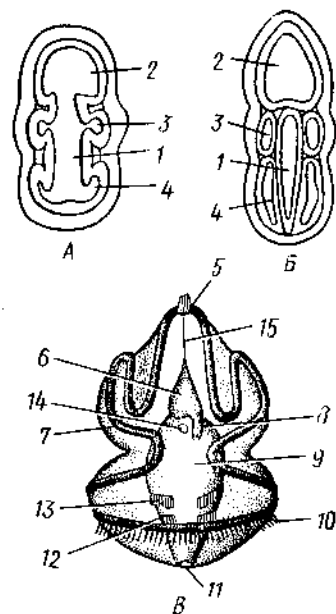


Рис. 557. Развитие Enteropneusta. А—В — энтероцельный способ образования целомов у *Balanoglossus* (по Бэтону); В — торнария — личинка *Enteropneusta* с брюшной стороны (из Мак-Брайда):

1 — кишечник, 2, 3, 4 — целомические мешки, возникающие в виде выступов кишечника и отшпуровывающиеся от него, 2 — целом хоботка, 3 — целом воротничка, 4 — целом туловища, 5 — теменная пластинка с теменным султаном, 6 — передний целом (целом хоботка), 7 — ресничный шнур, 8 — норовый канал, 9 — средняя кишка, 10 — ресничный лосок, 11 — анус, 12 — задний целом (целом туловища), 13 — средний целом (целом воротничка), 14 — рот, 15 — мускульный тяж, соединяющий теменную пластинку с нервным целомом

ловище. Постепенно, по направлению спереди назад, прорываются жаберные щели. Молодое животное, плававшее до сих пор в планктоне при помощи своих ресничек, опускается на дно и переходит к роющему образу жизни.

Экология и представители. Лишь немногие кишечнодышащие живут на поверхности грунта, большинство роет в нем ходы или делает постоянную норку, стенки которой укрепляются выделяемой животным слизью. Обычно норка имеет U-образную форму, оба конца ее открываются на поверхность грунта. У баланоглосса — *Balanoglossus clavigerus* переднее колено норки имеет несколько воронковидных входных отверстий — главный и запасные, а заднее выходное отверстие норки завалено колбасовидными экскрементами. Кишечнодышащие заглатывают грунт, а находящиеся в нем микроскопические организмы (фораминиферы, водоросли и др.) и частицы детрита перевариваются в печеночном отделе кишечника.

Обитают кишечнодышащие в теплых и холодных морях. В нашей фауне известен один вид из Белого и Баренцева морей, несколько других встречаются в дальневосточных морях. К данному классу относится несколько родов (*Balanoglossus*, *Phychodera*, *Saccoglossus*, *Stereobalanus* и др.).

Филогения кишечнодышащих. Долгое время класс *Enteropneusta* относили к червям, и только исследования А. О. Ковалевского (1867) показали, что они стоят гораздо ближе к хордовым животным.

В общем можно сказать, что в строении взрослых *Enteropneusta* сказывается родство с типом *Chordata* (жаберные щели, спинная нервная трубка, нотохорд, сердечный мешок, гомологичный соответствующему образованию у оболочников), но многие особенности развития живого напоминают иглокожих. Характер дробления, развитие порошицы на месте бластопора и вторичная закладка рта, энтероцельный способ закладки мезодермы общие для иглокожих и класса *Enteropneusta*. Кроме того, у иглокожих сходно закладываются 3 пары целомов, хотя в передней паре достигает развития лишь один левый; то же характерно и для кишечнодышащих, причем целомодукт хоботкового целома может быть приравнен каменистому каналу *Echinodermata*. Наконец, общий вид торварии настолько похож на личинок иглокожих, что до 1870 г. ее считали личинкой какой-то морской звезды.

КЛАСС II. КРЫЛОЖАБЕРНЫЕ (PTEROBRANCHIA)

Современные крыложаберные представлены тремя родами — *Atubaria*, *Cephalodiscus* и *Rhabdopleura*, насчитывающими вместе 17 видов. Все они ведут сидячий образ жизни. В громадном большинстве это мелкие колониальные формы, образующие разветвляющиеся домики или трубочки; часто имеют вид кустиков. Таким образом, колония крыложаберных напоминает мшанок, к которым их ранее и относили. Исключение представляет только род *Atubaria*; одиночные особи ее лишены трубочки и способны медленно ползать по субстрату.

Строение отдельных особей во всех главных чертах напоминает класс *Enteropneusta*, а большинство отличий хорошо объясняется сидячим образом жизни. Тело состоит, как у кишечнодышащих, из трех сегментов, образующих три отдела: головной щит, воротничок и туловище (рис. 558). В головном щите имеется непарный целом, сообщающийся у всех форм с наружной средой двумя ресничными целомодуктами. В воротничке и туловище целомы парные; имеется пара воротничковых целомодуктов. Так же, как у кишечнодышащих, в основании переднего

отдела тела вдаётся нотохорд; со спинной стороны к нему примыкает сердечный мешочек. Между последним и нотохордом находится центральная лакуна спинного кровеносного сосуда. Мешковидные половые железы лежат в туловище. От кишечнодышащих отличаются укороченной формой тела, наличием на воротничке 2—12 перистых щупалец, покрытых ресничками, подгоняющих пищу ко рту, петлевидной изогнутостью кишечника и расположением порошицы на спинной стороне тела. Кроме того, у *Rhabdopleura* нет жаберных щелей, а *Atubaria* и *Cephalodiscus* имеют всего одну пару.

Способность образовывать колонии связана с наличием бесполого размножения посредством почкования.

Особой сложности достигают колонии *Rhabdopleura* (рис. 558), обнаруживающие в деталях строения, законах роста и в совершенно своеобразном характере почкования так много общего с колониями граптоли-

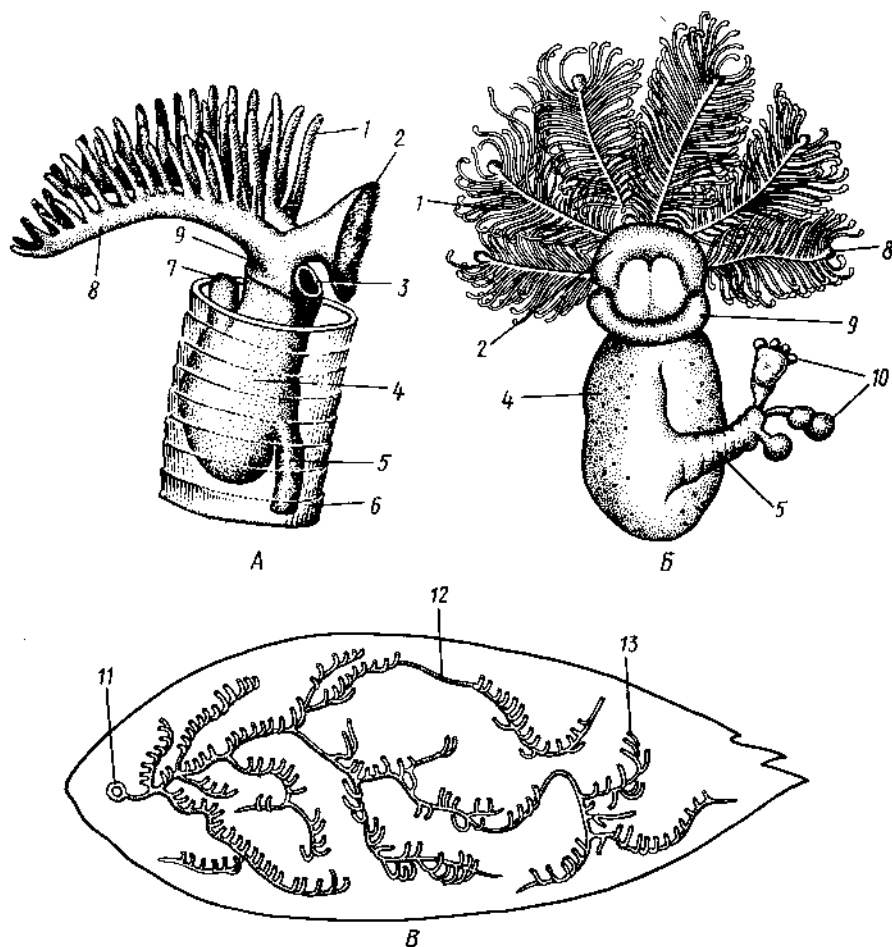


Рис. 558. Крыложаберные Pterobranchia. А — зоид *Rhabdopleura*, вид справа (по Щепотьеву); Б — *Cephalodiscus dodecalophus*, вид с брюшной стороны (по Мак-Интош); В — колония *Rhabdopleura* на поверхности раковины моллюска (по Щепотьеву):

1 — выросты щупалец, 2 — головной щиток (первый сегмент), 3 — рот, 4 — туловище, 5 — стебелек, 6 — трубка, 7 — анус, 8 — щупальце — рука, 9 — воротничок, 10 — почки на стебельке, 11 — начальная часть колонии, 12 — стolon, 13 — трубочки — ячейки отдельных зооидов

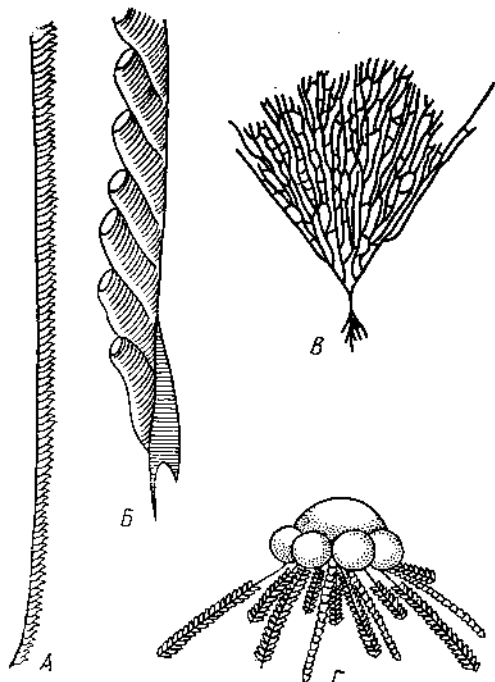


Рис. 559. Граптолиты Graptolithida. А — колония *Monograptus*; Б — она же, в увеличенном виде (по Рюдemanу); В — общий вид колонии *Dictyonema* (по Виману); Г — плавающая колония *Diplograptus* (по Рюдemanу)

тов, что всякие сомнения в принадлежности последних к классу Pterobranchia отпадают.

Граптолиты (Graptolithida) — богатая видами вымершая группа¹, обитавшая в морях с кембрия до карбона, но особенно характерная для силура. Колонии граптолитов имели вид прямых изогнутых, иногда спиральных прутьев или небольших разветвляющихся кустиков, усаженных рядами ячеек, в которых помещались отдельные особи (рис. 559). Строение последних, вероятно, было очень близко к современным Pterobranchia. Колонии граптолитов могли прикрепляться ко дну или к плавающим водорослям, но в преобладающем большинстве плавали на поверхности моря вроде некоторых сифонофор. В связи с этим на одном конце колонии развивался плавательный пузырь, наполненный газом.

ТИП ПОГОНОФОРЫ (POGONOPHORA)

Погонофоры — тип целомических животных с небольшим числом видов (около 120), ставших известными науке лишь в текущем столетии. Первый представитель *Siboglinum* был описан в 1914 г. французским зоологом Коллери, второй — *Lamellisabella* — в 1933 г. П. В. Ушаковым, однако лишь в 1937 г. шведский исследователь Йоганссон показал, что эти животные относятся к новому классу, названному им Pogonophora. Основные особенности организации и эмбрионального развития погонофор были выяснены А. В. Ивановым (1955, 1960), установившим, что погонофоры являются самостоятельным типом.

Для погонофор характерны следующие черты строения и развития:

1. Тело их состоит из четырех первичных сегментов, содержащих каждый свой отдел целома. Третий сегмент очень длинен, на его протяжении многие органы, в том числе участки целома, приобретают более или менее правильное метамерное расположение, проявляющееся в разных областях неодинаково. Четвертый сегмент отличается правильной вторичной сегментацией.

2. Кишечник полностью отсутствует, для собирания из воды пищевых частиц и для всасывания питательных веществ служат щупальца, развитые на первом сегменте.

¹ Ряд исследователей рассматривают граптолитов как самостоятельный класс (Graptolithoidea) в составе типа полухордовых, другие включают их в класс крыложаберных.

3. Нервная система состоит из головного мозга и продольного нервного ствола, лежащих на брюшной стороне тела.

4. Имеется хорошо развитая кровеносная система, снабженная спинным сердцем, возле которого расположена околосердечная сумка (перикардий).

5. Органами выделения служат целоמודукты первого сегмента.

6. Погонофоры раздельнополы. Половые железы лежат в туловищном сегменте, целоמודукты которого служат для выведения половых продуктов.

7. Во время эмбрионального развития вторичная полость тела образуется энтероцельным путем.

К типу Рогонофора относится один класс того же названия.

КЛАСС ПОГОНОФОРЫ (ROGONOPHORA)

Погонофоры — своеобразные морские животные, обитающие преимущественно на больших глубинах (3—10 тыс. м) и ведущие сидячий образ жизни. Они живут в очень длинной (от 15 см до 1,5 м), тонкой и прочной защитной трубочке, состоящей из хитина, выделяемого кожными железами животного. Верхний конец трубочки выдается над илистым дном, из него может выставляться передний конец животного, снабженный щупальцами.

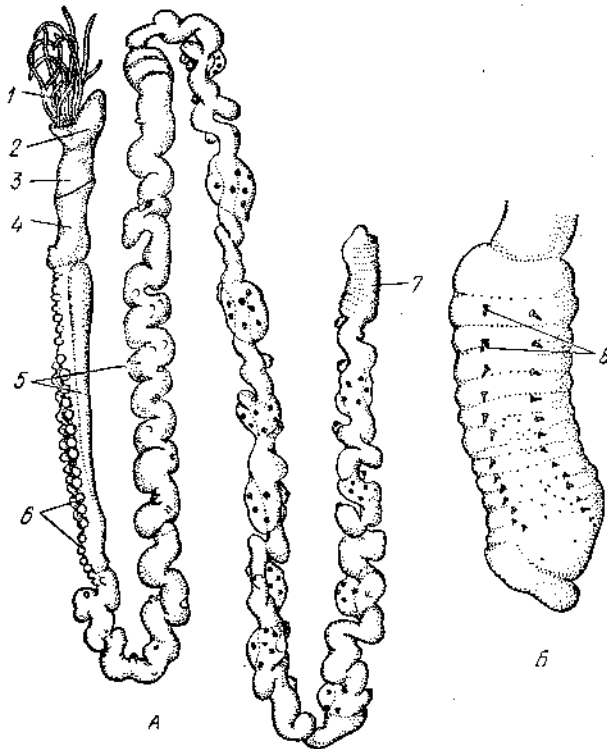


Рис. 560. Погонофора *Choanophorus indicus* (по Бубко). А — общий вид самца; Б — задний щетинконосный отдел тела:

1 — щупальца, 2 — головная лопасть, 3 — первый сегмент тела, 4 — второй сегмент тела, 5 — третий сегмент тела, 6 — палиллы, 7 — задний щетинконосный отдел тела, 8 — щетинки на заднем отделе тела

Большинство погонофор имеет длинное и очень тонкое тело, ширина которого нередко измеряется долями миллиметра. Гигантом среди погонофор можно назвать *Lamellibrachia barhami*, достигающую 0,5 м в длину при ширине тела в 6 мм.

Строение и физиология. Внешняя морфология. Очень сильно вытянутое, почти нитевидное цилиндрическое тело погонофор (рис. 560) состоит из четырех первичных сегментов (отделов): очень короткого первого, более длинного второго, чрезвычайно вытянутого третьего, или туловища, и четвертого. Первый отдел снабжен небольшой головной лопастью и венцом щупалец. Средний отдел несет два косых валика с кутикулярными киями — уздечку. На туловище имеются многочисленные хитиноидные пластинки, лежащие на небольших возвышениях — папиллах и служащие для опоры о стенку трубки, когда животное перемещается в ней. Расположение пластинок в общем беспорядочное, но в передней и задней частях туловища они более или менее метамерны. В средней части, кроме того, развиты два пояска из мелких зубчатых пластинок, позволяющих животному прочно закрепляться в трубке. Наконец, самый задний отдел тела несет крошечные щетинки; у некоторых видов щетинки располагаются беспорядочно, у других — поперечными рядами по 4—6 в каждом ряду. Эти щетинки напоминают таковые полихет; они служат для рытья в грунте (см. ниже).

Стенка тела погонофор состоит из однослойного, богатого одноклеточными железами кожного эпителия, покрытого почти сплошь кутикулой. Под ним располагается хорошо развитый кожно-мускульный мешок, состоящий из наружного тонкого слоя кольцевых мускульных волокон и внутреннего, обычно очень мощного, слоя продольных мышц. Затем следует перитонеальный эпителий, ограничивающий полость тела.

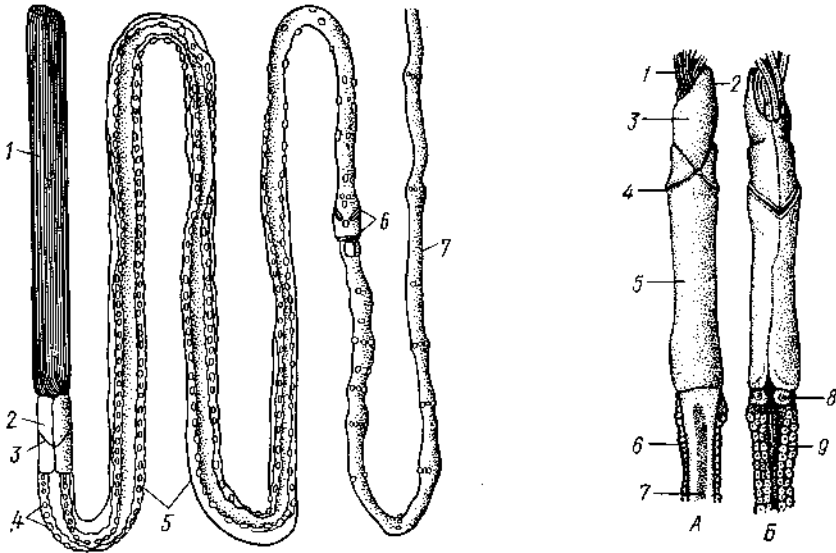
Целом. Каждый сегмент тела содержит свой участок целома: в первом сегменте лежит непарный передний целом, в двух следующих сегментах — по паре целомических мешков (см. рис. 563).

В последнем четвертом сегменте целом закладывается сначала в виде пары мешочков, которые позднее сливаются, образуя единую полость (см. рис. 564). У погонофор существует и зачаточное вторичное его расчленение. Во-первых, от общего целома в передней части туловища отходят небольшие участки, находящиеся в метамерных спинных прикрепительных папиллах. Во-вторых, в заднем щетинконосном отделе тела образуются поперечные перегородки, врастающие от стенок тела в уже существующий здесь общий целом, который разделяется благодаря этому на ряд метамерных камер.

Пищеварение. Замечательной особенностью погонофор является полное отсутствие кишечника. Функции собирания пищи, переваривания и всасывания выполняет аппарат щупалец.

Щупальца представляют очень длинные выросты первого сегмента, внутрь которых продолжают каналы его целома (рис. 560, 561). Наиболее примитивные формы (*Oligobrachia dogieli*) имеют 6—9 щупалец, расположенных на подковообразном основании (рис. 562), у других погонофор их значительно больше (от 12 до 2000). У *Siboglinum* одно, но очень длинное щупальце закручивается штопорообразно, причем так плотно, что прилегающие друг к другу обороты спирали образуют полый цилиндр. Прилегая друг к другу (иногда даже спаиваясь), щупальца ограничивают межщупальцевое пространство. Вдоль каждого щупальца расположены ряды многочисленных очень тонких выростов — пиннул, торчащих в межщупальцевое пространство и переплетающихся там в виде густой сети. Мерцанием ресничек у основания пиннул через меж-

щупальцевое пространство прогоняется вода, причем пищевые частицы (мелкие планктонные организмы и органический детрит) застревают среди пиннул. Здесь же, в межщупальцевом пространстве, происходит переваривание пищи и всасывание питательных веществ посредством пиннул. Каждая пиннула представляет одну сильно вытянувшуюся эпи-



▲ Рис. 561. *Spirobrachia beklemischevi* со спинной стороны (по А. Иванову): 1 — щупальца, 2 — первый и второй сегменты, 3 — уздечка, кутикулярные кили, 4 — прикрепительные органы, 5 — туловище (третий сегмент), 6 — пояски зубчатых щетинок, 7 — задняя часть туловища

Рис. 562. Передний конец тела *Oligobrachia dogieli* с брюшной (А) и спинной сторон (Б) (по А. Иванову):

1 — основание щупалец, 2 — головная лопасть, 3 — первый сегмент, 4 — уздечка, 5 — второй сегмент, 6 — третий сегмент (туловище), 7 — спинная ресничная полоска, 8 — мужское половое отверстие, 9 — просветляющие железы, выделяющие трубку

телиальную клетку, содержит одно ядро и длинную петлю тончайшего капиллярного сосуда. Кровь попадает в этот капилляр из приносящего сосуда щупальца, а выносится из него в выносящий щупальцевый сосуд. Таким образом, межщупальцевое пространство играет роль своеобразной «кишечной полости», пиннулы — «кишечных ворсинок», а сами погонифоры представляют совершенно исключительный пример свободноживущих животных, у которых обычное кишечное пищеварение полностью заменено наружным пищеварением.

Кровеносная система замкнутая, состоит в основном из спинного и брюшного сосудов (рис. 563). Спинной сосуд способен сокращаться и гонит кровь сзади наперед; у основания щупалец он расширяется, образуя мускулистое сердце, к которому иногда прилегает эпителиальный пузырек перикардия, напоминающий таковой гемихордовых. Приносящие сосуды щупалец берут начало от спинного сосуда, брюшной сосуд образуется слиянием выносящих щупальцевых сосудов. Кровь окрашена в красный цвет растворенным в ней гемоглобином.

Органы выделения представлены парой сильно развитых почек, открывающихся внутренними концами в передний непарный целом; они

представляют собой целомодукты 1-го сегмента (рис. 563). В отличие от гемихордовых 2-й сегмент погонофор без целомодуктов. В 3-м, туловищном, сегменте имеется своя пара целомодуктов, но здесь они играют роль половых протоков.

Нервная система очень примитивна и целиком залегает в толще кожного эпителия, напоминая нервную систему *Nemichordata*. В эпителии головной лопасти находится мозг — брюшное скопление ганглиозных клеток. От мозга назад тянется брюшной нервный тяж и берут начало нервы щупалец. На брюхе туловищного отдела имеется полоска мерцательного эпителия; возможно, это орган химического чувства.

Половая система. Погонофоры раздельнополы, половой диморфизм отсутствует. Половая система лежит в 3-м сегменте. У самок в задней половине туловища помещается пара длинных колбасовидных семенных мешков, открывающихся посредством длинных целомодуктов — семяпроводов на передней границе туловища. В семяпроводах формируются мешковидные сперматофоры, содержащие сперматозоиды и снабженные длинной нитью. У самок пара вытянутых яичников лежит в передней части туловища, а сравнительно короткие яйцоводы открываются в средней части туловища.

Развитие. Самка откладывает яйца в передний участок собственной трубки, где протекает все развитие. Яйца более или менее удлиненные, богаты желтком. Дробление яйца напоминает спиральное, детерминированное. Однако в отличие от кольчатых червей и моллюсков у погонофор целомическая мезодерма образуется не из телобластов *4d*, а за счет потомков переднего макромера *B*. В результате дробления образуется плотный зародыш. Мелкие клетки эктодермы постепенно обрастают крупные энтодермальные бластомеры, остав-

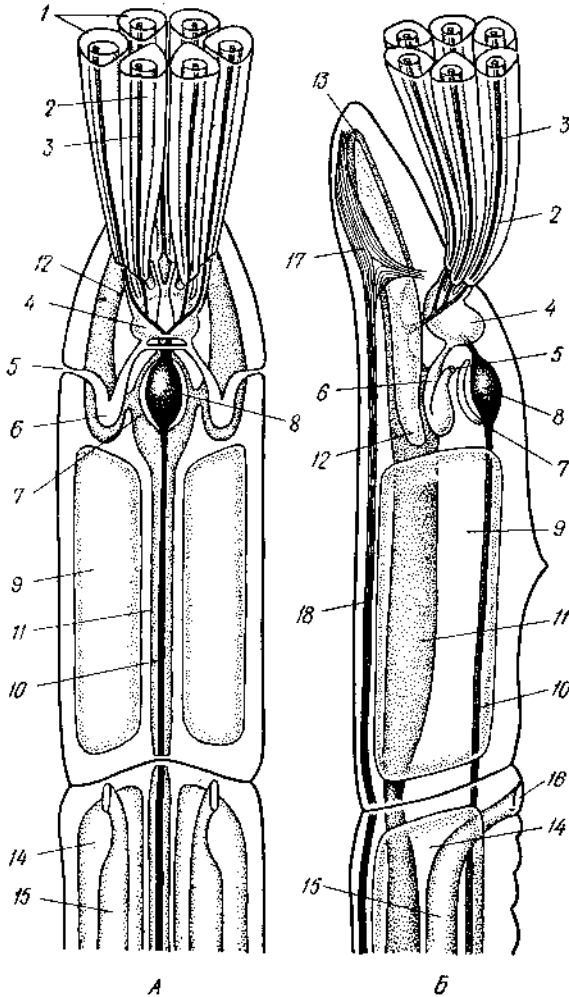


Рис. 563. Схема строения *Pogonophora* (по А. Иванову). А — передний участок тела самца со спинной стороны; Б — то же, с левой стороны:

1 — щупальца, 2 — целомический канал щупальца, 3 — приносящий и уносящий сосуды щупальца, 4 — целом первого сегмента, 5 — наружное отверстие целомодукта, 6 — целомодукт первого сегмента, 7 — перикардий, 8 — сердце, 9 — целом второго сегмента, 10 — спинной сосуд, 11 — брюшной сосуд, 12 — боковой головной сосуд, 13 — срединный головной сосуд, 14 — целом третьего сегмента, 15 — семяпровод, 16 — половое отверстие, 17 — мозг, 18 — брюшной нервный ствол

ля на будущей брюшной стороне небольшое отверстие бластопора. В зачатке энтодермы появляется полость, и он превращается в замкнутый со всех сторон первичный кишечник. От последнего спереди отделяется пара мезодермальных мешков — зачатки целома, которые быстро растут в заднем направлении. После этого тело зародыша расчленяется на отделы, причем сначала обособляется четвертый, самый задний первичный сегмент, или отдел тела, и в него попадают задние участки целома (рис. 564). Затем формируется третий сегмент с его целомическими мешками, наконец, появляется граница между целомами первого и второго сегментов.

Сначала развивается одно левое щупальце, в него заходит продолжение левого переднего целомического мешочка, потом одно за другим вырастают остальные щупальца. Все они сообщаются с левым передним целомом. Околосердечная сумка (перикардий) образуется из правого переднего целомического мешочка.

Итак, целом первичных сегментов у *Pogonophora* образуется так же, как и у иглокожих и кишечнодышащих (с. 555), т. е. энтероцельным путем.

Внутренняя масса энтодермальных клеток, оставшихся после отделения целома, представляет зачаток средней кишки, однако далее он не развивается и в конце эмбрионального развития рассасывается. В дальнейшем на переднем и

заднем концах зародыша развиваются ресничные пояски, но они временные и у взрослого животного не сохраняются. Молодое животное выходит из материнской трубки и сразу же переходит к жизни на дне, выделяя собственную трубку. Дальнейшее развитие сводится к усиленному росту, образованию прикрепительных органов, половых органов и т. д. Свободноплавающая личинка в развитии изученных до сих пор в эмбриологическом отношении погонофор отсутствует.

Филогения. Образ жизни погонофор сходен с таковым сидячих полихет. Не удивительно поэтому, что и внешний вид, и даже некоторые детали наружного строения в этих двух группах обнаруживают много общего. Конвергентное поверхностное сходство послужило некоторым зоологам поводом неправильно рассматривать погонофор как aberrantных многощетинковых кольцецов из подкласса *Sedentaria*. В организации погонофор мы видим много характерных особенностей, присущих также аннелидам, эхиуридам, моллюскам и отчасти щупальцевым и щетинкочелюстным. Это, с одной стороны, способность образовывать хитин

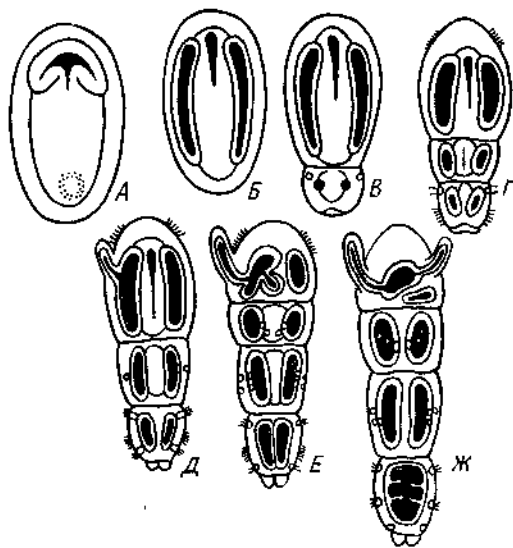


Рис. 564. Схема развития целома и расчленение тела у погонофор (по А. В. Иванову). А — появление энтероцельных выпячиваний кишечника; Б — рост энтероцельных целомических мешочков; В — отделение задней пары целомических мешочков и заднего сегмента (телосомы); Г — отделение от передних целома метасомы; Д — развитие 1-го щупальца и появление щетинок на телосоме; Е — закладка 2-го щупальца, отделение от передних целома мезоцелей; Ж — образование септ в задних целомах (телосоме) и формирование непарного переднего целома (протоцеля)

и щетинки «аннелидного типа». С другой стороны, погонофоры сходны с частью щупальцевых (плеченогими), с щетинкочелюстными и с вторичноротыми энтерощельным способом образования вторичной полости тела, а также асимметрическим развитием передней пары целомических мешков, образованием перикардия из правого переднего целома.

Подобно аннелидам и хордовым, погонофоры — животные сегментированные и полимерные (состоящие из многих сегментов). Однако сегментация в этих трех группах развилась независимо и различными путями. У погонофор наиболее отчетливо сегментирован задний отдел тела, и это объясняется особенностями их образа жизни. Дело в том, что погонофора в течение жизни почти непрерывно закапывается в грунт задним концом, который приспособлен для активного рытья и выдвигается для этого через заднее отверстие трубки. Мегамерные щетинки и мускулистые поперечные перегородки, разделяющие целом заднего отдела тела, развились как необходимые приспособления к активному рытью. По мере зарывания животного в ил трубка сзади постепенно удлиняется.

Вероятно, эволюция погонофор пошла по пути глубокого приспособления к сидячему образу жизни в защитной трубке, причем одним из своеобразных процессов явилась редукция кишечника и физиологическая замена его щупальцевым аппаратом.

Эволюция погонофор сопровождалась множественной закладкой прикрепительных хитиноидных пластинок и вторичным упорядочиванием их расположения. Щупальцевый аппарат в одних случаях испытал олигомеризацию (единственное щупальце *Siboglinum*), в других, напротив, количество щупалец значительно возросло (*Lamellisabella*, *Spirobrachia* и *Lamellibrachia*).

ТИП ЩЕТИНКОЧЕЛЮСТНЫЕ (CHAETOGNATHA)

Щетинкочелюстные — небольшая, своеобразная, довольно обособленная от других типов группа морских планктонных животных. Наиболее вероятно их родство с Deuterostomia, на что особенно указывает их эмбриональное развитие.

1. Тело щетинкочелюстных состоит из трех отделов — головы, туловища и хвоста, причем каждый отдел имеет собственный участок целома.

2. На голове расположены две боковые группы мощных крючкообразных хватательных щетинок.

3. Тело окаймлено плавниками — парными боковыми и хвостовым.

4. Нервная система состоит из надглоточного и подглоточного ганглиев, соединенных окологлоточными коннективами, и подкожного нервного сплетения.

5. Кровеносная и выделительная системы отсутствуют.

6. Во время эмбрионального развития целом образуется энтерощельным путем.

К типу Chaetognatha принадлежит только один класс с тем же названием.

КЛАСС ЩЕТИНКОЧЕЛЮСТНЫЕ (CHAETOGNATHA)

Известно всего 50 видов щетинкочелюстных, большая часть которых в течение всей жизни обитает в планктоне. Однако представители рода *Spadella* ведут донный образ жизни. Щетинкочелюстные — быстрые, плавающие как бы толчками (вследствие характерных изгибаний тела в спиннобрюшном направлении) хищники, поедающие планктонных

животных и нападающие порой на добычу, превосходящую их размерами.

Тело щитинкочелюстных стекловиднопрозрачно; по наличию плавников и по характеру движения они несколько напоминают маленьких рыбок. Размеры тела колеблются от 1 до нескольких сантиметров, *Sagitta gazellae* имеет 10 см в длину.

Строение. Удлиненное тело несколько сужается к концам (рис. 564). На заднем конце и по бокам тела кожа образует выдающиеся складки: хвостовой и боковые плавники. Тело явно делится двумя поперечными перегородками на три отдела: головной, туловищный и хвостовой. Головной конец прикрыт сверху и с боков двойной кожной складкой — капюшоном. Тело покрыто многослойным кожным эпителием (редкий случай среди беспозвоночных), под которым имеется слой продольных мышц, имеющих поперечнополосатое строение. Мускулатура подстилается изнутри перитонеальным эпителием, ограничивающим обширный целом.

Кишечник в виде прямой трубки; начинается ртом на переднем конце тела и кончается порошицей на границе между туловищем и хвостом. Рот окружен с боков двумя рядами хитиновых подвижных крючков, отчасти прикрытых капюшоном. Кишечник подвешен на спинно-брюшном мезентерии, делящем полость тела на правую и левую половины. *Chaetognatha* — хищники.

Нервная система состоит из надглоточного и подглоточного ганглиев, образующих мозг, и из мощного брюшного узла, лежащего в туловище под кишечником. Мозг и брюшной узел соединены длинными коннективами; брюшной ганглий дает 12 пар нервов к стенке тела, где они соединяются с хорошо развитым подкожным нервным сплетением.

Над мозгом лежит пара маленьких глаз, причем каждый из них состоит из трех слившихся глазков, о чем можно судить по наличию трех хрусталиков. Глаза инвертированы. Позади глаз, на затылке, имеется площадка мерцательного эпителия, которой придают значение органа обоняния. Кроме того, по телу рассеяно значительное количество осязательных эпителиальных бугорков, усаженных на вершине чувствительными волосками.

Половая система. *Chaetognatha* — гермафродиты. Женские половые органы помещаются в задней части туловища, мужские — в хвостовом отделе. По бокам задней кишки лежат два яичника, от них отходят яйцеводы, открывающиеся наружу на боковых стенках тела. Интересно, что внутренние, обращенные к яичникам концы яйцеводов замкнуты слепо, так что сообщение с яичниками устанавливается, вероятно, лишь в период половой деятельности.

В каждом из боковых отделов хвостовой полости тела имеется по массивному клеточному валуку, семеннику, прилегающему к стенке тела. Созревающие живчики попадают в целом и выводятся наружу через два семяпровода, которые начинаются широкой воронкой и открываются наружу по бокам хвостового отдела. Каждый семяпровод образует на своем пути расширение — семенной пузырь, в котором скапливаются живчики. Размножение исключительно половое.

Развитие прямое. Полное равномерное дробление приводит к образованию бластулы, а затем инагинационной гастролы. Зачатки половых желез закладываются на стадии 32 бластомеров (рис. 565). Еще в неоплодотворенном яйце имеется небольшое скопление особых зерен, называемое половым детерминантом. На стадии 32 бластомеров детерминант оказывается в одной из клеток. Дальнейшее деление этой клетки происходит так, что одна из дочерних клеток получает целиком весь де-

терминант и становится половым зачатком, тогда как другая лишена детерминанта и даст впоследствии всю энтодерму. Половой blastomer сначала делится надвое, а в гастрале половой зачаток имеет вид двух пар клеток, причем из одной пары возникают в дальнейшем яйцники, из другой — семеники. Далее следует отметить энтеросельное образование мезодермы, отшнуровывающейся от кишечника в виде двух боковых выпячиваний, полость которых представляет целом. Получаются два целомических мешка, из которых каждый перешнуровывается поперек на маленький головной и большой туловищный целомы. Последние позднее отделяют хвостовой целом. Blastopor гастралы замыкается, и окончательно рот возникает независимо от него на противоположном конце зародыша.

Филогения щетинкочелюстных. Тип Chaetognatha относится к вторичноротым по способу закладки мезодермы и характеру возникновения рта. Однако тело щетинкочелюстных, судя по характеру его развития, складывается из двух сегментов, ибо перегородка, отделяющая полость хвоста от полости туловища, возникает значительно позже и носит вторичный характер. Этим тип Chaetognatha существенно отличается от вторичноротых, которые в основном трехсегментные животные.

Таким образом, происхождение щетинкочелюстных еще совершенно не ясно и положение их в системе животных неопределенно.

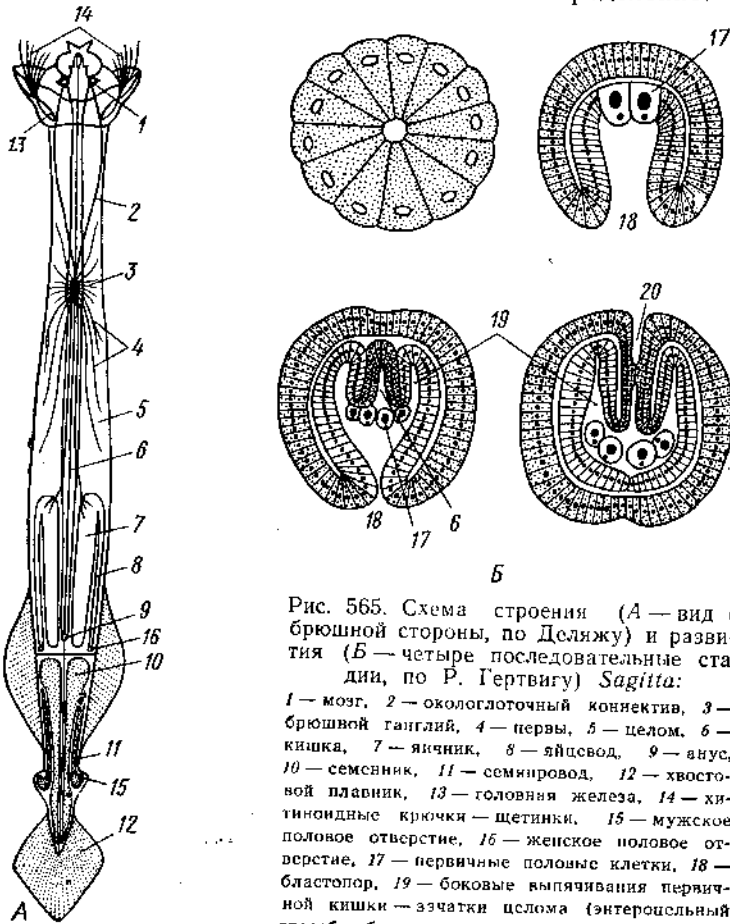


Рис. 565. Схема строения (А — вид с брюшной стороны, по Деляжу) и развития (Б — четыре последовательные стадии, по Р. Гертвигу) *Sagitta*:

1 — мозг, 2 — окологлоточный коннектив, 3 — брюшной ганглий, 4 — нервы, 5 — целом, 6 — кишка, 7 — яйцник, 8 — яйцевод, 9 — анус, 10 — семеник, 11 — семяпровод, 12 — хвостовой плавник, 13 — головная железа, 14 — хитиновые крючки — щетинки, 15 — мужское половое отверстие, 16 — женское половое отверстие, 17 — первичные половые клетки, 18 — blastopor, 19 — боковые выпячивания первичной кишки — зачатки целома (энтеросельный способ образования целома), 20 — вторичный рот

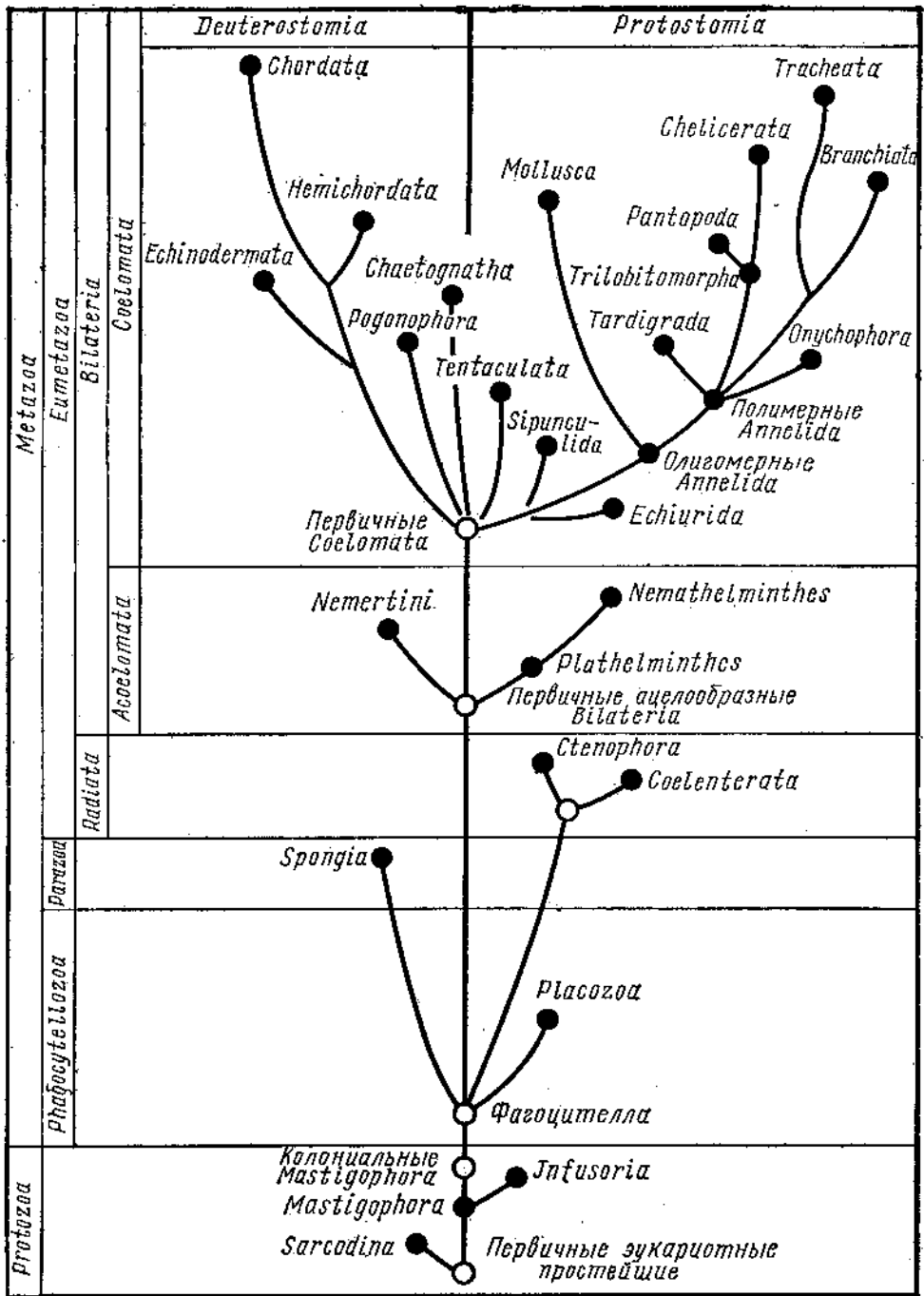
ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ ЖИВОТНОГО МИРА

В настоящей главе мы дадим краткий обзор усложнения организации беспозвоночных, возникающего в процессе эволюции, не останавливаясь на родственных отношениях отдельных групп. Филогения отдельных групп кратко разобрана в соответствующих местах учебника.

Рассматривая огромное разнообразие форм беспозвоночных, можно по степени сложности строения расположить эти формы на нескольких уровнях. В главных чертах это ярусное расположение отвечает эволюционному пути, пройденному животными. На филогенетическом древе ярусы могут быть отделены друг от друга горизонтальными линиями. Группы животных, расположенные между одними и теми же горизонталями, имеют приблизительно одинаковую сложность организации (см. табл. на с. 578).

Первый этаж родословного дерева образован подцарством Protozoa, включающим пять типов. Мы уже видели, что в разных типах Protozoa (Sarcostigophora и др.) обнаруживается тенденция к переходу в многоклеточное состояние (многоядерность, образование колоний и т. п.). Эта тенденция большей частью остается незавершенной, но у каких-то Mastigophora привела к прочному переходу к многоклеточности: возникли первые Metazoa.

Низшие Metazoa образуют следующие этажи родословного дерева. К ним принадлежат четыре типа Placozoa: Spongia, Coelenterata и Stenophora. Из них губки находятся на гораздо более низком уровне развития, о чем прежде всего свидетельствует отсутствие у них настоящих тканей, а также нервной системы. Кроме того, губки существенно отличаются от других Metazoa «извращением» положения зародышевых листков. В связи с этим следует считать, что Spongia отделились от общего ствола Metazoa чрезвычайно рано, вероятно еще на уровне фагоцителлы — гипотетического организма, который, по мнению И. И. Мечникова, был общим предком всех многоклеточных животных. Таким образом, губки составляют среди Metazoa особый ярус — подраздел Parazoa, противопоставляемый всем остальным многоклеточным — подразделу Eumetazoa. Coelenterata и Stenophora образуют следующий ярус — раздел Radiata. Общность особенностей строения позволяет эти два типа именовать Radiata или Diploblastica. Характеризуются они тем, что тело их состоит из производных двух зародышевых листков — эктодермы и энтодермы, которые даже у взрослых животных сохраняют свою обособленность и характерное расположение. По плану строения они сходны с гастролой и обладают радиальной симметрией. Можно предположить, что первичные Coelenterata произошли от фагоцителлы, причем Stenophora сохранили древний способ движения — плавание посредством ресничного аппарата, а Coelenterata перешли к сидячему образу жизни. В обоих случаях сохранилась первобытная радиальная симметрия тела.



Все вышестоящие Eumetazoa в отличие от Radiata характеризуются билатеральной симметрией тела и объединяются в раздел Bilateria. Другое их название Triploblastica, так как тело их формируется в онтогенезе из трех зародышевых листков — экто-, эндо- и мезодермы.

Ни губки, ни кишечнополостные не дали начала новым типам животных. По-видимому, Bilateria произошли независимо от тех и других, непосредственно от фагоцителлообразных предков, перешедших к ползающему образу жизни, вызвавшему появление билатеральной симметрии. Наиболее примитивные Bilateria в мире животных представлены свободноживущими плоскими червями — Plathelminthes, именно классом ресничных червей Turbellaria. Среди последних наиболее примитивные представители — отряд бескишечных Acoela. По принципу организации, а для них характерна центральная масса клеток пищеварительной паренхимы (фагоцитобласт), бескишечные турбеллярии напоминают еще фагоцителлообразных прародителей Metazoa.

Низшие Bilateria, в первую очередь плоские черви (тип Plathelminthes), составляют пятый ярус родословного дерева животного мира. Билатеральность, централизация нервной системы, выражающаяся в появлении головного мозга, дифференциация осморегуляторной и выделительной системы (протонефридиев), ясная дифференцировка мезодермы во время развития ставят их на более высокую ступень, чем Radiata. К этому же ярусу кроме плоских червей принадлежат типы Namathelminthes и Nemertini. Одним из очень характерных общих признаков всех перечисленных типов следует считать отсутствие у них вторичной полости тела, что позволяет под названием Acoelomata противопоставлять их всем высшим Bilateria, для которых, напротив, характерно развитие целома (Coelomata). Как синоним Acoelomata некоторыми зоологами употребляется название Scolicidae — низшие черви. Все крупные группы сколецид, вероятно, произошли от ресничных червей или от очень близких к ним, не сохранившихся турбелляриеобразных предков.

Верхний ярус филогенетического дерева составляют вторичнополостные животные — Coelomata. Среди них имеются как вероятно первично несегментированные формы с общим неметамерным целомом (Echiurida, Sipunculida), так и животные, низшие представители которых имеют ясную метамерию наружных органов, но сохраняющие несегментированный целом (тип Mollusca). Последние, вероятно, произошли от примитивных олигомерных кольчатых червей, обладающих уже наружной метамерией, но лишенных еще сегментации вторичной полости тела. Среди современных кольцецов такие близкие к общему предку Coelomata формы есть. Таков, например, Dinophilus (с. 252), не обладающий еще пароподиями и щетинками, а также кровеносной системой и состоящий из 5 ларвальных сегментов. По плану строения Dinophilus близок к метатрохофоре; целом у него не подвергается сегментарному расчленению, что характерно также для многих метатрохофор. Большинство Coelomata, однако, составляют сегментированные животные с метамерно расчлененным целомом. Среди последних различают малосегментные формы (типы Tentaculata, Hemichordata) и многосегментные, или полимерные (типы Annelida, Arthropoda, Chordata). Происхождение Coelomata неясно и спорно. Наиболее вероятной кажется нам гипотеза, по которой их предками считаются турбелляриеобразные животные, давшие начало также современным турбелляриям и немертинам.

Основная черта, определяющая более высокую организацию Coelomata, — возникновение вторичной полости тела. Их эволюция сопровождалась развитием кровеносной системы, превращением протонефридиев в метанефридии, формированием целомодуктов. Таким образом, органи-

зация животных при переходе к Coelomata подвергалась серьезной перестройке, носившей прогрессивный ароморфный характер.

Следует, однако, заметить, что некоторые из вновь возникших систем органов остаются у высших червей еще слабо развитыми. Так, в кровеносной системе обычно отсутствует центральный пропульсаторный орган — сердце (лишь у некоторых плеченогих имеется образование, напоминающее сердце). Почти то же можно сказать о дыхательной системе, органы которой очень часто (тип *Tentaculata*, часть представителей многощетинковых кольчатых червей *Annelida*) наряду с дыхательной несут иную функцию (захват пищи, чувствительная), т. е. не строго специализированы.

Типы *Arthropoda* и *Mollusca* берут начало от кольчатых червей: первые от полимерных, вторые от олигомерных. Оба типа представлены вторичнополостными животными, у которых заложившиеся на предыдущем этапе филогенетического развития органы достигают значительной степени совершенства. Кровеносная система приобретает сердце, органы дыхания (жабры раков, ктенидии моллюсков, трахеи насекомых) строго специализируются и служат исключительно для газового обмена.

Большой шаг вперед делает нервная система: центральная и периферическая. В центральной нервной системе у многих представителей обоих типов наблюдается, с одной стороны, сильная концентрация ганглиев, а с другой — увеличение относительных размеров мозга. Поражает сильное развитие органов чувств, особенно глаз, которые у головоногих, высших раков и насекомых не уступают в сложности строения органу зрения человека.

Располагая моллюсков и членистоногих в одном горизонтальном ярусе, мы несколько затруднены в оценке того, который из этих типов более высоко организован.

С одной стороны, моллюски имеют более совершенную кровеносную систему: это единственные из беспозвоночных, обнаруживающие дифференциацию сердца на желудочек и предсердие.

С другой стороны, членистоногие снабжены несравненно более совершенными органами движения: богато расчлененные, способные к очень сложным движениям конечности, а кроме того, крылья. Эти свойства, равно как и развитие высшей нервной деятельности (у общественных насекомых в особенности) и воздушных органов дыхания, привели тип *Arthropoda* в лице высших его представителей, т. е. паукообразных и насекомых, к широкой адаптации к наземному образу жизни.

Кроме позвоночных, мы ни у одной группы животных не встречаем таких многочисленных и разнообразных приспособлений к разным условиям сухопутного существования.

Среди моллюсков выход на сушу наблюдается несравненно реже и не влечет к столь пышному расцвету форм, какой наблюдается у перешедших к наземной жизни представителей типа *Arthropoda*, а именно у насекомых.

Обсуждая нашу схему родословного древа, мы говорили до сих пор лишь о горизонтальных разделах — ярусах. Но кроме того, можно провести вертикальную линию, пересекающую *Coelomata* на две большие группы: первичноротые — *Protostomia* и вторичноротые — *Deuterostomia*. Очевидно, эти филогенетические ветви имели общее начало где-то среди первобытных *Coelomata*, а затем развивались самостоятельно и параллельно друг другу. Возможно, что некоторые примитивные группы *Coelomata*, в первую очередь *Sipunculida* и *Tentaculata*, в какой-то мере являются промежуточными между первичноротыми и вторичноротыми, и мы лишь условно относим их к *Protostomia*.

Главные различия между *Protostomia* и *Deuterostomia* эмбриологического порядка уже приводились (с. 289). Ход эволюции *Protostomia* нами только что рассмотрен.

Исследования последних лет показывают, что кроме двух основных эволюционных путей развития *Coelomata*: первичноротых и вторичноротых, есть и другие независимые пути эволюции, которые, возможно, берут начало от неизвестных нам общих предков *Coelomata*. Такими независимыми линиями развития следует считать щупальцевых (*Tentaculata*), щетинкочелюстных (*Chaetognatha*) и погонофор (*Pogonophora*) (см. схему с. 578). Последние обладают четырьмя сегментами (а не тремя, как полагали еще недавно), что не позволяет непосредственно включать погонофор во вторичноротых, с которыми они обнаруживают многие черты сходства (в том числе энтероцельный способ образования целома). На организацию погонофор сильный отпечаток наложило обитание в длинных защитных трубках, погруженных нижним концом в ил.

Эволюция *Deuterostomia* гораздо менее ясна, чем *Protostomia*. Тип *Echinodermata* в смысле высоты организации стоит приблизительно уже на уровне высших червей. В самом деле, наличие целома и кровеносной системы уравнивает иглокожих с высшими червями. Дыхательная система иглокожих не строго специализирована, как и у высших червей, ибо кожные жабры их большей частью несут также иные функции: например, через жабры идут процессы выделения (выход амбобцитов) и т. д. Кровеносная система еще не централизована, а нервная находится даже на нижней ступени централизации, чем у кольчатых червей.

Второй, относящийся ко вторичноротым, тип *Hemichordata* также стоит на низшей ступени развития этой ветви животного царства. Организация обоих типов сводится к трехсегментному строению, столь характерному для диплевулы, в которой естественно видеть рекапитуляцию общего предка всех вторичноротых. У *Hemichordata* наблюдается явный переход к полимерному состоянию путем вторичной метаморфозации туловищного сегмента.

У вторичноротых, следовательно, также можно различать ларвальные и постларвальные сегменты. Однако полимерность у них достигается совершенно иным способом, чем у первичноротых. У *Deuterostomia* постларвальные сегменты представляют многочисленные метамерные участки сильно вытянутого заднего (третьего ларвального) сегмента, тогда как у *Protostomia* они всегда образуются на заднем конце тела как добавление к последнему ларвальному сегменту. Таким образом, постларвальные сегменты первичноротых и вторичноротых не гомологичны друг другу.

Наконец, третий тип вторичноротых, а именно *Chordata*, находится на уровне высших *Protostomia* и даже поднимается выше. Нервная система хордовых достигает степени дифференциации, неизвестной среди беспозвоночных. То же следует сказать об органах слуха, тогда как глаза хордовых не превышают по сложности строения глаза высших беспозвоночных, а именно головоногих моллюсков. Кровеносная система достигает высшего во всем животном мире развития, хотя у высших представителей хордовых она устроена просто. Выделительная система обнаруживает характер целомодуктов, но чрезвычайно усложнена. Дыхательная система строго специализирована.

Усложнение строения хордовых обусловлено тем, что эта группа перешла от водного к наземному образу жизни (подобно классам *Agasni-da* и *Insecta* среди *Arthropoda*). Указанные признаки свидетельствуют, что тип *Chordata* должен быть отнесен к высшему из намеченных нами этапов усложнения.

А

Абиссаль, 5, 22
 Аборальная система 526*, 528
 Аборальная сторона 524, 529
 Аборальный орган 145
 Аборальные пластинки 532
 Авикулярия 503, 507, 508*
 Австралийская область 6
 Автогамия 70, 79
 Агамета 30
 Агамонт 30
 Адамбулакральные пластинки 524, 525*
 Адаптивная радиация 8
 Аденофореи 228*, 229
 Адолескария 171
 Аккомодация 493
 Акрон 291, 293, 295, 323, 326, 331, 332,
 333, 339, 341, 354, 399, 401, 402, 406,
 412, 425, 437
 Аксоподии 32, 35
 Аксостиль 51
 Актинии 137, 141
 Актиномиксидии 67
 Актинотроха 518, 519*
 Альционарии 140
 Амбулакральная борозда 524
 Амбулакральная система 523, 528*
 Амбулакральные ножки 524, 529
 Амбулакральные пластинки 524, 529, 535
 Амёбидный зародыш 70
 Амёбидные клетки 287
 Амёбцит 103, 279
 Амёбиз 26
 Амёбы 23, 24
 Амитоз 26
 Аммониты 497, 498, 499
 Амнион 370
 Амфибии 51
 Амфибластула 109
 Амфиды 214, 216*
 Амфилина 197*, 198
 Анабиоз 240
 Анальная лопасть 250, 267
 Анальные мешки 283, 284
 Анаморфоз 338, 371, 388, 434
 Анаэробный обмен 173, 183, 202
 Анизогамия 45, 46, 52, 55
 Анимальное питание 40
 Анимальные клетки 261
 Аннелиды 285, 436
 Антарктическая область 6
 Антенна 253, 259, 260, 293, 294, 295, 296,
 297, 303, 306, 308, 311, 312, 313,

314, 315, 316, 317, 318, 321, 322,
 323, 324, 331, 333, 334, 336, 338, 339,
 340, 341, 374, 400, 427, 431, 432, 437,
 438, 439
 Антеннула 291, 293, 294, 295, 296, 297,
 303, 304, 306, 308, 309, 311, 312, 313,
 314, 315, 316, 317, 318, 319, 320, 321,
 322, 323, 324, 331, 399, 401, 404, 412,
 430, 435, 437
 Аорта 292, 301, 337, 365, 366, 403, 404,
 415, 416, 444, 445, 447, 448, 451,
 442, 460
 Аргонавт 499
 Аристотелев фонарь 537, 540
 Арканчик 128*, 129
 Ароморфоз 8
 Артерия 292, 300, 301, 337, 403, 404, 416,
 447, 454
 Асимметрия 453, 465
 Аскарида 212*, 213*, 215*
 Аскон 102
 Аспидогастры 175
 Атокная часть тела 261*
 Атолл 139
 Аттрактанты половые 359
 Аурикулярия 555*, 556
 Архециты 103, 108
 Аутоτροφное питание 41

Б

Бабочки 394
 Бадяга 108*
 Базальная мембрана 119, 150
 Бактриды 497
 Баланоглосс 566
 Барьерный риф 139
 Батналь 5
 Бедро 345, 346
 Беззамковые шпанки 512, 517
 Беззубка 473*
 Безногие 543, 547
 Белемниты 497, 498, 499
 Белянка капустная 395
 Бентос 5, 22, 272
 Береговой риф 139
 Бескнщечные 158
 Беспанцирные 449
 Беспоясковые 250
 Бессаяжковые 387
 Бивниум 543
 Билатеральные 148
 Бинарная номенклатура 12, 17
 Биогенетический закон 11

Биологический прогресс 22, 90
 Биосфера 4
 Биотоп 5
 Биофилтраторы 481
 Биоценоз 5
 Бипиннария 555*, 556
 Биссуус 481
 Биссуосная железа 473
 Бикорки 419
 Бич 458
 Благородный коралл 141
 Бластодерма 369, 370, 417
 Бластоидея 522*
 Бластопор 93
 Бластостиль 221
 Бластоцель 263
 Бластула 93, 124, 127, 263
 Блоха водяная 296*, 298, 299, 300, 312, 314
 Блоха человеческая 396
 Блохи 397
 Блохи морские 327
 Бокаловидные органы 276
 Боковые пластинки 532
 Боконервные 443
 Боконогие 547
 Боконявы 298, 326
 Бородавки паутиные 408, 409, 410, 419, 420, 435
 Борозда мантийная 444, 447, 451
 Бороздчатобрюхие 449
 Босмина 314
 Ботриодная ткань 279
 Бочкообразные 547
 Брахиальные пластинки 548
 Брахиоли 553, 561
 Брахиолярия 555*
 Брахиоподы 521
 Бронзовка 248
 Брюхоногие 450, 453
 Брюхоресничные черви 208, 209*
 Брюжейка 255, 266
 Бульбус пищевода 212
 Бурая циста 228
 Бурсальные крылья 216, 217*
 Бурсы 535
 Бурье тела 269

В

Вегетативные ядра 21
 Велигер 443
 Велум 450
 Вепа жаберная 459
 — легочная 458
 Веревный пояс 146
 Венозные придатки 496
 Венозные сердца 495
 Вертлуг 345
 Веснянки 433
 Вестибулум 82
 Вибракула 508*
 Видообразование 14
 Вилка прыгательная 388
 Вилочка 311, 312, 313, 316, 317
 Виноградная улитка 470
 Власоглав 219, 220*
 Внутреннераковинные 498
 Внутриморщицевые 502, 519

Водяные легкие 545
 Водяные поры 549
 Волосатики 232
 Вольенты 118
 Вольвокс 44*
 Вооруженные немертины 208
 Воронка 486, 499
 Воронка половая 448
 — ресничная 412
 Воротничковые жгутиконосцы 47
 Воротничок 561, 562
 Восточная область 6
 Восьмилучевые кораллы 135*, 136, 140
 Восьминогие 499
 Вошь головная 394
 — карповая 318
 — китовая 327
 — платяная 394*
 Вторичная полость тела 96, 250, 255, 275, 286, 287, 288
 Вторичноротые 289, 521
 Вши 394

Г

Галловая нематода 226*
 Галлы 225
 Гаметическая редукция 46
 Гамонт 28, 52, 55
 Ганглии 259
 Ганглий буккальный 460, 461
 Ганглий висцеральный 454, 460, 461
 — висцеропаристальный 477
 — надглоточный 270, 428, 506, 574, 575
 — париетальный 460, 461
 — плевральный 454, 460, 461
 — плевральный 460, 461
 — подглоточный 336, 354, 356, 574, 575
 — церебральный 454, 458, 460, 461
 — цереброплевральный 477
 Гастральная полость 118, 134, 163
 Гастральные нити 131
 Гастрейная теория
 Гастрейя 93
 Гастроваскулярная система 131, 143
 Гастрозонды 128, 128*
 Гаструла 93, 263
 Гвоздичник 196
 Гектокотиль 490, 496*
 Гелиолятиды 142
 Гельминтология 15
 Гемихордовые 561
 Геммулы 108, 509
 Гемоглобин 287, 301, 366, 460, 571
 Гемолимфа 292, 299, 300, 301, 303, 310, 337, 347, 352, 356, 366, 374, 375, 404, 414, 416, 439
 Гемоцианин, 301, 404, 416, 495
 Гемэритрин 287
 Генеративные клетки 69
 Генеративные ядра 21
 Гермафродиты 119, 145, 156, 176, 185, 268, 270, 274, 319, 472, 575
 Гестерогония 172, 200, 238, 314, 376, 391, 392
 Гетерономность 252, 268
 Гигантский свайник 229*

Гидра 116
 Гидрант 120, 426
 Гидроидные 116
 Гидротека 121
 Гидроцель 558
 Гиподерма 211, 244, 247, 296, 310, 346—
 349, 350—374, 409
 Гипоневральная система 526*, 528, 546
 Гипостом 410
 Гипофаринкс 312, 343, 345
 Гирудин 276, 281
 Гладыш 393*, 394
 Глаз инвертированный 575
 — наулиальный 304, 305, 308, 309,
 311, 312, 314, 317, 322
 — простой 340, 362, 363, 388, 413,
 426
 — сложный 361*
 — фасетированный 301, 310, 311, 312,
 314, 326, 328, 336, 340, 344, 360, 388,
 399
 Глазная пластинка 536
 Глазной пузырь 131
 Глазные пятна 123
 — ямки 123
 Гликоген 244
 Глотка 250, 251*, 256, 269, 286
 Глоточный карман 151
 Глохидий 480
 Глотинянты 118
 Гнатостомулиды 158
 Гнатохиларии 332, 333, 334, 339
 Голарктическая область 6
 Голень 345, 346, 359
 Голова сложная 316, 317, 323, 326, 433
 Головная лопасть 250, 252, 266
 Головной кашюшон 202
 Головогрудь 401, 402, 404, 405, 406, 407,
 411, 412, 418, 419, 431, 435
 Головоногие 450, 485
 Голожаберные 454, 456
 Голоротые 504, 506, 511
 Голотурии 522*, 543, 561
 Голофитное питание 41
 Гомология 258
 Гомономность 252
 Гонады 123, 260, 268, 270
 Гонозоид 503, 507, 509
 Гоноподии 334, 337
 Гонофоры 125, 127, 125*, 128, 128*, 426
 Гормон активационный 374, 375
 — личинный 374, 375
 Горшечный червь 272
 Граптолиты 561, 562, 568
 Гребешок 477
 Гребневники 143, 162, 289
 Гребные пластинки 144
 Грегарины 52
 Грифельки 349, 388
 Гуанин 259, 411
 Губа верхняя 294, 295, 333, 334, 340,
 342, 343, 344, 345, 351
 — нижняя 340, 342, 344, 345, 351
 Губки пресноводные 509
 Губоногие 332, 338, 339

Гумус 273
 Гусеница 367, 372, 373, 394

Д

Дафния обыкновенная 314
 Двужаберные 499
 Двукрылые 349, 398
 Двупарноногие 332, 338, 339
 Двупредсердные 471
 Двуслойные 114
 Двустворчатые 472
 Двухвостки 387
 Дейтомерит 53, 55
 Дейтоцеребрум 292, 295, 303, 412, 426,
 438
 Декаподы 304
 Десятиногие 499
 Детерминант половой 575
 Детерминативное дробление 250, 263,
 284
 Деторсия 467
 Диапауза 377
 Диафрагма верхняя 366
 — нижняя 366
 Дивергенция 8
 Дигнетические сосальщики 175
 Диплевула 523, 555*, 556
 Диск имагинальный 374
 Диссепимент 255, 256, 266, 269, 271
 Движимиды 202
 Длинноусые 398
 Долгоносик сосновый 396
 Древние пиявки 280
 Дрewoodнощупальцевые 544, 546
 Дрewoodочец ивовый 395
 Дрейсена 482
 Дробление детерминированное спираль-
 ное 442
 Дуга подглоточная 446
 Дыхальце 336, 410, 413

Е

Ежи неправильные 561
 Естественный отбор 13

Ж

Жабры 444
 — адаптивные 459
 — вторичные 459
 — кожные 292, 293, 299, 300
 — трахейные 365, 394, 433
 Жабродышание 292
 Жаброноги 311, 432
 Жало 397
 Жвалы 342, 343, 394
 Жгутиконоспы 22, 36
 Жгутуногие 407, 410, 413, 414, 418, 421,
 435
 Желточник 238
 Желтые тела 287
 Желудок жевательный 351, 403
 — кардиальный 298
 — пилорический 298
 Желудь морской 320*
 Жерновки 310
 Жесткокрылые 348, 395
 Железа антеннальная 305, 306, 308, 309,
 433

Железа биссоусовая 458, 463
 — восковая 350
 — гермафродитная 458, 463
 — защитная 334
 — коксальная 292, 403, 404, 406, 411, 412
 — лимфатическая 335
 — линочная 350
 — максиллярная 296, 306, 311, 322, 323, 433
 — паутинная 410, 419, 420, 427, 435
 — проторакальная 374, 375
 — сахарная 445
 — пищеварительная 411
 — ректальная 352
 — синусовая 302, 303, 305
 — слюнная 351, 411
 — цементная 319
 — эндокринная 311

Железница угревая 422, 424*

Жемчужница 481

Живчики 284

Жизненный цикл 21—28

— — аскарид 221
 — — волосатиков 234
 — — галловой нематоды 225
 — — гидродных 124*
 — — коловраток 238
 — — моногеней 176
 — — нитчатки Банкрофта 224
 — — острицы 221
 — — печеночной двуустки 170*
 — — рабдиас 230*
 — — ришты 224
 — — саркоспоридий 61*
 — — свайника двенадцати-перстой кишки 220
 — — свекловичной нематоды 225
 — — трематод 168
 — — трихинеллы 222*
 — — цестод 188

Жидкость целомическая 292

Жилки костальные, субкостальные, радиальные, медиальные, кубитальные, анальные, югальные 340

Жужжальце 348, 398

Жук колорадский 395*, 396

Жук-носорог 368

Жук майский 396

Жук-олень 340*, 368

Жук-плавунец 365*

Жук-усач 358*

Жуки 395

З

Заболелания трансмиссивные 425
 Заднебрюшие 401, 405, 407, 418, 431
 Заднегрудь 340, 345, 346, 359, 363
 Заднежабрные 453, 459, 463, 472
 Закон большого числа яиц 172
 Замковые 512, 517
 Замок 512
 Запонки 487
 Зародышевые листки 13, 92
 Зародышевые пласты 280
 Зародышевый диск 558
 Зеркальце 359
 Зиготическая редукция 45, 52, 55

Змеехвостки 532
 Зоеа 309, 310, 328
 Зониты 232
 Зоогеография 13, 16
 Зооид 127
 Зооксантеллы 23
 Зоохлореллы 33
 Зрение «мозаично» 362
 Зудень часоточный 422

И

Иванов червячок 353*
 Иголокжие 522
 Идиоадаптация 8
 Известковые губки 112
 Известковые железы 269
 Известковые тельца 183
 Изогамия 45, 46, 52, 55
 Имаго 372, 373, 374, 375, 376, 378
 Иммиграция 93
 Инвагинация 93
 Инвертированные глаза 154, 205
 Индо-Малайская область 6
 Интеграция 10
 Интерамбулакральные пластинки 536
 Интеррадиусы 524
 Интерстициальные клетки 117
 Инфузории 22, 72
 — сосущие 88, 89*
 — ресничные 72

К

Кальмары 498
 Каменистый канал 528*, 529
 Канатик 504, 506, 507, 508
 Канатик со статобластами 503
 Капюшон 486, 575
 Каракатица 487*
 — обыкновенная 499
 Каракатицы 498
 Каракурт 409*, 421
 Карапакс 295, 300, 311, 312, 313, 322, 324, 325, 326, 327, 328
 Карсосистематика 14
 Карпоеды 315, 317, 318
 Карпоидей 523, 552*
 Катушки 459
 Каури 470
 Кентрогон 321
 Кивсяки 332, 337, 338, 339, 433
 Килеогие 453, 470, 471
 Кинетодесма 74
 Кинетопласт 40, 110
 Кинетосома 38, 39, 42, 72
 Киоринхи 231*
 Кишка жаберная 562
 Кишечнодышащие 566
 Кишечнополостные 114, 289
 Клейкие клетки гребневиков 145
 Клетка шапочковидная 357, 359
 Клетки нейросекреторные 302, 303, 305, 311, 354, 355, 374, 375, 377
 Клетки перикардальные 353, 366
 — пигментные 361, 363
 — ретинальные 304
 Клеточная теория 13
 Клещ панцирный 422*

Клещ собачий 423, 410*
— таежный 423, 424*
— трупный 422, 423*
Клещи 407, 408, 411, 413, 414, 415, 417, 418, 421, 435, 436
— галлообразующие 425
— иксодовые 422
Клоака 234
Клоп постельный 393*, 394
Книдоспоридии 22, 67
Книдоциаль 154
Кожно-мускульный мешок 148, 150, 182, 250, 285, 286, 430
Кокон 351, 372
Кожнопряд кольчатый 395
Кокса 404
Кокциднеобразные 52, 55
Кокцидии 55
Кокциды 393
Колбовидные клетки 246*
Колленциты 103
Коловратки 235, 243, 435
Коловращательный аппарат 235
Колонии простейших 42
Колодка 454
Кольцо окологлоточное 442, 445, 446
— церебральное 443
Кольчатые черви 250, 266, 288
Кольцецы 295, 370, 437, 449
Комиссуры 259
Комплекс мантийный 454
Конвергенция 8, 30
Коннектив 255, 259, 270, 276
Коннективы окологлоточные 292, 301, 303, 336, 402, 403, 404, 412, 428, 432, 438
Конечности жаберные 415
Копонд 58, 60
Конус хрустальный 361
Конхостраки 312, 313
Конъюгация 77, 88, 94
Копулятивная бурса 216
Корабельный червь 475, 482
Кораблик 486*
Коралловые полипы 134
Коралловые рифы 138
Кормидии 128
Корненожки 23
Коромысло 390, 391*
Короткоусые 398
Коррелятивные изменения 9
Корреляция 12, 13
Кортекс 72
Костянка 339
Кошачья двуустка 174
Краб камчатский 328, 330*
Краб-разбойник 330
Крабы 328
— сухопутные 297
Красотка 390
Креветки 328
«Крестовичок» (медуза) 126
Кристаллический стебелек 477
Кровяная двуустка 174
Кровяные споровики 62
Кроющая пластинка 128*
Круглые черви 207
Кругоресничные 82
Крыложаберные 562, 566

Крылоногие 453, 470, 472
Крышка жаберная 402, 403, 404
Крышечки половые 405, 407, 409, 417, 435
Ктенидий 442, 443, 452, 454, 458, 459, 468, 478, 494, 498
Куколка 353, 346, 372, 373, 374, 378, 396, 558
— бочонкообразная 373, 374, 398
— покрытая 373, 374, 394
— свободная 373, 374, 398
Кутикула 210, 242, 254, 282, 286, 291, 296, 297, 299, 334, 336, 346, 349, 350, 351, 365, 409, 430, 437, 440, 442, 443, 444, 445, 449, 457, 502, 504, 512, 570
Кювьеровы органы 545

Л

Лагуна 243, 244, 249, 256, 275, 277, 278, 279, 286, 416, 442, 447, 451, 562, 564
Лангусты 328, 330
Ланцетовидная двуустка 166, 174
Лапка 345
Ларвальные сегменты 265*, 266, 267
Лауреров канал 167
Легкие 406, 410, 415, 419, 435, 458, 459
Легочные 453, 454, 459, 463, 472
Лейкон 102
Лейкоциты 284
Лемниски 245, 246
Лентец широкий 190, 192
Лентецы 197
Ленточные черви 181
Лестница брюшная нервная 312, 432, 439
Лжескорпион книжный 419
Лжескорпионы 401, 408, 409, 411, 414, 416, 417, 419, 421
Лигамент 246, 475
Ливька 9, 310
Личинка 377
— имагообразная 376
— мизидная 309, 310
— педогенетическая 377
— цирривидная 318, 319, 320, 321
Листоблошки 392
Листовертка дубовая 395
Листовидка цейлонская 378
Литораль 5, 22
Ложногусеница 398
Лопасть анальная 291, 293, 405
— головная 290, 401, 570
— предротовая 501
Лопатоногие 450, 484
Лофофор 501, 502, 503, 504, 511, 513, 517
Лучепики 23, 31
Люцифераза 353
Люциферин 354
Лягушачья многоустка 177*, 177, 180*

М

Мадрепоровые кораллы 141
Мадрепоровая пластинка 525, 528*, 529
Майский жук 248
Макрогаметы 57, 60, 62, 64
Макрогамонт 57, 62, 64
Макромеры 261, 262, 280
Макронуклеус 72, 75, 88

Макростомиды 158
 Максилла 294, 296, 297, 313, 315, 318,
 322, 331, 332, 333, 342, 351, 431
 Максиллоподы 311, 315
 Малощетинковые 268, 270, 272, 274, 279
 Малый прудовик 171
 Малярия 62, 64
 Мандибула 294, 295, 296, 297, 308, 317,
 321, 322, 331, 332, 333, 339, 340, 342,
 343, 431
 Мантийная линия 475
 Мантийная полость 465, 473, 486
 Мантийная складка 465
 Мантийная щель 487
 Мантия 321, 322, 442, 444, 451, 464, 473,
 486
 Маргинальные пластинки 524, 525*
 Марита 170, 168
 Маточный колокол 246*, 247
 Мегаллэстет 446
 Медведка обыкновенная 389
 Медицинский струнец 224
 Медицинская пиявка 275*, 277*, 278*,
 279, 280*
 Медузоиды 125
 Медузы 121
 Мезентериальные нити 136
 Мезентерий 255, 269
 Мезенхима 206, 263
 Мезобласты 263, 267, 288
 Мезогля 101, 116, 122, 136, 145
 Мезодерма 95, 147, 148, 267
 Мезодермальные полосы 264*, 265, 280,
 288
 Мезодермальные телобласты 272, 273*
 Меланин 64
 Мембрана 73
 — перитрофическая 352
 — тимпанальная 358
 Мембранелла 73
 Мерозоит 57
 Мерцательное пламя 155, 257
 Мерцательные воронки 283
 Метагамный период 285
 Метагенез 125, 133, 191, 200
 Метамерия 266, 288
 Метаморфоз 247, 248, 250, 285
 — моллюсков 465
 — неполный 372
 Метанауплиус 310, 318
 Метанефридии 258, 259, 269, 283, 284
 Метатрохофоры 264, 265, 267
 Метацеркария 169, 171
 Мешки воздушные 363
 Мешки легочные 409, 413, 414, 415
 Мешок внутренностный 442, 443, 453,
 464
 — желточный 497
 Мешок кожно-мышечный 291, 436, 437,
 441
 — любовных стрел 458, 464
 — целомнический 289, 437
 — чернильный 498
 — яйцевой 312, 316, 317
 Мешочек целомнический 369, 370
 Мечехвосты 401, 402, 411, 415
 Мидия 477, 473, 482
 Мизиды 324
 Микроворсинки 173

Микрогаметы 57, 60, 62, 64
 Микрогамонт 57, 62, 64
 Микромеры 261, 262
 Микронемы 58, 60
 Микронуклеус 88, 72, 76, 88
 Микропоры 58
 Микроспоридии 22, 71
 Микротрихии 183, 184*
 Микротрубочки 57
 Микрофилярия 224
 Микроцитостом 58
 Микрэтеты 446, 447
 Миксоспоридии 67—70
 Миксоцель 9, 291, 297, 309, 336, 337, 370,
 404, 430, 436, 439, 441
 Мимикрия 378, 379
 Мионемы 53, 74
 Миоциты 105
 Мирацидий 168, 169*
 Мистакокариды 315
 Многоветвистые турбеллярии 159, 288
 Многоножки 331, 342, 353, 433, 434, 436
 Многощетинковые 250
 Мозговик 196
 Мозговой ганглий 153, 165, 176, 184, 205
 Мокрицы 297, 300, 325*, 326, 444
 Моллюски 442
 Моногенез 176, 199
 Монозонность 191
 Моноплакофора 450, 500
 Монотомия 42
 Монофилия 8
 Морская мышь 268
 — уточка 319*
 Морские ежи 522*, 535
 — звезды 522*, 523
 — лилии 522*, 548
 — огурцы 546
 — пауки 425
 — черви 140*, 141
 Морской желудь 320*
 Морфология 16
 Москит 49*
 Мускул-замыкатель 313
 Муха вольфартова 398
 — домашняя 383
 — пещерная 399
 Мухоловка 336
 Мишанки 502, 521
 Мюллеровская личинка 157*, 288
 Мышцы крыловидные 337, 365, 366

Н

Надкрылья 340, 348, 388, 395
 Направительные камеры 137
 Наружнораковинные 498
 Насекомые 297, 331, 339, 433, 434, 437
 — гемиметаболические 372, 376
 — голометаболические 372, 373,
 387
 — настоящие 388
 — общественные 379
 Настоящие пиявки 281
 Настоящие пластинчатожаберные 483
 Науплиус 296, 304, 308, 309, 310, 315,
 316, 317, 318, 321, 322, 328, 435
 Наутилоидеи 497, 499
 Наутилус 497, 499
 Неарктика 6

Небалия 323
 Неворуженные немертины 207
 Невроподия 253
 Нектон 5
 Нектофоры 128, 128*
 Нематоды 209, 210, 435
 Немертины 202, 288, 289
 Неправильные ежи 542
 Необратимость эволюции 10
 Неотропическая область 6
 Нерв непарный 354
 — симпатический 303, 356
 — тимпанальный 358, 359
 Нефридий 250, 257, 259, 268, 278, 279,
 284, 287, 290, 353
 Нефромикси 258*, 259, 284, 285, 287,
 517
 Нитежаберные 483
 Нитчатка Банкрофта 223*, 224
 Нога моллюсков 473, 487
 Ногочелюсть 294, 296, 309, 310, 316, 317,
 320, 324, 325, 328, 331, 334, 339
 Ногохвостки 387
 Ножки жаберные 405
 Нотоподия 253
 Нотохорд 561, 562, 563
 Почесветка 46*
 Пуклеотидный состав ДНК 14

О

Обдирало оранжевый 367*
 Оболочка зародышевая 369
 Обонятельные ямки 250
 Обыкновенные губки 112
 Овод желудочный 384*
 Одонтобласт 445
 Однопредсердные 471
 Окологлоточные коннективы 354
 Окончательный хозяин 171, 248
 Окраска покровительственная 378
 — предупреждающая 379
 Олигомеризация органов 10, 11, 14
 Олигомерные формы 252, 267
 Олигохеты 268, 273, 279, 280
 Омары 328, 330
 Омматидий 304, 305, 360, 361, 362
 Онихофоры 436, 442
 Онкосфера 188
 Онтогенез 11, 13, 92
 Оогамия 46, 55
 Оокинета 64
 Отека 225
 Отни 166, 186
 Ооциста 52, 57, 60, 64
 Опорные кольца 58
 Оральная сторона 524, 529
 Оральные пластинки 532
 Орган грушевидный 509
 темешваров 336
 Органы гребенчатые 407, 409, 417
 — гребневидные 435
 — лировидные 413
 — свечения 353
 — тимпанальные 358, 359
 — фагоцитарные 353
 — хордотональные 357
 Орехотворка корневая 397
 Ортогон 153, 165, 176, 184, 208, 249

Ортонектиды 201
 Осевая клетка 202
 Осевой комплекс 530*, 531
 Осевой орган 531, 551
 Осевые синусы 531
 Оскулум 101
 Ослик водяной 299, 325*, 326
 Осморегуляция 258
 Ости 300, 301, 312, 313, 337, 365, 366,
 403, 404, 410, 415, 416, 426, 436, 439
 Осфрадий 444, 446, 454, 459, 461, 499
 Осьминоги 498
 Отверстия атриовентрикулярные 447
 — целомодуктов 438
 Открыточелюстные 344, 348, 388
 Офиоплутеус 557*
 Офиоцистии 547
 Офиуры 522*
 Оэций 504, 507, 509

П

Палеоарктика 6
 Палеозоология 13, 14
 Палинтомия 42, 77
 Пальпоны 128, 128*
 Пальпы 251, 253, 256, 259, 260, 264,
 269, 291, 295, 425, 426, 427, 431, 435
 Палтоподы 425
 Панцирные 443
 Папиллы 214, 216
 Парабазальное тело 39, 42, 51
 Парагастральная полость 102
 Паразитические инфузории 81
 Паразиты 5, 22
 Парамиа 41
 Паранотум 348
 Параподии 252*, 253*, 254, 264, 268, 290,
 291, 295, 430, 431, 435, 437, 441
 Паратомия 272
 Паренхима 96, 98, 148, 150, 165, 173,
 183, 202, 234, 274, 275
 Паренхимула 93, 110, 113, 162
 Партогенез 225, 376
 Парус 122
 — мерцательный 464
 Парусник 443, 464, 465, 480
 Паук водяной 420
 — крестовик 410*
 Пауки 407, 409, 410, 411, 412, 413, 414,
 415, 416, 421, 435
 — морские 425, 435
 Пауки-скакуны 413
 Паукообразные 297, 401, 406, 432, 434,
 435
 Пауроподы 332, 337, 338, 339
 Педальный ганглий 477
 Педипальпы 401, 405, 407, 408, 409, 410,
 413, 417, 418, 419, 420, 421, 431, 435
 Педиллеллариин 525, 536, 538*
 Пелликула 20, 37, 53, 54, 57, 58, 72
 Пельматозон 523, 548
 Пеллиевская язва 49*
 Пенетранты 118
 Пенис 275
 Пентакринасовая личинка 559*
 Первичная полость тела 207, 211, 232,
 234, 237, 243, 244, 263, 265, 266*
 Первичножаберные 483

Первичноротые 289, 521
 Первичнотрахеиные 436, 440
 Первичные кольца 254
 Перегородчатожаберные 484
 Переднебрюшие 401, 405, 407, 415, 417, 418, 431
 Переднегрудь 340, 345, 387
 Переднежаберные 453, 463, 471
 Перепончатокрылые 349, 360, 397
 Перягемальная система 529, 546
 Перикардий 300, 301, 442, 444, 447, 448, 452, 458, 460, 462, 478, 562, 564, 572
 Перистоакум 476
 Перипатогисс 437*
 Перипрокт 535*
 Перистом 74, 535
 Перистомуим 253
 Перитонеальный эпителий 96, 242, 259, 260, 266, 282, 286, 287, 289, 506
 Перитонеум 287
 Перламутровый слой 476
 Пескожил 251*, 257
 Печень 298, 299, 300, 404, 411, 445, 451, 456, 458
 Печеночная двуустка 171, 173, 200
 Печеночные мешки 526*, 527
 Пигидиум 250, 252, 264, 267, 269, 291
 Пиллдий 206, 288
 Пилильщик сосновый 396
 Пиннула 548, 570, 571
 Пиноцитоз 24, 40, 51
 Пищеварение вискишечное 411
 Пищеварительная вакуоль 75
 Пищеварительная паренхима 152
 Пиявка черепаха 281*
 Пиявки 290
 Плазмодий 68, 69
 — мезозоя 201
 Планарии 151, 159
 Планктон 5, 22, 285, 288
 Планула 124, 129, 132, 137, 162
 Пластинка теменная 565
 Пластинчатожаберные 472, 511
 Пластинчатые 98
 Плеронеркоид 190
 Плеченогие 502, 511
 Плоские черви 148
 Плутеус 556
 Пневматофор 127, 128*
 Поденка обыкновенная 391*
 Поденки 390, 433
 Подошва 116
 Подошвенная пластинка 136
 Погонофоры 14, 568, 569, 572*
 Погруженный эпителий 98, 150, 151*, 165, 182
 Позвонки 532, 534*
 Покоящиеся яйца 239
 Покрыторотые 504, 506, 507, 511
 Полиевы пузыри 529, 540, 546
 Полизоичность 101
 Полипы 116, 134
 Полимеризация органов 11, 85, 91
 Полимерные формы 252, 274
 Полиморфизм 377
 Полипид 502, 503, 504
 Полиплоидизация 21, 76
 Полихеты 252, 258, 267, 284, 295, 301, 435
 Полиэмбриония 377
 Половая пластинка 536
 Половой синус 531
 Половой столон 531, 551
 Половые сумки 535
 Полоноски 376, 392
 Полоска зародышевая 308, 369, 370, 417
 Полость амниотическая 370
 Полость гастральная 427
 — жаберная 299
 Полость легочная 459
 — мантийная 319, 321, 412, 445, 454
 Популяция 14
 Пора хоботная 562
 — целомическая 501
 Поровые канальцы 102
 Порошница 256, 263, 276, 281, 284, 286, 473, 487
 Пороциты 102
 Постларвальные сегменты 265*, 266, 267
 Постоянство клеточного состава 219, 240
 Почка 88, 442, 444, 447, 448
 Почка «накопления» 353
 Почки моллюсков 479, 495
 Поясковые 250, 268
 Поясок 269, 271
 Правильные ежи 541
 Предстательные железы 279
 Приапулиды 241, 249
 Придатки пилорические 351, 363
 Призматический слой 476
 Природная очаговость 15
 Присоска 164, 176, 181, 274, 276
 Проглоттиды 181
 Происхождение многоклеточных 92
 Происхождение паразитизма 230
 Промежуточный хозяин 171
 Пронуклеус 78
 Проостракум 489
 Пропельтидий 406, 419
 Простомуим 250, 252*, 253, 264, 267, 269, 271*, 291, 399
 Протаспис 400
 Протоки печени 410
 Протомерит 53, 55
 Протонефридии 148, 155, 165, 184, 205, 208, 242, 245, 257, 258, 259, 263, 283, 284
 Протонимфон 426, 427, 435
 Протоподит 295, 296, 299
 Прототрох 263, 264*, 283*, 285, 448, 464
 Протоцеребрум 292, 303, 354, 412, 438
 Протоцефалон 293, 294, 311, 315, 316, 323, 324, 327, 431, 432, 433
 Простейшие 20
 Протура 434
 Прудовик 453*, 459
 Прусак 389, 390*
 Прямокишечные 159, 198
 Прямокрылые 353, 387, 388
 Псаммофильная фауна 80
 Псевдогемальная система 529
 Псевдоподии 23, 24, 36
 Псевдотрахея 326
 Пульсирующая (сократительная) вакуоль 24, 25, 35, 75
 Пушок 455

Пчела домашняя 356*
Пчела медоносная 385*
Пшеничная нематода 227*, 228
Пяденица зимняя 367*, 395
Пяденица-обдирало 367*
Пяденица сосновая 395*
Пятикамерный синус 551
Пятиустки 429

Р

Раббитные клетки 150
Раббиты 150
Рабдом 361, 362
Рабдомеры 362
Равнокрылые 391, 392
Равноресничные 82
Радиальная симметрия 114
Радиальное дробление 555
Радиальные каналы 122, 131
Радиолярии 33*
Радиусы 523
Радужина 493
Радула 442, 445, 451, 457, 491
Развитие гидрантов 124
— гребневиков 145
— коралловых полипов 137
— немертин 206
— пластинчатожабрных 480
— сцифондных 132
— турбеллярий 157
Рак-богомол 324*
Рак речной 294*, 295, 298*, 299, 300*,
301, 302, 303*, 304, 305, 307*, 310, 328,
330
Раки веслоногие 302, 315, 316
— ветвистоусые 312, 314, 432
— высшие 293, 295, 296, 298, 305, 311,
322, 433
— десятиногие 296, 301, 328
— жаброногие 300, 301, 311
— кумовые 325
— листоногие 295, 305, 309, 311, 312,
432
— листоногие раковинные 312, 313, 432
— мешкогрудые 315, 320
— паразитические 299
Раки равноногие 299, 325
— разноногие 326
— ракушковые 297, 302, 311, 322, 432
— ротоногие 300, 323
— тонкопанцирные 323
— усонogie 306, 315, 318, 319
Раковина 442, 444
— декситропная 454
— инвалютная 454
— левовращающая 454
— лейотропная 454
— правовращающая 454
Раковинные 443, 449
Раковинные корненожки (амёбы) 23, 27
Ракообразные 292, 311, 431, 432, 435
Ракоскорпионы 401, 405, 417
«Рачья пиявка» 274
Регенерация 273
Регресс 8
Редия 169*, 170
Рекапитуляция 11

Ремпцы 192, 197
Ресничный мускул 493
Ресничные черви 148, 149
Ретикулярные клетки 260
Ригидность 256
Ризопласт 39
Ризоподии 28
Ришта 223*, 224
Роговица 361, 493
Ропалии 131
Роптрии 58, 60
Рострум 489, 498, 499
Ротовой конус 116
— аппарат грызущий 342*
— — колющий 343*
— — лакающий 343*
— — лижущий 345*
— — сосущий 344*
Ротовые лопасти 130*, 131
Ротовые щитки 534
Рудисты 474, 482
Рука 512
Руки 513, 548, 556
Ручейники 394

С

Самец карликовый 306, 319, 326
Самка основательница 391, 392
— партеногенетическая 314, 376, 391,
392, 397
Сапрофитное питание 40
Сарапча перелетная 388
— лусынная
Саркодовые 22
Саркомастигофоры 22
Саркоплазматический мешок мышечной
клетки 211*
Саркоспоридии 62
Свайник двенадцатиперстной кишки 219,
220*
Свекловичная нематода 225, 226*
Сверлящие губки 111
Светочувствительные клетки 276
Сегмент интеркалярный 331, 333, 336,
354, 370, 437
— шейный 331, 333, 334, 339
Сегментарные органы 257
Сегментация гетерономная 290, 311, 430
— гомономная 290, 311, 333, 399,
430
Сегменты ларвальные 500
Семенные капсулы 270, 271
Семенные мешки 270, 271, 279, 284
Семяприемник 271*
Сенокосец обыкновенный 419
Сенокосцы 407, 408, 413, 414, 415, 419,
421, 435
Сенсииллы 154, 165, 356
— вкусовые 359, 360, 361
— механорецепторные 357
— обонятельные 359, 360
— хордотональные 357*
Сепия 499
Септы 135, 256
Сорога 370
Седерменты 228*, 229
Сибирская двуустка 174

Сидячебрюхие 397
Сизигий 52, 54
Сикон 102
Симбиоз у губок 111
Симфилы 332, 337, 338
Синкарион 78
Синус 300, 301, 404, 439, 442, 444, 452
— перикардиальный 366
Синцитий 211, 244
Силункулиды 285, 286, 287, 288
Система гистоваскулярная 289
— нервная разбросанно-узловая
442, 449, 460
Систематика 13, 16, 17
Сифон 497, 539
— вводной 474
— выводной 474
— головоногих 489
Сифоноглиф 135
Сифонофоры 127
Складка мантийная 318, 319, 444, 454,
511, 512
Склериты 291
Склеробласты 103, 105, 136
Склеросепты 137, 142
Сколлекс 9, 181
Сколлопендра 334, 338
Сколлофоры 357, 358, 359
Скорпион водяной 394
Скорпионы 407, 408, 409, 411, 412, 413,
415, 416, 417, 418, 434, 435
— ложные 435
Скробии 244
«Скрытая личинка» 272, 273*, 289
Скрыточелюстные 345, 349, 380, 387
Слизень 455*
Сложное яйцо 157, 168
Слой фарфоровидный 455
Слоновая болесень 223*, 224
Совка озимая 394, 395*
Совокупительная сумка 246
Соленокиты 257, 258
Солифер 194
— бычий 186, 188*
— невооруженный 186
— свиной 187*, 188, 188*
Солнечники 23
Сольпуги 406, 408, 412, 414, 419, 421, 435
Соматический эмбриогенез 110
Сосальщики 163
Сосуд брюшной 335
Сосуды мальпигиевы 292, 335, 370, 406,
410, 411, 428, 436
Спайник парадоксальный 178, 179*
Сперматофор 279, 306, 368, 416, 417, 419,
421, 440
Сликулы 105, 136, 216
Спиральное дробление 262, 267, 284, 285,
288
Спиральноресничные 82
Спонгин 105
Споробласт 57
Споровики 22, 52
Спорогония 52, 55, 56
Спорозоит 52, 57, 62, 64
Спороплазма 71
Спороциста 57, 169, 170, 173
Споры 57, 60, 69, 71
Среднегрудь 340, 345, 346, 363

Стадия мизидная 328
Статобласт 504, 508, 509
Статолит 304, 462
Статоцист 122, 131, 154, 260, 303, 304,
443, 447, 449, 452, 454, 461, 465,
492
Ствол нервный педальный 446, 448, 452,
461
— — плевровисцеральный 443,
446, 447, 448, 461
Створки спор 69, 70
Створки яйцеклада 349
Стебелек 407, 418, 419
Стеблевая нематода картофеля 228
Стебельчатые 397
Стеклянные губки 112
Стернит 291, 345, 350
Стигма 40, 336, 338, 363, 365, 374, 412,
414, 419, 439
Стилет 212, 214*
Столбик 347
Столбик хрустальный 451, 457
Стома 212, 214*
Стрекательные капсулы 70
Стрекательные клетки 117
Стрекательные нити 70
Стрекозы 389, 433
Стробила 132, 182
Стробиляция 132
Субимаго 390
Сублитераль 5
Субституция 278
Субумбрелла 122
Султан теменной 464
Схизоцель 288
Сцифистома 132
Сцифоидные медузы 129
Сяжки 340, 341, 343, 354, 359

Т

Табуляты 142
Тагма 290, 291, 333, 393, 430
Тазик 345
Таракан черный 342*, 351*, 363*, 367*,
389, 390*
Тараканы 389
Тарантул 421
Тегумент 165
Тека 121
Тела грибовидные 354, 355
— кардиальные 354, 356, 374, 375
Тела прилежащие 354, 356, 374, 375
Тело жировое 336, 353, 366, 370
Телобласты 263, 267, 280, 307, 572
Тельсон 291, 293, 296, 298, 302, 309, 323,
324, 325, 326, 334, 338, 339, 349, 403,
405, 407, 418
Телье сколопендрное 357, 359
Темная пластинка 263, 264*, 284
Теменной султан 263, 264*
Темноцефалы 160
Тергит 291, 345, 347, 350
Терка 442, 445
Термиты 51, 389
Тетрахимениум 82
Тидемановы железы 531

Тизануры 349, 353, 434
Тип 13
Тифлозоль 269, 270*
Тихоокеанский палоло 261*
Тихоходки 427, 435
Тля кровяная 385, 393*
Тли 393
Токсоплазма 59
Томаты 83
Тонкопанцирные 433
Торнария 565
Торсия 466
Трахеи 9, 292, 300, 331, 336, 344, 346,
347, 353, 358, 359, 363, 364, 365, 374,
406, 413, 414, 415, 419, 421, 433, 435,
436, 439
Трахеиные 292, 331
Трахеолы 363, 364, 441
Трепанг 547
Трехствистые 159
Тривиум 543
Трилобиты 399, 404, 431, 434, 444
Трилобитообразные 292, 399
Тритоцеребрум 292, 303, 354, 412, 438
Трихоботрии 413
Трихоцисты 74
Трохофора 240, 250, 254, 263, 264*, 267,
272, 281, 284*, 285, 288, 290, 309, 442,
443, 448, 449, 464, 480, 499, 502
Турбеллярии 149, 198, 243, 284, 288, 289
Турбоспираль 454

У

Удонеллиды 160
Уздечка 570
Узлы pedalные 461
Улитка виноградная 458*
Улитки 463
Урночки 287
Уро-генитальный канал 244
Уроподы 326
Усач 249
Устрица 474, 477
Устье 28

Ф

Фагоцитарные органы 215, 217*
Фагоцителла 93, 95, 113, 162
Фагоцитобласт 93, 163
Фагоцитоз 24, 93, 99
Фагоциты 374
Фалаанга 419
Филлоксера виноградная 392*
Филогенез 11, 13, 93
Филогенетика 14
Филогения 13, 14, 15
Финны 189
Фораминиферы 23, 27
Форониды 502, 517, 521
Фотопериод 377
Фотофоры 328
Фрагмокон 489

Х

Хелифоры 425, 426, 427, 435
Хелицероветые 292, 401, 431, 434, 435, 436
Хелицеры 401, 402, 404, 405, 407, 408,
410, 412, 417, 419, 421, 431, 435
Хеморрепторы 359
ХиаSTONEврия 466
Хлярии 402
Хитон 297, 409, 442
Хитоны 443, 444
Хлорогенные клетки 259, 269, 270*, 279
Хлорофилл 36
Хоаноциты 101, 102
Хоботок 204, 561, 562
Хроматофоры 36, 302, 305
Хрусталик 361, 363
Хрящ радулярный

Ц

Целенхима 551
Целлюляризация 94
Целом 250, 255, 256, 258, 266*, 269, 275,
277, 281, 282, 283, 284, 285, 286,
288, 289, 291, 306, 309, 369, 437, 442,
448, 452, 460, 499, 502, 506, 512, 514,
523, 564, 570, 575
Целомическая мезодерма 263, 265
Целомические мешки 250, 265, 279
Целомодукт 96, 258, 266, 271, 289, 290,
292, 305, 306, 334, 404, 412, 433, 436,
439, 440, 441, 442, 448, 452,
462, 479, 499, 502, 511, 561, 564
Цементные железы 245, 246
Центральная капсула 32
Ценур 190
Цепень 186
— вооруженный 194
— карликовый 195
— невооруженный 186, 194
— тыквенный 187
Цепни 197
Целочка нервная брюшная 292, 300, 301,
302, 303, 335, 336, 337, 354, 356, 366,
402, 403, 404, 412, 426, 428
Церкарии 169*, 170
Церки 349, 350
Церкомер 177
Цестодообразные 197, 199
Цестоды 181, 199
Цефализация 253, 430, 431
Цефалокарнды 311, 314, 432
Цикадовые 392
Цикл развития грегариин 54*
— — кокцидий 56*
— — малярийного плазмодия 63*
— — сифонидных 132*
— — токсоплазмы 59*
— — фораминифер 29*
— — сезонный 377, 378
Цикломорфоз 239
Циклоп 224
Цирри 73, 85, 88, 253
Циста 25, 26, 77
Цистид 502, 503, 504, 505
Цистицерк 190
Цистостеиды 522*, 561
Цифонаут 509

Челюстегрудь 300, 323, 324, 325, 327
 Челюсти 456
 Челюстные пиявки 281
 Челюсть нижняя 340, 343, 344, 394
 Червец желобчатый 385, 386*, 397
 Червецы 393
 Черви кольчатые 290, 301, 436, 445, 499
 — малощетинковые 290
 — многощетинковые 435
 Чередование поколений 125, 173
 Черепашка вредная 393*, 394*
 Чернильный мешок 491
 «Чертов палец» 490
 Чешуекрылые 394
 Чешуйки 394
 Четырехжаберные 499
 Четырехлучевые кораллы 141
 Членистоногие 290, 433, 436, 442
 — бесчленистые 432
 Членистые лилии 551
 Чудесная сеть 546

Ш

Шаровки 553
 Шашень 482
 Шейная железа 214, 217*, 228*
 Шелкопряд тутовый 367*, 372*, 385
 Шершень 379*
 Шестилучевые кораллы 135*, 136, 141
 Шизогония 52, 57, 64
 Шип хвостовой 402, 403, 404

Щ

Щели легочные 407
 Щель жаберная 562, 563
 Щетинконосные пиявки 275, 280
 Щетинкохвостки 388
 Щетинкочелюстные 574
 Щит головной 400
 — хвостовой 400
 Щитки 312, 313*, 432
 — гигантские 401, 405
 Щитовиднощупальцевые 547
 Щиток головной 561
 Щупальце «гектокотилизированное» 497
 Щупальцевые 501
 Щупальцеосец 501

Эволюционная морфология 15
 Эдриастеронидеи 522*, 552, 553*
 Экдизон 374
 Экзоподит 295, 296, 328
 Экзувий 310
 Экология животных 13, 15, 16
 Эксконьюганты 78
 Экскреты 256
 Эксумбрелла 122
 Эктодерма 95, 101, 114, 242, 244, 258, 263, 266, 280
 Эктодермальные телобласты 272, 273*
 Эктоневральная система 526*, 528, 546
 Эктопаразиты 274
 Эктоплазма 20, 23, 27, 37, 53, 72, 94
 Элефантингазис 224
 Элитры 251, 268, 348
 Эндодигония 60
 Эндомитоз 76
 Эндоплазма 20, 23, 24, 25, 37, 53, 72, 94
 Эндоподит 295, 296
 Эндоцерас 497
 Энтероцельное образование целома 556
 Энтодерма 95, 101, 114, 263
 Эпимерит 52, 55
 Эпиневральная полость 534, 540, 546
 Эпиподит 293, 295, 299, 300, 400
 Эпистом 501, 504, 511, 512, 513
 Эпителиальное тело 493
 Эпиточная часть тела 261*
 Эстеты 443, 446, 447, 448
 Эхинококк 190, 195
 Эхиноплутеус 555*
 Эхиуриды 281, 284, 285
 Эфиопская область 6
 Эфиопиум 314
 Эфира 133

Ю

Южная галловая нематода 255

Я

Язык 445
 Язычковый 429, 430
 Яйцевой мешок 225, 271, 272*, 279
 Яйцеклад 350, 397
 Янтарка 171

A

- Acantharia 32, 33, 35
 Acanthaster 532
 Acanthobdella 274, 277*
 — livanovi 280
 — pelidina 280*
 Acanthobdellida 274, 275, 277
 Acanthocephala 96, 244
 Acanthocephala 244, 249
 Acanthocephalus lucii 245*
 Acanthochiton disorepans 446*
 Acanthometra elastica 34*
 Acari 421
 Acephalina 53, 55
 Achatina 453
 Achteres 317*
 Aclitellata 250
 Acme 469
 Acoela 152*, 153, 154, 156, 157, 158, 162, 163
 Acoelomata 96
 Acrania 560
 Acropora 138
 Actinaria 141
 Actinomyxidia 67
 Actinosphaerium eichhorni 35, 36*
 Adenophorea 217*, 228*, 229
 Adonata 483
 Aega 326
 Aeolididae 457
 Aeolosoma 274
 Aeourea 124*
 Aglantha 126, 127*
 Aeschna 391*
 — grandis 390
 Agrotis segetum 394, 395*
 Alcioppe 260*
 — contrainiu 258*
 — vanadis 268
 Alciopidae 267
 Alcippe 319
 — lampas 320*
 Alcyonaria 140
 Alcyonidium 511
 — mamillatum 503*
 Alcyonium 135*
 Aloionema 230
 Amandibulata 432
 Ammonites 499
 Ammonoidea 499
 Amoeba proteus 23*, 25
 Amoebina 23
 Amphibia 12
 Amphicora 260
 Amphineura 443, 449, 453, 461, 499, 500
 Amphipoda 299, 300, 323, 433
 Amphitretus pelagicus 485*
 Anacanthotermes turkestanicus 389
 Analgopsis 422
 — passerinus 422*
 Ancylostoma caninum 214*
 — duodenale 219, 220*
 Androctonus 412*
 Anguillula acetii 219
 Anguina tritici 227*, 228, 229
 Anisogammarus 327
 Annelida 96, 243, 250, 268, 281, 288, 290, 399
 Anodonta 176, 473*, 475*
 — celensis 480*
 Anomura 330
 Anopheles 62, 64, 383, 399
 Anoplodactylus 427*
 Anoplura 383
 Anostraca 301*, 311, 431, 432
 Antedon rosacea 558*
 Anthozoa 116, 140, 143
 Antipates 320
 Antipatharia 141
 Anuraea cochlearis tecta 239
 Aphaniptera 383, 397
 Aphelinus mali 384*
 Aphidinea 393
 Aphrodite 268
 Apis mellifera 356*, 385*
 Aplacophora 449
 Aplysia 456
 Aplysina aereophoba 107*
 Apocrita 397
 Apoda 543, 545, 546, 547
 Apus 308*
 Arachnida 401, 406, 411, 412, 413, 417, 432, 435
 Aranei 408, 410*, 418, 419
 Araneus diadematus 410*, 414*
 Arca 475, 478, 500
 Arcella vulgaris 26*
 Archaeogastropoda 471
 Archannelida 254, 268
 Archidesmus 339
 Archihirudinea 374, 280
 Architeuthis 498, 499
 Arenicola 251*, 257, 267, 268
 — marina 267
 Argasidae 422, 423
 Argiope 515*
 Argonauta 490, 496, 499

Argulus foliaceus 318*
Argyroneta aquatica 420
Arion 230, 456
 — *ater* 455*
Aristocystis 553, 560*
 — *bohemicus* 554*
Artemia salina 312*
Arthropoda 96, 290, 291, 301, 370, 399,
 430, 432, 435, 436, 439, 440
Articulata 430, 512, 517, 551
Ascaris 215
Ascaris lumbricoides 221, 229
Ascidia 11
Ascomorpha minima 235
Ascothoracida 315, 320
Ascothorax 320
 — *ophioctenis* 322*
Asellus aquaticus 299, 226, 325*
Aspidochirota 543, 545, 547
Aspidogaster conchicola 175
Astacura 330
Asterias 532
 — *rubens* 532
Asteroidea 523, 529, 531, 532, 540
Asthenosoma 537
Astomata 82
Astrorhiza 27
Atentaculata 146
Athecata 121, 126
Atolla 133
Atubaria 566, 567
Aulacantha scolymantha 34
Aurelia 132*
 — *aurita* 130*, 133
Autolytus 261, 262*
Aves 12
Azygobranchia 471

B

Balanoglossus 565, 566
 — *clavigerus* 566
Balantidium coli 82
Balanus 319
 — *hammeri* 320*
Basommatophora 472
Bathynomus 326
Belemnites 489, 490, 499
Belemnitida 499
Belemnoidea 499
Bellerophontidae 466*, 467, 471
Belosepia 489*, 490, 499
Bentoctopus profundorum 485*
Beroe cucumis 147*
Bilateria 95, 114
Biorrhiza pallida 397*
Bipalium 159
Birgus latro 330
Bithynia 469, 471
 — *leachi* 174
Bivalvulea 70
Blastocrinus 554
Blastoidea 523, 554, 561
Blattella germanica 389, 390*
Blatta orientalis 367*, 389, 390*
Blattoidea 389
Bodo 47
Bombus 343

Bombyx mori 367*, 372*, 385
Bonellia 284, 285
 — *viridis* 283
Bosmina longirostris 314
Bothrioplana 152*
Bothryocrinus decadactylus 549*
Brachycera 398
Branchellion 277, 281
Branchiata 9, 292, 431, 432
Branchiobdella 274
Branchiocerianthus 127
Branchionus 236*
Branchiopoda 301, 311, 322, 502, 511
Branchipus 304*, 312
 — *stagnalis* 311*, 432
Branchiura 315, 330
Brisingidae 523
Bryozoa 9, 502, 511
Buccinum 471
 — *undatum* 470
Bugula 510*
Bupalus piniarius 395
Bursaria 88
Buthus eupeus 407*, 418

C

Cabera pusaria 378*
Calcarea 112
Calcispongia 112
Callidina 240
Callochiton 446*
Calopteryx virgo 390
Campodea plusiochaeta 388
Cancer 330
Cancerpepon elegans 326*
Capitellidae 258*, 260
Caponiidae 414
Carcinoscorpius 405
Carcinus 330
 — *maenas* 329
Cardioceras cordatum 497*
Cardium 477, 484
 — *edule* 473*
Carinaria 471
Carpoidea 523, 552*, 560
Carybdea 131*, 133
Caryophyllaeus 185
Cassis 456*
Catriona 456
Caudoboveata 501
Cephalina 53, 55
Cephalobaena tetrapoda 429*
Cephalocarida 311, 314
Cephalodiscus 566, 567
 — *dodecalophus* 567*
Cephalopoda 450, 487, 489, 491, 493, 494,
 497, 498, 501
Cerambycidae 396
Ceratium 46
Ceratomaster 532
Ceriantharia 141
Cestoda 9, 149
Cestodaria 149
Cestus veneris 146, 147*
Chaetoderma nitidulum 449*
Chaetodermatina 501
Chaetognatha 97, 574, 576

- Chaetonotus maximus 209*
 Coleoptera 348, 395
 Chaetopterus 268
 Charonia 455*
 Chelicerata 292, 401, 405, 431, 432, 434, 436
 Chelifer cancroides 408*, 414*, 419
 Chilidonella 82
 Chilopoda 331*, 332, 333, 333*, 337, 338, 339, 433
 Chiridota 543*, 547
 Chironomidae 399
 Chiropsalmus 133
 Chlamydomonas 47
 Choanophlagellata 47, 102
 Choanophorus indicus 569*
 Chondrophora 126*, 127
 Chordata 11, 560
 Chrysomonadina 46, 91
 Cicadinea 392
 Ciliophora 22, 72
 Cimex lectularius 393*, 394
 Cirripedia 306, 315, 318, 319
 Cirrothauma 498
 — murraya 485*
 cirrus 238
 Cladocera 298, 312, 314, 432
 Cliona 111
 Clione limacina 472, 455*
 Clionidae 113
 Clitellata 250, 268, 274
 Clypeaster 543
 Cnidosporidia 22, 67
 Coccidiida 55
 Coccidiomorpha 52, 55
 Coccinea 393
 Coccus cacti 385
 Codaster 554
 Codosiga 47
 Coelenterata 95, 96, 147, 162, 562
 Coelomata 285
 Coeloplana 147*, 162
 — metchnikovi 162
 Coenobitha 330
 Collembola 387
 Collozoum 34*
 Colpidium 81
 Colpoda 81
 Conchifera 443, 449, 500, 501
 Conchostraca 312, 313, 432
 Convoluta 151*, 152*, 158, 159
 Copepoda 298, 301*, 302, 305, 306, 307, 315, 316, 317
 Corallium rubrum 141
 Cornacuspongida 113
 Coronata 133
 Coronula 319
 Corynosoma strumosum 248*
 Cossus cossus 395
 Cranchia scabra 485*
 Crangon 328
 Crania 512
 Craspedocusta 126*, 127
 Criconema georgiensis 218*
 Crinoidea 523, 548, 550, 551, 561
 Crisia 510*, 511
 — eburnea 503*
 Cristatella 509, 511
 — mucedo 508*, 510, 511*
- Crustacea 292, 297, 311
 Cryptocercus 50
 Cryptochiton 443
 Cryptopanax 444
 Ctenophora 95, 143, 146, 147
 Cuberitidae 113
 Cubomedusae 133
 Cucumaria 471, 542*, 544*, 546
 — frondosa 546
 Culex 383
 Cumacea 325
 Cumopsis 325
 Cunina 127
 Curculionidae 396
 Cyamidae 327
 Cyanea capillata * 130, 133
 Cyathocystis 553*
 Cyclophyllidea 183*, 186*, 191
 Cyclophorus 469
 Cycloposthium bipalmatum 78
 Cyclops 308*, 316*, 317
 Cydippe 147
 Cyllichna 472
 Cymothoa 326
 Cypraea 454, 471
 Cypris 304*, 318
 — pubera 322
 Cyrtoceras 497
 Cytaster 553
 Cystoidea 523, 552, 553*, 560, 561
- D
- Dactylogryidae 180, 181
 Dactylogyrus 180
 — vastator 176, 177*
 Dalyella viridis 159*
 Daphnia 314
 — pulex 296*, 314
 Dasyleptus 386
 Daudebardia rufa 463*
 Decapoda 296, 299, 300, 301*, 306, 310, 328, 488, 495, 496, 499
 Demodex folliculorum 422, 424*
 Demospongia 112, 113
 Dendrobaenia 511
 — flustroides 503*
 Dendrochirota 543, 544, 546
 Dendrocoelum lacteum 149*, 159
 Dendrocystides 544, 552
 Dendrogaster 296, 320, 321
 — dichotomus 322*
 Dentalium 288
 — entale 485
 Dermacentor 423
 — pictus 424*
 Deroceras 472
 — reticulatus 470
 Derocheilocaris 315
 Derocheilocaris remanei 316*
 Deuterostomia 96, 289, 521, 556, 560, 574
 Diadema 542
 Diastylis 325
 — goodsiri 325*
 Dibranchia 494, 495, 499
 Dicrocoelium 174
 — dendriticum 164*, 166, 174
 — lanceatum 174
 Dictyonema 568*

Didacna 7
 Didinium nasutum 80*, 81, 82
 Didymozoidae 164
 Diffugia 26*
 Dileptus 82
 Dinobryon sertularia 42*
 Dinoflagellata 37, 40, 46, 91
 Dinophilus 252*, 254, 257, 267, 268
 Diocophyme renale 229*
 Diotocardia 454, 464, 468*, 471
 Diphyllbothrium 183*, 187
 — latum 187*, 190, 192
 Diploblastica 95, 114
 Diplograptus 568*
 Diplopoda 331*, 332, 333, 334, 335*, 337,
 338, 339, 433
 Diplura 387
 Diplostomatidae 175
 Diprion pini 396*
 Diptera 343, 369, 373, 383, 398
 Diplozoon 178
 — paradoxum 178, 179*, 181
 Dipylidium caninum 187
 Ditylenchus 214*
 — destructor 228
 Docoglossa 471
 Dodecalopoda mawsoni 425
 Doratopsis sagitta 485*
 Dracunculus medinensis 223*, 224, 229
 Dreissena 473, 483*, 484
 — polymorpha 479*, 482
 Dromia 308*
 Drymonema 133
 Dytiscus marginalis 365*

E

Ecardines 512, 514, 517
 Echinobothrium 191
 Echinocidarid 535*
 Echinodermata 97, 522, 554, 556, 560
 Echinoidea 535, 540, 543
 Echinorhynchus salmonis 247
 Echinospaerites aurantium 554
 Echinostomatidae 175
 Echinus 541
 Echiurida 242, 281, 284
 Echiurus 282*
 — echiurus 282*
 Ectognatha 344, 348, 375, 388, 434
 Edriaster 553
 Edriasteroidea 523, 552, 553*, 561
 Eimeria 56
 — carpelli 59
 — intestinalis 59
 — magna 59
 — smithi 59
 — tenella 59
 — zúñi 59
 Elaspoda 547
 Eleutherozoa 523, 561
 Elpidia 547
 Emyda vittata 39
 Enchytraeus 272, 273, 274
 — albidus 272*
 Endoceras 497
 Entamoeba coli 26
 — histolytica 26
 Enterobius vermicularis 220*, 221, 229

Enteropneusta 562, 563*, 565*
 Entocolax 470
 Entodinium 4
 Entognatha 345, 348, 371, 375, 387, 434
 Entoprocta 502, 519, 521
 Ephemeroptera 390
 Ephemera vulgata 390, 391*
 Epiphanes senta 240
 Erannis aurantiaria 367*
 — defoliaria 367*
 Ergasilus 317
 — peregrinus 317*
 Ergatus spiculatus 358*
 Eriophyes 422*
 Eriophyidae 425
 Eriosoma lanigerum 385, 393*
 Errantia 267, 268
 Eubranchipus vernalis 294*
 Euchirudinea 281
 Eucladia 548
 — jonstoni 547
 Eudorina 43, 45, 92
 Euglenoidea 47, 91
 Euglypha alveolata 26*, 27*
 Eugregarinida 52
 Eulamellibranchia 478*
 Eumelazoa 95, 115*, 209
 Eunephthia 141
 Eunice 253*
 — gigantea 267
 — viridis 261*, 267
 Eunicidae 254, 261
 Eunicites 267
 Euperipatus weldoni 438*
 Euphausia 308*
 — pellucida 327
 — superba 328
 Euphausiacea 301*, 327
 Euplectelia 106*, 111
 Eurygaster integriceps 393*, 394
 Eurypterida 405
 Eurypterus 405
 — fischeri 406*
 Euscolopendridae 339
 Euscorpius 417

F

Fasciola hepatica 165, 166*, 170*, 171, 173
 Filibranchia 478*
 Fissurella 462*, 458, 469*, 471
 Floscularia 235
 — ringens 236*
 Flustra 502
 Fontaria 334
 Foraminifera 23
 Forcipulata 532
 Fruticicola 174

G

Galathea 306, 307*
 Galeodes araneoides 408*, 419
 Galunna 422
 — mucronata 422*
 Gamasoidea 422
 Gammarus 327

Gammarus lacustris 327
Garella variegata 412*
 Gastropoda 9, 450, 453, 459, 465, 466, 467, 468*, 480, 484, 501
Gastrophilus intestinalis 384*
Gastrotricha 208, 237, 243
Geodia 113
Geophilus 338, 339
Gersemia 140*
Geryon affinis 302*
Gigantostroaca 401, 405, 406*, 407, 434, 435
Globigerina 30
Glomerus 564
Glossina morsitans 48, 399
 — *palpalis* 48*
Glossiphonia 279, 281
 Glyceridae 257
Gnathobdellida 276, 277, 278, 281
Gnathostomula 159*
Gnathostomulida 158
Gonionemus 126*, 127
Gonium 42
 Gordiacea 234
Gordius 231*
 — *aquaticus* 233*
Gorgonaria 140
Graptolithida 562, 568
Gregarinina 52
Gromia oviformis 28*
Gryllotalpa gryllotalpa 389*
Gymnolaemata 503, 505*, 506, 507, 509, 511, 521
Gymnostomata 82
Gyratryx hermaphroditus 155*
Gyrinus notator 355*
Gyrodactylus elegans 177*, 178
Gyrodactylidae 180, 181

H

Haemadipsa ceylonica 281
Haementaria 279, 281
 — *costata* 281*
Haemopsis sanguisuga 279, 281
Haemosporidia 62
Haliclystus 133, 134
Haliocryptus spinulosus 231*, 242
Haliotis 455, 459, 469*, 470, 471
Halistemma 128*
Hamingia 284
Heckericystis 552*
Hectocotylus 497
Helicina 469
Heliolitidae 142
Heliometra 551, 552
 — *glacialis* 549*, 550*, 559*
Heliozoa 23, 35
Helix pomatia 457*, 470, 472
Hemiaspis limuloides 405
Hemichordata 97, 560, 561
Hemiptera 383
Heptatella kimurai 408*
Herpobdella 281
Hesione 436
Hesionidae 254
Heterocentrotus 542
Heterocypris reptans 297*, 322
Heterodera 225

Heterodera schachtii 225, 226* 228
Heteropoda 470, 471
Heterotricha 88
Hexacorallia 134, 137, 142
Hexaster 523
Hippurites 474*, 475
Hirudinea 268, 274, 290
Hirudinidae 279
Hirudo medicinalis 274*, 275*, 279, 281
Holophrya 74*, 82
Holotricha 82
Holothuria 523, 543, 547
Homarus 328, 330
Homoptera 391
Hoplolaimus tylenchiformis 214*
Hutchinsoniella 315*
Hyalonema 111
Hyalospongia 104, 112
Hyalostylus 111
Hydra oligactis 117*, 119, 127
Hydrachnellae 422
Hydrarachna 422
 — *geographica* 422*
Hydrobia 4
Hydrocorallia 126*, 127, 140
Hydrozoa 116, 126*, 140, 142
Hylobius abietis 396
Hymenolepis 183*
Hymenoptera 380, 397, 398
Hymenostomata 82
Hyperammata 27
Hypermastigina 37, 51, 92
Hypotricha 88

I

Ibla 319
Iceria purchasi 385, 386*
Ichthyophthirius 81, 82, 83*
Idmonea tumida 503*
Ikeda tenioides 284
Inarticulata 512, 517
Insecta 331, 339, 341, 342, 346, 362, 379, 385, 387
Ipidae 396
Irregularia 542, 543, 561
Ischnochiton magdalenensis 448*
Isopoda 299, 300, 323, 325, 433
Isoptera 380, 389
Ixodes 423
 — *persulcatus* 423, 424*
 — *ricinus* 410*, 423
Ixodidae 422

J

Joenia annectens 39*
Joldia 483
Julus 338*

K

Kamptozoa 519
Kinetofragminophora 82
Kinetoplastida 48, 47
Kinorhyncha 231, 232, 234, 243

L

Lambli 42
 — *intestinalis* 50
Lamellibranchia 450, 472, 473, 474, 476, 477*, 478*, 479, 481, 482, 484, 500, 501
 — *barchami* 570
Lamellisabella 568, 574
Lamproglena 317*
 — *compacta* 317
Lamprops corroensis 325
Lampyrus 353
 — *noctiluca* 353*
Lasius brevicornis 355*
Latrodeclus tredecimguttatus 409*, 421
Leander 305*
Leishmania 48
 — *donovani* 49
 — *tropica* 48
Lepas 319*
Lepididiscus 553*
Lepidonotus 251*, 268
Lepidoptera 394
Lepidurus apus 313
Lepisma 388
 — *saccarina* 389*
Leptinotarsa decimlineata 395*, 396
Leptogorgia 140
Leptolida 126
Leptoplana 159
 — *alcinoides* 149*, 152
Leptostraca 306, 323, 433
Lernaecocera 317, 318*
 — *branchialis* 317
Leucochloridium 171, 472
 — *paradoxum* 171, 172*
Leucusolenia 104
Ligula 191, 192
 — *intestinalis* 192*
Limax 456
Limnadia lacustris 313*, 314
Limnadiidae 313
Limnomedusae 126
Limnophilus 394*
Limulus 405*
 — *polyphemus* 405
Linckia 531*, 532
Lingula 512, 517
Linguatula serrata 430
Linguatulida 429, 435, 436
Liphistius malayanus 408*
Lithobius forficatus 332, 335*, 339
Lithophaga 481, 483
Littorina 470, 471
Livoneca 326
Locusta migratoria 372*, 388
Loligo 490, 494, 498, 499
 — *edulis* 485*
Loligopsis 489*
Loricata 443, 445, 446, 447, 448*, 449, 499, 500
Loxosoma 519, 520
Lubomirskiidae 113
Lucanus cervus 340*
Lucernaria 133
Lumbricomorpha 272, 274, 280
Lumbricus 269, 271*, 273*
 — *terrestris* 270*, 272*
 — *variegatus* 272

Lycosa singoriensis 421
Lycosidae 408
Lycoteuthis diadema 485*, 494
Lygistorus sanguineus 355*
Lymnaea 471
 — *stagnalis* 453*
 — *truncatula* 171, 472

M

Machilis 388, 389*
Macracanthorhynchus hirudinaceus 244*, 245, 248
Macrobiotus hufelandi 428*
Macrostromida 152, 158
Macrostromum 158
Macrura 301*
Madreporaria 141
Magellania 517
 — *flavescens* 512*
 — *venosa* 511
Maja 309*
Malacosoma neustria 395
Malacostraca 293, 295, 296, 306, 311, 322, 431, 432, 433
Mammalia 12
Manayunkia 267
Mandibulata 432
Margaritifera 481, 483
Mastigamoeba aspera 36*
Mastigophora 22, 36, 37, 91
Maxillopoda 299, 300, 311, 315, 432
Megascolides australis 269
Melasoma 371*
Meloidogyne 226*
 — *incognita* 225, 226*, 229
Melolontha hippocastani 396
Melonites 542*
Mesocypris terrestris 322
Mesogastropoda 471
Mesorhabditis spiculigera 214*
Mesostoma 152*
 — *ehrenbergii* 149*
Metazoa 92, 162
Miastor 377
Microlyda dujardini 427
Microphallus 167*
Microsporidia 22, 71
Microstromum 158*
Mixopterus kiaeri 406*
Mobilia 82
Moerisia 129*
Mollusca 96, 442, 443
Molpadia 547
Molpadonia 547
Monchistera subfiliformis 218*
Monetaria moneta 470
Moniliformis moniliformis 244*
Monogenoidea 149
Monograptus 568*
Mononchus 214*
Monoplacophora 450, 452, 499, 500
Monotocardia 468*, 471
Multivalvulea 70
Murex 469*, 471
Musca domestica 345*, 383
Myrianda 261
Myriapoda 331, 332, 337, 433

Mysis relicta 324, 325
Mystacocarida 315, 431
Mytilidae 482
Mytilus 473, 477, 481, 483
— *edulis* 482
Myxobolus pfeifferi 67
Myxosporidia 67
Myxosoma cerebrialis 70
Myxotheca arenilega 28, 29
Myzostomida 268
Myzostomum 252, 257, 267

N

Naidomorpha 272, 274, 280
Nasselaria 35
Nassula ornata 81, 82
Natantia 328, 330
Nautuloidea 497, 499
Nautilus 465, 486, 489, 492*, 493*, 495*,
496, 499, 501
— *pompilius* 486
Nebalia 323
— *geoffroyi* 323*
Nemathelminthes 96, 209, 232, 234, 241,
242, 243, 249, 288
Nematocera 398
Nematoda 210, 229, 230, 231, 232, 240, 243
Nemathomorpha 232, 234
Nemertini 96
Neomenia carinata 449*
Neorhabdocoela 159
Neopilina 450, 451*, 452*, 500, 501
— *galathea* 450, 451, 452*
Neorhynchus 247
Nepa 394
Nereidae 261
Nereis 251*, 268
— *diversicolor* 267
— *pelagica* 252*, 253*, 265*
Nitzschia sturionis 180
Noctiluca 46
Nops coccineus 414*
Nosema apis 72
Notholca 240
Notommatidae 235
Notonecta 394
— *glaucia* 393*
Notostraca 312, 432
Nucula 475, 482, 483
— *tenuis* 483*
Nudibranchia 454, 456, 472
Nyctoterus 88
Nymphon 427*
— *rubrum* 425*

O

Obelia 120*, 122, 124
Octocorallia 136, 137, 140
Octopoda 486, 490, 491, 496, 499
Octopus 499
Ocythoe catenulata 496*
Odonata 389
Oligobranchia dogieli 570, 571*
Oligochaeta 268, 270, 273, 274, 277, 279,
290
Oligochymenophora 82

Oligotricha 88
Ommastrephes 489*
Omphium 142
Oniscus 326
Onychophora 96, 436, 442
Opalina 42
Opalinina 37, 42, 51
Operophtera brumata 367*, 395
Ophiactis virens 535
Ophiocistia 523, 547, 561
Ophiothrix fragilis 533*
Ophiura sarsi 533*
Ophiuroidea 523, 532
Opiliones 408, 418, 419
Opisthobranchia 453, 454, 459, 463, 464,
465, 468*, 469, 470, 472
Opisthorchis felineus 174
Orchosteoidea californica 294*
Oreaster 532
Oribatidae 5, 422
Ornithodoros 423
— *papillipes* 423, 424*
— *tolozani* 421*
Orophocrinus 554*
Orthoceras 497, 499
Orthoptera 388
Ostracoda 297, 299, 301*, 302, 305, 306,
311, 318, 322, 432
Ostracoteuthis 489*
ostracum 455
Ostrea 473, 477, 480, 481, 482*, 483

P

Pachimerium ferrugineum 331*
Pachydiscus 498
Pagurus 330
Pagurus bernhardus 329*
Palaeocchinoidea 542*, 543
Palaeophonos 435
Palinura 330
Palinurus 328, 330
Pandalus 309*, 328
— *borealis* 329*
Pandorina 43, 45
Pantopoda 425, 426, 427*, 435
Paralithodes camtschatica 328, 330*
Paramacella 470
Paramecium 72*
— *caudatum* 72*
Paramecia 449
Parazoa 95, 101
Parenteroxenos 470
— *dogieli* 471
Parmacella 472
Patella 464, 469, 471
— *pontica* 457*
— *rota* 462*
Patiria 532
Pauropoda 331*, 332, 333, 339
Pauropus sylvaticus 331*, 339
Pecten 477, 478, 480, 483
— *yessoensis* 482
Pedalion 240
Pedicellina cernua 520*
Pedipalpi 408
Pediculus capitis 394
— *vestimenti* 394*
Pelagothuriidae 394*

- Pelagia 133
 Pelmatozoa 548, 552, 554, 561
 Pelodera aspera 217*
 — teres 216*
 Peltogaster 319
 Pennatula 140*
 Pennatularia 140
 Pentacrinus 559
 Pentremites 554
 Peridinium 46
 periostracum 455
 Peripatoides 441
 — novae-zelandiae 438*, 440*
 Peripatopsis 437*, 441
 Peripatus 441*
 — torquatus 441
 Periphylla 133
 Periplanetta 50
 Peritricha 82
 Phaeodaria 34, 35
 Phagocytellozoa 95, 98
 Phalangium opilio 408*, 418*, 419
 Phanerozonia 532
 Phascolion strombi 288
 Phascolosoma 286*
 — margaritacea 285, 288
 Phlebotomus 48, 383, 399
 Pholas 481, 484
 Phoronidea 502, 517
 Phoronis 518*, 519*
 — psammophila 518*
 Phylactolaemata 504*, 506, 507, 508, 509,
 510, 511, 521
 Phyllium crurifolium 378*
 Phryganea striata 394*
 Phtirus pubis 394
 Phyllobothrium 183*
 Phyllodoce 251*, 253*, 257*
 Phyllococidae 258*
 Phyllozoa 295, 300, 309, 311, 312, 432
 Physalia 129
 Phytomastigina 37, 46, 52
 Phytomonadina 47
 Pieris brassicae 395
 Pinctada 481
 — margaritifera 483
 Pinna 481
 Piroplasma 66
 Piroplasmidae 66
 Pisces 12
 Piscicola 277, 281
 Placentonema gigantissima 219
 Placozoa 95, 98
 Planocera 152*
 Planorbarius corneus 472
 Planorbis 454, 471
 Plasmodium 62, 65
 — falciparum 65
 — malariae 65
 — ovale 66
 — vivax 65
 Plathelminthes 96, 148, 274
 Platyctenidea 146
 Pleurotomaria 469*, 471
 Plumatella 510*, 511
 — repens 505*, 510
 Poccilochirus necrophori 423*
 Podarke latifrons 258*
 Poecilotheria regalis 418*
 Pogonophora 9, 97, 560, 568, 569
 Polyarthra 240
 Polycelis 159
 Polychaeta 9, 240, 250, 252, 254, 258, 259,
 260, 267, 273, 277, 280, 282, 284, 290,
 295, 299, 309, 399, 430, 431, 436, 445,
 464
 Polycladida 149*, 151, 152*, 153, 156, 157,
 158, 160, 162
 Polydesmus 339
 — complanatus 331*
 Polygordius 264*, 268
 Polyhymenophora 82, 84
 Polymastifida 50
 Polymorphus 247, 249
 Polyphaemus 432
 Polyplacophora 443
 Polypodium 127
 Polystoma 177
 — integerrimum 177*, 180*
 Polystomatidae 180
 Polytoma uvella 45*
 Polyzonium rosalbum 334
 Pomphorhynchus laevis 249*
 Pontoporeia 247, 248
 Porcellio 325*, 326
 Porelia 511
 — saccata 503*
 Porifera 101
 Porocephalus clavatus 429*
 Porpita 126*
 Potamobius 328, 330
 — astacus 294*
 Priapulida 241*, 242, 243, 249
 Priapulus caudatus 241*, 242
 Pristionchus aerivora 217
 Pristocephalus 312
 Procerodes lobata 159
 Pronata 468*
 Prorhipidoglossa 501
 Prorodon 74, 82
 Prosobranchia 453, 454, 455, 456, 459, 463,
 464, 465, 466, 468*, 469, 470, 471
 Prostomia 289
 Proteroblastus 553*, 554
 Protobranchia 473, 477, 478*, 479, 480, 483*
 Protocepsis 281
 Protodrilus 254, 268
 Protostomia 96, 288, 521
 Protracheata 436, 439
 Protura 387, 388, 434
 Pseudoscorpiones 408, 414, 419
 Pseudophyllidea 183*, 191
 Psillinea 392
 Pteriidae 482
 Pterobranchia 9, 562, 566, 568
 Pterotrachea 456, 462*, 463*, 471
 Pterotrachea coronata 453, 454*
 Pteropoda 470, 472
 Ptychodera 566
 — minuta 562*
 Pulex irritans 396*, 397
 Pulmonata 9, 453, 454, 459, 463, 465,
 468*, 469, 470, 472
 Puncturella noachina 463*

R

Radiata 95
 Radiolaria 23, 31
 Regularia 541
 Reptantia 330
 Requena 474*, 482
 Reticulitermis lucifugus 389*, 390*
 Rhabdammina 27
 Rhabdias 231
 — bufonis 230*
 Rhabdocoela 149*, 152*, 153, 157, 159, 243
 Rhabdopleura 566, 567*
 Rhynchobdellida 275, 277, 281
 Rhynchonella 517
 Rhyphidocystis 552*
 Rhyzocrinus lavotensis 551
 Rhizomastigina 47
 Rhizopoda 23
 Rhizostoma pulmo 133, 134*
 Rhizostomidae 131, 133
 Richthofenia 517
 Rodolia 385, 386*, 397
 Rotatoria 235, 237, 240
 Rotula augusti 541*
 Rugosa 140, 142
 Rynilla 386

S

Saccoglossus 566
 — kowalevskyi 562*
 Sacculina 296, 299, 319, 321*
 Sagartia 141
 Sagitta gazellae 575
 Saiticidae 413
 Sarcocystis 56
 Sarcodina 22
 Sarcomastigophora 22, 36
 Sarcophaga carnaria 355*
 Sarcoptes scabii 422, 424*
 Sarcosporidia 62
 Scalpellum 319
 Scaphander 472
 Scaphopoda 450, 484, 485, 501
 Schistocerca gregaria 388
 — peregrina 376
 Schistosoma 175
 — haematobium 174*
 Schizophyllum sabulosum 334, 339
 Scolecida 96
 Scolopendra 334, 338
 — morsitans 339
 Scolopendrella immaculata 331*, 338
 Scorpiones 418
 Scutigera 336, 338
 Scyphozoa 116, 143
 Secernentea 217*, 228*, 229
 Sedentaria 9, 267, 268, 290, 573
 Semaestomeae 133
 Sepia 489*, 490, 494, 495*
 — officinalis 487*, 488*, 491*, 493*, 499
 Septibranchia 478*, 484
 Serpula 251*, 268
 Serpulidae 255
 Sphaeroeca 47
 Siboglinum 568, 570, 574

Sida 432
 Simulium 383
 Sinagoga 320
 Siphodentalium lobatum 485
 Siphonomecus multicinctus 285, 288
 Sipunculida 242, 285, 288, 545
 Sipunculus 286

— nudus 288
 Slimonia acuminata 406*
 Sminthurus viridis 388*
 Solaster 532
 Solasteridae 532
 Solenogastres 449, 501
 Solifugae 408, 419
 Spadella 574
 Spatangus 543
 Sphaeronis globulus 554
 Sphaerularia bombi 224, 225*
 Sphinx ligustri 366
 Spinulosa 532
 Spirifer 513, 514*
 Spirorbis 251*, 268
 Spirobrachia beklemisschevi 571*, 574
 Spiroboius 334
 Spirontocaris polaris 294*
 Spirostomum 74, 81, 87
 Spirotricha 82
 Spirula 488*, 489*
 Spirulirostra 489*, 499
 Spongia 95, 101
 Spongilla 108*
 Spongillidae 113
 Sporozoa 22, 52, 91
 Spumellaria 33, 35
 Squilla oratoria 324*
 Stauromedusae 133
 Steineria mirabilis 218*
 Stenoglossa 470
 Stentor 74, 77, 87*
 Stephanoceros 235
 Stephanoceros fimbriatus 236*
 Stephanosphaera 45
 Stereobalanus 566
 — canadensis 563*
 Stichopus japonicus 547
 Stilbocrocis heeri 386*
 Stomatopoda 300, 301*, 323
 Strabops tracheri 406*
 Stomatoporoidea 140
 Strongylocentrotus 538*, 541, 554*
 — droebachiensis 236*, 237*
 Stylaria lacustris 272, 273*
 Stylommatophora 472
 Stylocephalus longicollis 54*
 Stylochichia mytilus 88*
 Succinea 171, 472
 Sycon raphanus 102
 Suctoria 72, 88
 Symphyla 331*, 332, 333, 338
 Symphyta 397
 Synapta 543*, 547
 — inherens 547*

T

Tabanus 399
 Tabulata 140, 142

Tachipleus 405
 Taenia solium 187*, 188, 189
 Taeniarhynchus saginatus 184*, 186*, 187, 191
 Tardigrada 427, 435, 436
 Tetrabanchia 472
 Telepus 251*
 Telyphonus caudatus 418*
 Temnocephalida 160
 Tendipes 366
 Tentaculata 97, 146, 501
 Teredo 475, 484
 — navalis 482, 483*
 Testacea 23, 27
 Testicardines 512, 514, 517
 Tethya 113
 Tetrabanchia 492*, 493*, 494, 495, 499
 Tetracorallia 141
 Tetrachymena 82
 Tetrphyllidea 183*
 Tetrarhynchus 181, 183*
 Thalassema 284
 Thalassophysy pelagica 31*
 Thalesa lunator 384*
 Thecaphora 121, 126, 127
 Theileria 67
 Theodoxus fluviatus 471
 Tintinnoidea 80, 84, 88
 Thysanoessa raschii 328
 Thysanura 348, 388, 434
 Tjalfiella 146, 147*
 Tonna 456
 Tonicella marmorea 443*, 444*, 445*
 Tortrix viridana 395
 Toxoplasma 56
 — gondii 59, 62
 Tracheata 9, 292, 331, 411, 431, 432, 436
 Tremanotus 454*, 466
 Trematoda 149
 Triatoma 394
 Trichinella spiralis 221, 222*, 229
 Trichocephalus trichiura 219, 220*, 229
 Trichodina 81, 85
 Trichogramma evanescens 384*
 Trichomonas 38, 50
 — angusta 49*
 — hominis 50
 — vaginalis 50
 Trichoplax adhaerens 98
 — reptans 98
 Trichoptera 394
 Tricladida 149*, 152, 153, 155, 159
 Tridacna 484
 — gigas 472
 Trilobita 399
 Trilobitomorpha 9, 292, 399, 431, 432, 434
 Trilocularia 191*
 Triops cancriformis 313*
 Tripiloides vulgaris 216*
 Triploblastica 95
 Trithyreus cambridgei 408*
 Trochilium 379
 — apiforme 379*

Trochosphaera 235
 — solstitialis 236*
 Trochus 470, 471
 Trombidiformes 422
 Trypanorhyncha 183*
 Trypanosoma 38, 47
 — brucei 48
 — equiperdum 48
 — evansi 48
 — rhodesiense 47
 — vittata 39*
 Tubifex 273
 Tubularia 127
 — larynx 125*
 Turbellaria 149*, 150, 152, 153, 172, 209, 243, 501
 Turbo 455, 470
 Turrilites 499
 — catenatus 497*

U

Udonellida 161*
 Unio 483
 — pictorum 481
 — tumidus 481
 Unionidae 480, 481
 Urnatella 520

V

Vanadis formosa 258*
 Velella 127
 Vermes 12
 Vespa crabro 379*
 Viteus vitifolii 392*
 Viviparus 7, 469, 471
 Volchovia 548
 Volvocidae 43
 Volvox 42, 43, 45, 92
 — globator 44
 Vorticella 85

W

Wohlfahrtia magnifica 398
 Wuchereria bancrofti 229

X

Xiphosura 401, 402, 405, 434

Z

Zebrina 174
 Zoantharia 141
 Zoomastigina 37, 47, 52
 Zoothamnium arbuscula 85
 Zygobanchia 471

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие редактора	3
Введение	4
История зоологии	12
Система животного мира	17

Подцарство Одноклеточные

Тип Саркомастигофоры (Sarcomastigophora)	22
Класс I. Саркодовые (Sarcodina)	22
Подкласс I. Корненожки (Rhizopoda)	23
Подкласс II. Лучевики (Radiolaria)	31
Подкласс III. Солнечники (Heliozoa)	35
Класс II. Жгутиконосцы (Mastigophora)	36
Подкласс I. Растительные жгутиконосцы (Phytomastigina)	46
Подкласс II. Животные жгутиконосцы (Zoomastigina)	47
Тип Споровики (Sporozoa)	52
Класс I. Грегарины (Gregarinina)	52
Класс II. Кокцидиеобразные (Coccidionorpha)	55
Дополнение к типу Sporozoa	66
Тип Киндоспоридии (Cnidosporidia)	67
Тип Микроспоридии (Microsporidia)	71
Тип Инфузории, или Ресничные (Ciliophora)	72
Класс I. Ресничные инфузории (Ciliata)	72
Класс II. Сосущие инфузории (Suctoria)	88
Филогения подцарства простейших (Protozoa)	90

Подцарство Многоклеточные

Надраздел (Phagocytellozoa)	98
Тип Пластинчатые животные (Placozoa)	98
Филогения типа Placozoa	100
Надраздел (Parazoa)	101
Тип Губки (Spongia, или Porifera)	101
Класс I. Известковые губки (Calcarea, или Calcispongia)	112
Класс II. Стекланые губки (Hyalospongia)	112
Класс III. Обыкновенные губки (Demospongia)	112
Филогения типа Spongia	113
Надраздел Eumetazoa	114
Раздел Лучистые (Radiata)	114
Тип Кишечнополостные (Coelenterata, или Cnidaria)	114
Класс I. Гидрозои (Hydrozoa)	116
Подкласс I. Гидроидные (Hydroidea)	116
Подкласс II. Сифонофоры (Siphonophora)	127
Класс II. Сцифоидные медузы (Scyphozoa)	129
Класс III. Коралловые полипы (Anthozoa)	134
Подкласс I. Восьмилучевые кораллы (Octocorallia)	140
Подкласс II. Шестилучевые кораллы (Hexacorallia)	141
Подкласс III. Четырехлучевые кораллы (Tetracorallia, или Rugosa)	141
Подкласс IV. Табуляты (Tabulata)	142
Подкласс V. Гелиолитиды (Heliolitidae)	142
Филогения типа Coelenterata	142
Тип Гребневники (Stenophora)	143
Класс Гребневники (Stenophora)	143
Раздел Билатеральные (Bilateria)	148

Тип плоские черви (Plathelminthes, или Platyodes)	148
Класс I. Ресничные черви (Turbellaria)	149
Класс II. Сосальщики (Trematoda)	163
Подкласс I. Дигенетические сосальщики, или Дауустки (Digenea)	175
Подкласс II. Аспидогастры (Aspidogastrea)	175
Класс III. Моногенеи (Monogeneoidea)	176
Подкласс I. Низшие моногенеи (Polyonchoinea)	181
Подкласс II. Высшие моногенеи (Oligonchoinea)	181
Класс IV. Ленточные черви (Cestoda)	181
Класс V. Цестодообразные (Cestodaria)	197
Филогения плоских червей и вопрос о происхождении паразитизма	198
Дополнение к типу Plathelminthes, Mesozoa	201
Класс I. Ортонектиды (Orthonectida)	201
Класс II. Дидцемиды (Dicyemida)	202
Тип Немертины (Nemertini)	202
Класс Немертины (Nemertini)	203
Подкласс I. Неворуженные немертины (Anopla)	207
Подкласс II. Вооруженные немертины (Enopla)	207
Тип Круглые, или Первичнополостные, черви (Nemathelminthes)	207
Класс I. Брюхооресничные черви (Gastrotricha)	208
Класс II. Собственно Круглые черви, или Нематоды (Nematoda)	210
Подкласс I. Аденофорей (Adenophorea)	229
Подкласс II. Секрепенты (Secernentea)	229
Нематоды и вопрос о происхождении паразитизма	230
Класс III. Киноринхи (Kinorhyncha)	231
Класс IV. Волосатики (Nematomorpha)	232
Класс V. Коловратки (Rotatoria)	235
Дополнение к типу Nemathelminthes	241
Класс Приапулиды (Priapulida)	241
Филогения типа Nemathelminthes	243
Тип Скребни (Acanthocephales)	244
Класс Скребни (Acanthocephala)	244
Тип Кольчатые черви (Annelida)	250
Подтип I. Беспоясковые (Aclitellata)	250
Класс I. Многощетинковые (Polychaeta)	250
Подкласс I. Бродячие (Errantia)	268
Подкласс II. Сидячие (Sedentaria)	268
Подтип II. Поясковые (Clitellata)	268
Класс I. Малощетинковые (Oligochaeta)	268
Класс II. Пиявки (Hirudinea)	274
Подкласс I. Древние пиявки (Archihirudinea)	280
Подкласс II. Настоящие пиявки (Euhirudinea)	281
Дополнения к типу Annelida	281
Класс Эхиуриды (Echiurida)	281
Класс Сипункулиды (Sipunculida)	285
Филогения типа Annelida	288
Тип Членистоногие (Arthropoda)	290
Подтип Жабродышащие (Branchiata)	292
Класс I. Ракообразные (Crustacea)	292
Подкласс I. Жаброногие раки (Branchiopoda)	311
Подкласс II. Цефалокариды (Cephalocarida)	314
Подкласс III. Максиллоподы (Maxillopoda)	315
Подкласс IV. Ракушковые раки (Ostracoda)	322
Подкласс V. Высшие раки (Malacostraca)	322
Подтип Трахейные (Tracheata)	331
Класс I. Многоножки (Myriapoda)	331
Подкласс I. Симфилы (Symphyla)	338
Подкласс II. Пауроподы (Pauropoda)	339
Подкласс III. Двупарноногие, или Кивсяки (Diplopoda)	339
Подкласс IV. Губоногие (Chilopoda)	339
Класс II. Насекомые (Insecta)	339
Подкласс I. Скрыточелюстные насекомые (Entognatha)	387
Подкласс II. Открыточелюстные, или Настоящие насекомые (Ectognatha)	388
Подтип Трилобитообразные (Trilobitomorpha)	399
Класс Трилобиты (Trilobita)	399
Подтип Хелицеровые (Chelicerata)	401
Класс I. Мечехвосты (Xiphosura)	402
Класс II. Гигантские щитни, или Ракокорпионы (Euripterida, или Gigantostraca)	405
Класс III. Паукообразные (Arachnida)	406

Дополнение к типу Arthropoda	425
Класс I. Морские пауки (Pantopoda)	425
Класс II. Тихоходки (Tardigrada)	427
Класс III. Язычковые, или Пятиустки (Linguatulida)	429
Филогения типа Arthropoda	430
Тип Онихофоры (Onychophora)	436
Класс I. Первичнотрахейные (Prottracheata)	436
Тип Моллюски (Mollusca)	442
Подтип Боконервные (Amphineura)	443
Класс I. Панцирные, или Хитоны (Loricata, или Polyplacophora)	443
Класс II. Бороздчатобрюхие, или Беспанцирные (Solenogastres, или Aplacophora)	449
Подтип Раковинные (Conchifera)	449
Класс I. Моноплакофоры (Monoplacophora)	450
Класс II. Брюхоногие (Gastropoda)	453
Подкласс I. Переднежаберные (Prosobranchia)	471
Подкласс II. Заднежаберные (Opisthobranchia)	472
Подкласс III. Легочные (Pulmonata)	472
Класс III. Пластинчатжаберные, или Двустворчатые (Lamellibranchia, или Bivalvia)	472
Класс IV. Лопатоногие (Scaphopoda)	484
Класс V. Головоногие (Cephalopoda)	485
Подкласс I. Четырехжаберные (Tetrabranchia)	499
Подкласс II. Двужаберные (Dibranchia)	499
Филогения типа Mollusca	499
Тип Шупальцевые (Tentaculata)	501
Класс I. Мшанки (Bryozoa)	502
Класс II. Плеченогие (Brachiopoda)	511
Подкласс I. Беззамковые (Ecardines, или Inarticulata)	517
Подкласс II. Замковые (Testicardines, или Articulata)	517
Класс III. Форониды (Phoronidea)	517
Дополнение к типу Tentaculata	519
Класс Внутрипоршищевые (Entoprocta, или Kamptozoa)	519
Филогения типа Tentaculata	521
Тип Иголокожие (Echinodermata)	522
Подтип Элеутерозои (Eleutherozoa)	523
Класс I. Морские звезды (Asteroidea)	523
Класс II. Змеехвостки, или офиуры (Ophiuroidea)	532
Класс III. Морские ежи (Echinoidea)	535
Подкласс I. Правильные ежи (Regularia)	541
Подкласс II. Неправильные ежи (Irregularia)	542
Класс IV. Голотурии (Holothuroidea)	543
Класс V. Офиоцистии (Ophiocistia)	547
Подтип Пельматозои (Pelmatozoa)	548
Класс I. Морские лилии (Crinoidea)	548
Класс II. Карпоидеи (Carpoidea)	552
Класс III. Эдриоастероидеи (Edrioasteroidea)	552
Класс IV. Шаровки (Cystoidea)	553
Класс V. Морские бутоны (Blastoidea)	554
Эмбриональное развитие Echinodermata	554
Филогения типа Echinodermata	560
Тип Гемихордовые (Hemichordata)	561
Класс I. Кишечнодышащие (Enteropneusta)	562
Класс II. Крыложаберные (Pterobranchia)	566
Тип Погонофоры (Pogonophora)	568
Класс Погонофоры (Pogonophora)	569
Тип Щетинкочелюстные (Chaetognatha)	574
Класс Щетинкочелюстные (Chaetognatha)	574
Основные этапы филогенетического развития животного мира	577
Указатель русских названий и терминов	582
Указатель латинских названий и терминов	594

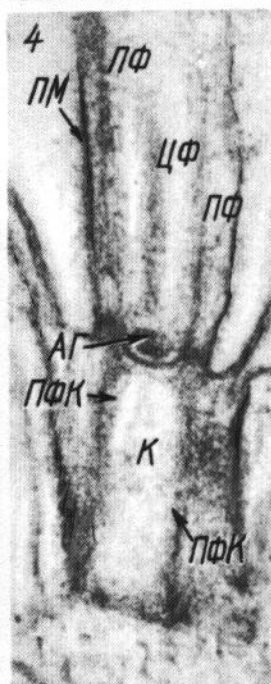
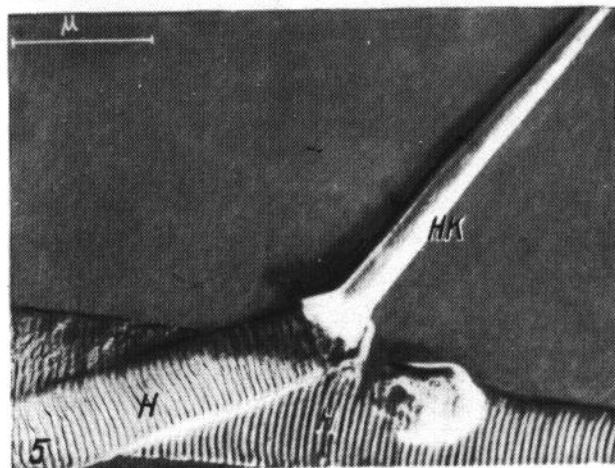
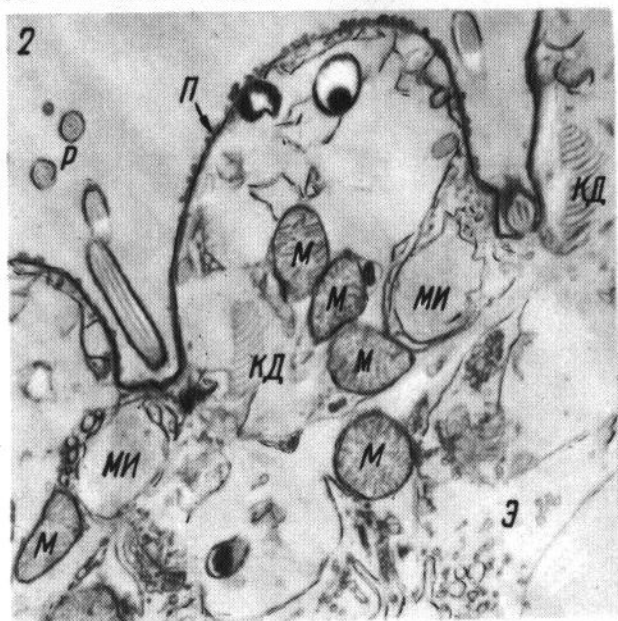
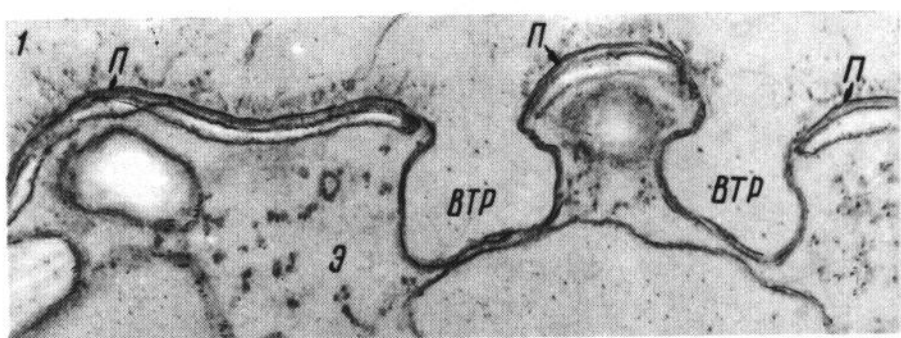


Таблица I. 1 — Разрез поверхности тела равноресничной инфузории *Loxodes magnus*, 60 000 × (ориг. Райкова). 2 — Поперечный разрез равноресничной инфузории *Tracheloraphis caudatus*, 16 000 × (ориг. Райкова). 3 — Поперечный разрез реснички равноресничной инфузории *Kentrophoros latum*, 90 000 × (ориг. Райкова). 4 — Продольный срез через основание реснички и кинетосому инфузории *Kentrophoros latum* на продольном срезе, 60 000 × (ориг. Райкова). 5 — Выстреленная трихоциста инфузории *Neobursaridium gigas*, 20 000 × (по Дразеско).

АГ — аксиальная гранула, К — кинетосома, КД — кинетодесмы, М — митохондрии, МИ — мионемы, Н — поперечно исчерченная нить трихоцисты, НК — наконечник трихоцисты, П — пелликула, ПМ — поверхностная мембрана, ПФ — периферические фибриллы, ПФК — периферические фибриллы кинетосомы, Р — реснички, ЦФ — центральные фибриллы, Э — эндоплазма с вакуолями

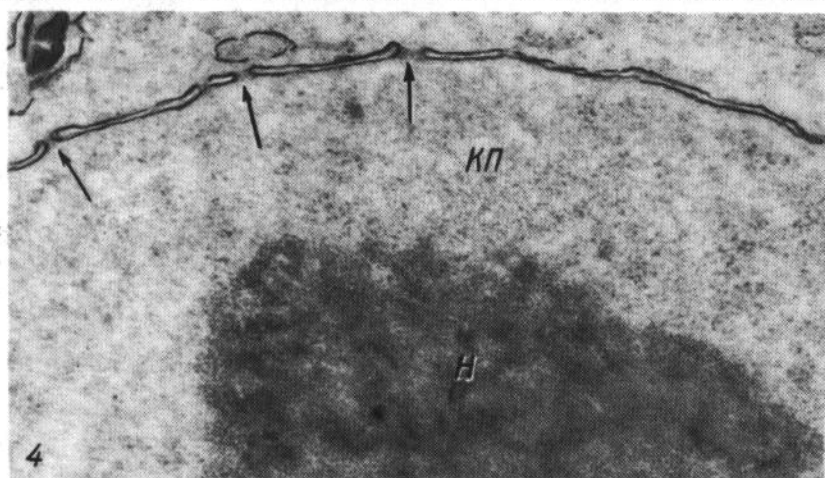
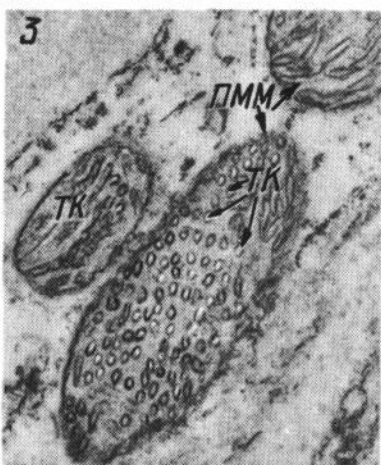
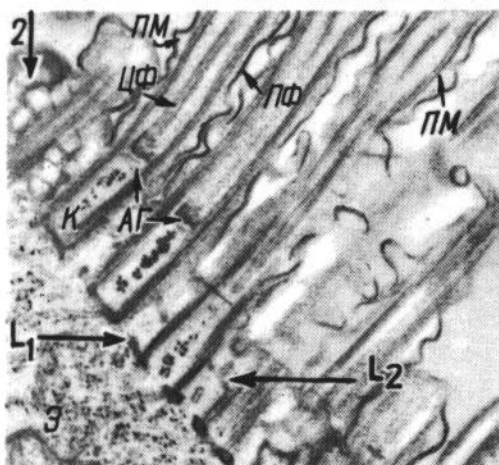
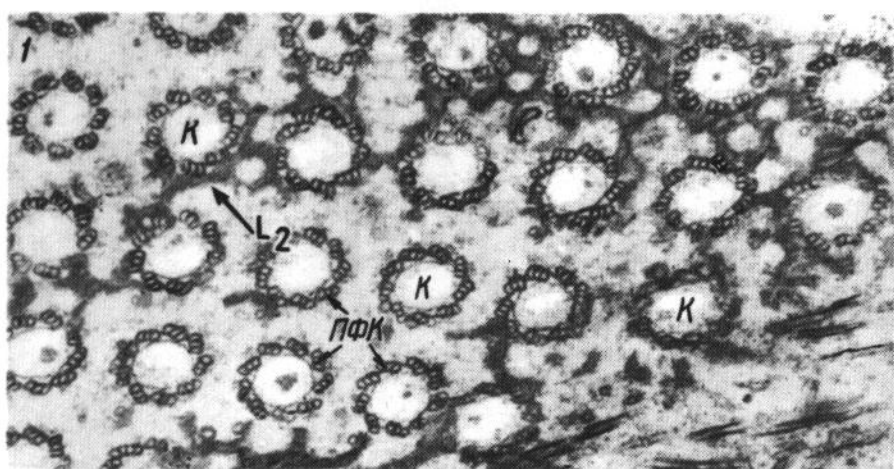


Таблица 11. 1 — поперечный разрез основания цирры брюхогесничной инфузории *Euplotes eurystomus*, 45 000 × (по Тюфро с соавторами). Стрелка L_2 указывает на плотный материал, соединяющий кинетосомы в пучок. 2 — Продольный срез основания цирры *Euplotes eurystomus*, 34 000 × (по Тюфро с соавторами). Стрелки L_1 и L_2 указывают на плотный материал, соединяющий кинетосомы на двух уровнях. 3 — митохондрия инфузории *Trachelonema sulcata*, 36 000 × (оригинал Ковалевой). 4 — Срез через участок ядра гамонта грегарины *Selenidium*, 30 000 × (по Вивье и Шревелю). Стрелки указывают отверстия в двухслойной ядерной мембране.

АГ — аксиальная гранула, К — кинетосомы, КП — кариоплазма с гранулами хроматина, Н — нуклеола, ПМ — поверхностная мембрана ресничек, ПММ — поверхностная мембрана митохондрий, ПФ — периферические фибриллы, ПФК — периферические фибриллы кинетосом, ТК — трубчатые кристы митохондрий, ЦФ — центральные фибриллы, Э — эндоплазма

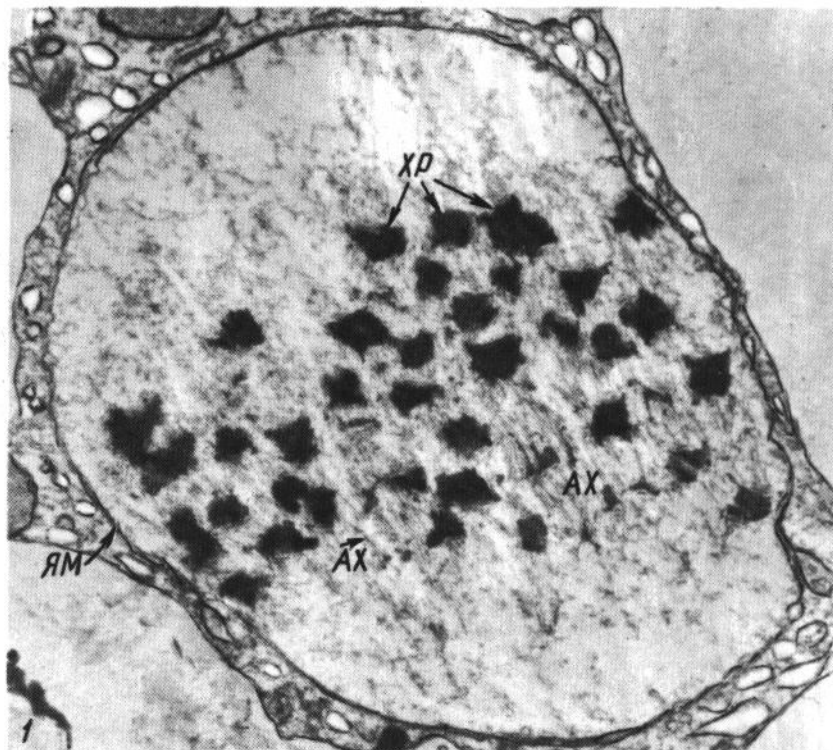


Таблица III. 1 — Срез через микронуклеус равноресничной инфузории *Loxodes magnus* в стадии метафазы, 11 000 × (ориг. Райкова). 2 — Срез через развивающегося шизонта концидии *Eimeria magna*, 8500 × (ориг. Снигиревской).

АХ — нити ахроматинного веретена, КД — коноид, КП — кариплазма, МЗ — формирующиеся мерозонты, ОТ — остаточное тело, РР — ронтрии, ХР — хромосомы, Я — ядро, ЯМ — двойная ядерная мембрана

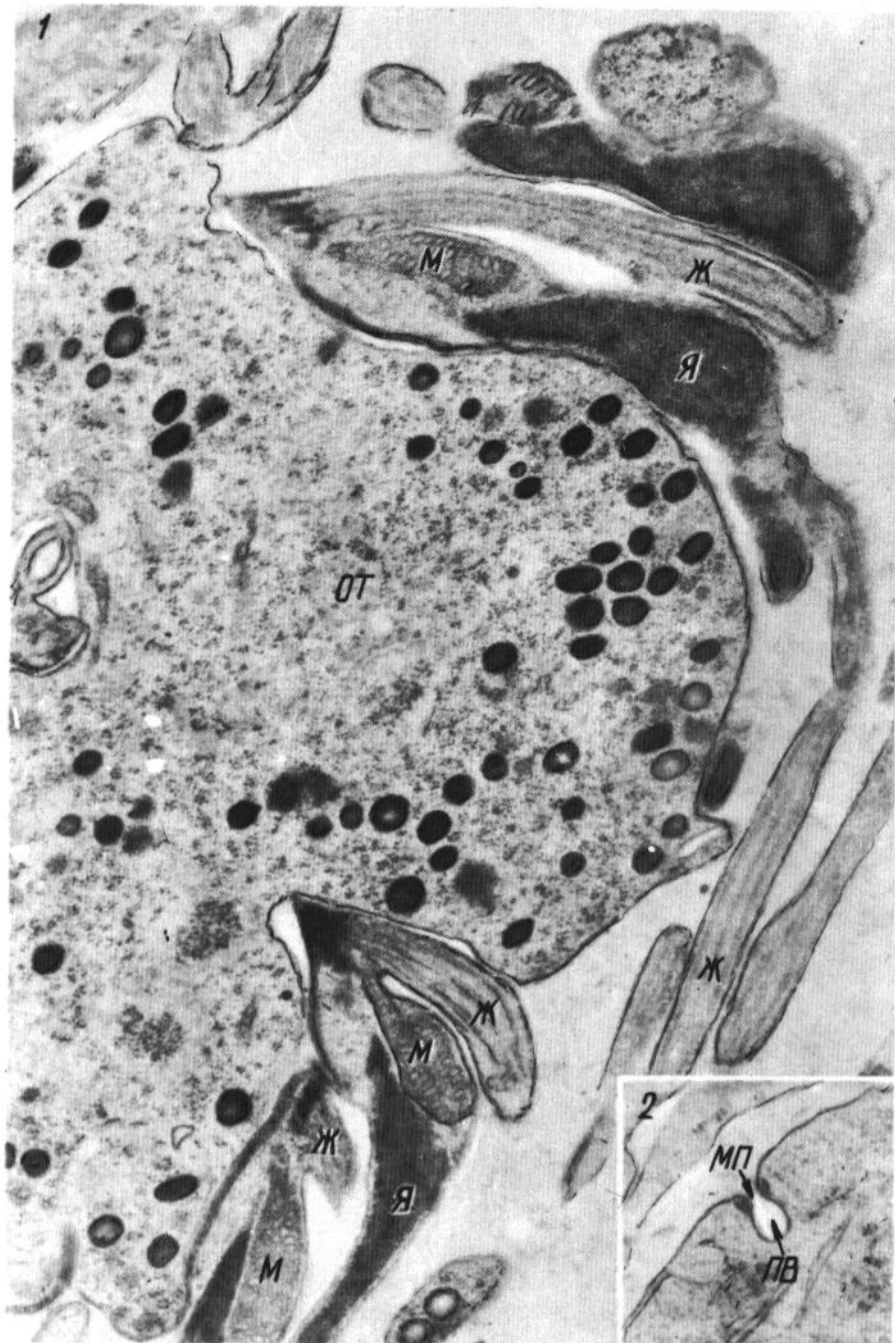


Таблица IV. 1 — Срез через участок микрогамонта кокцидии *Eimeria intestinalis* с формирующимися микрогаметами, 28 000 × (ориг. Снигиревской). 2 — Срез через участок молодого шизонта-кокцидии *Eimeria intestinalis*, 30 000 × (ориг. Снигиревской).

Ж — жгутики микрогамет, М — митохондрия микрогаметы, МП — микропора, ОТ — остаточное тело, ПВ — формирующаяся пищеварительная вакуоль, Я — ядро

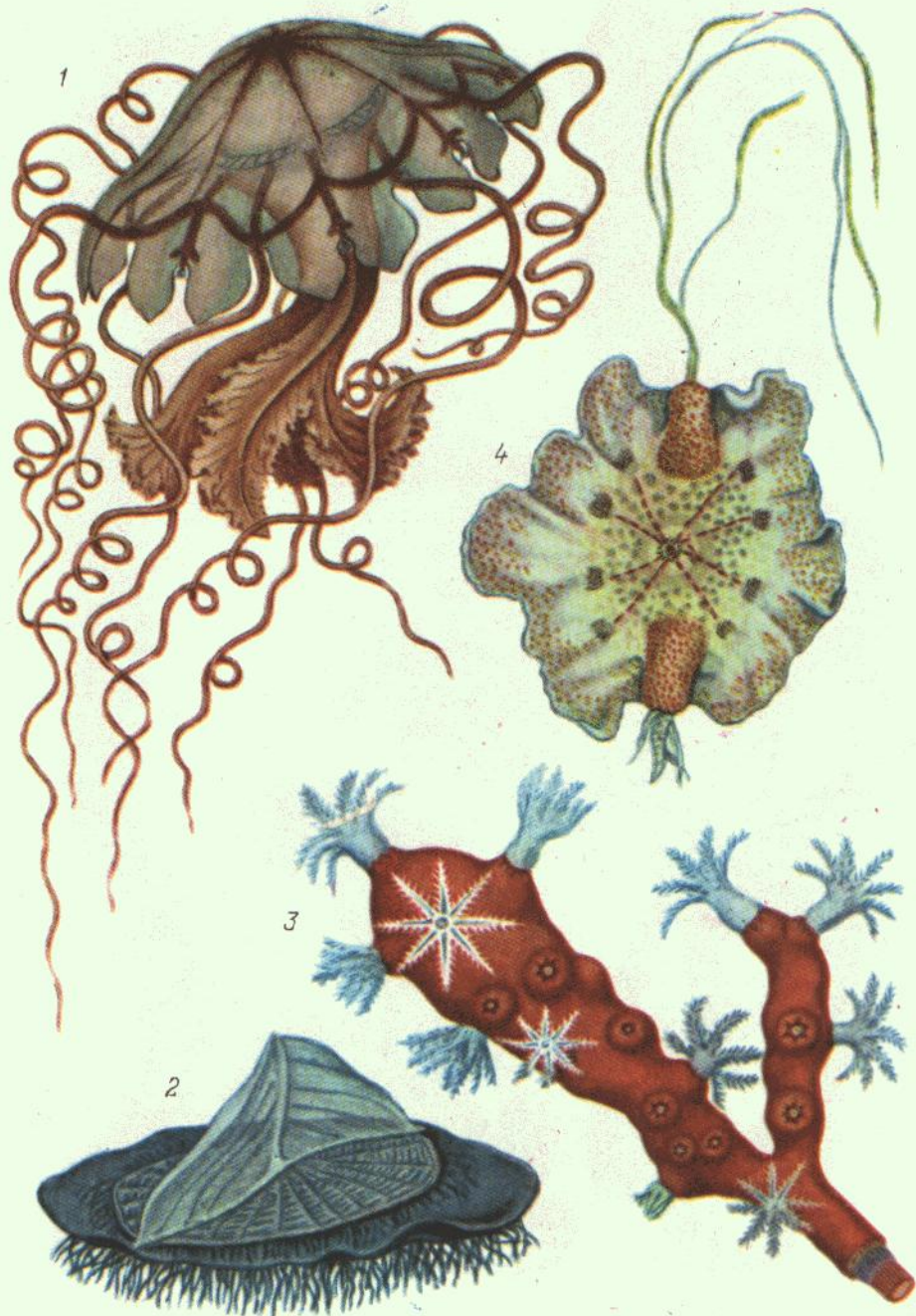


Таблица V. Кишечнополостные: 1 — Сцифоидная медуза *Floresca parthenia* (по Геккелю). 2 — Плавающий одиночный гидроид *Verella vellea* из Chondrophora (по Савилову). 3 — Благородный коралл *Corallium rubrum* (из Лейкарта). 4 — Ползающий гребневик *Stenoplana duboscqui* (по Давыдову).

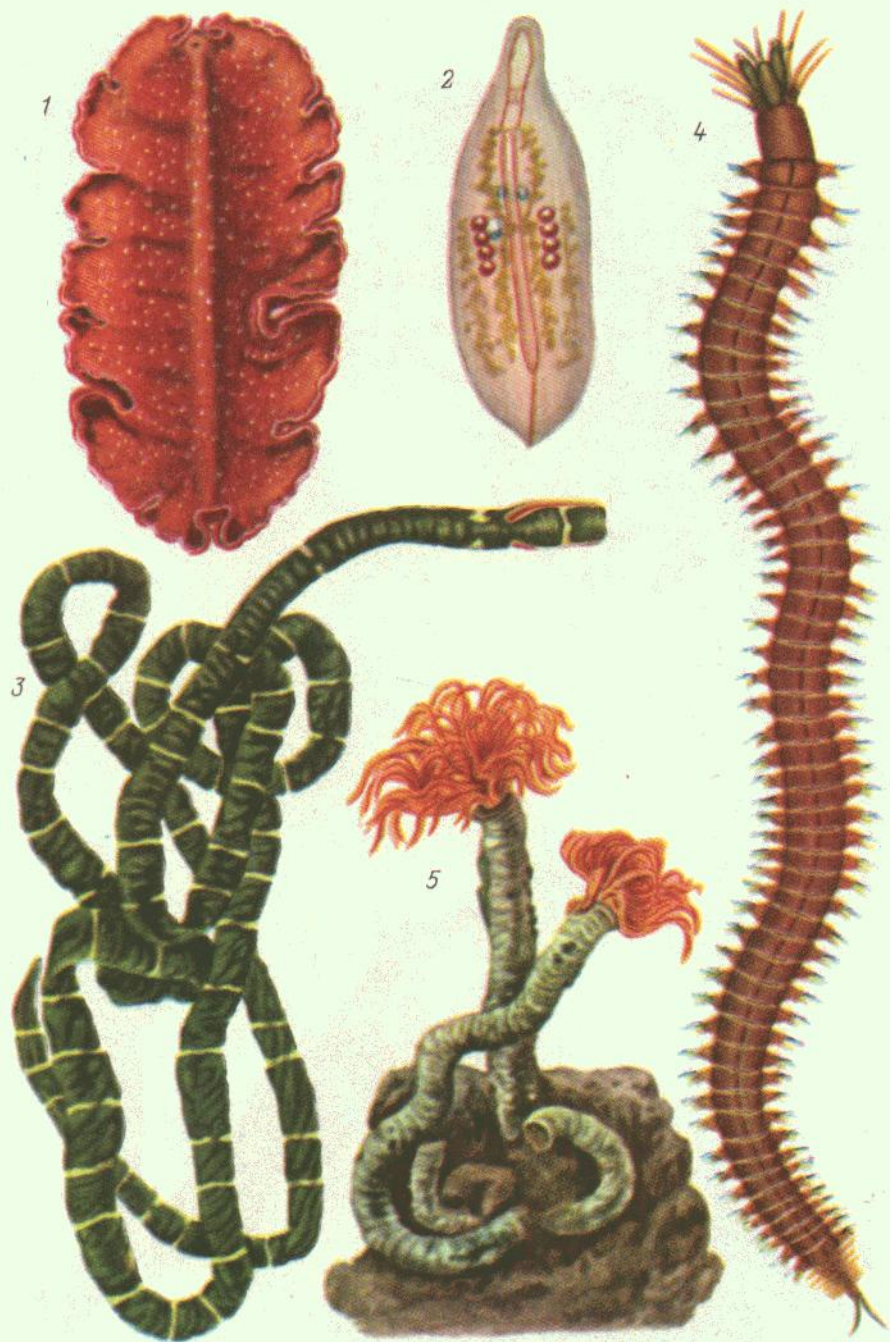


Таблица VI. Черви: 1 — Морской ресничный червь *Yungia aurantiaca* из отряда Polycladida (по Лангу). 2 — Пресноводный ресничный червь *Mesostoma ehrenbergii* из отряда Rhabdosoela (из Штеймана и Бресслеу). 3 — Немертиня *Lineus geniculatus* (по Бюргеру). 4 — Многощетинковый червь *Nereis pelagica* из подкласса Errantia (по Мак Интошу). 5 — Многощетинковые черви *Protoka protoka* из подкласса Sedentaria, обитающие в известковых трубках (из Гессе и Дюфлейна)

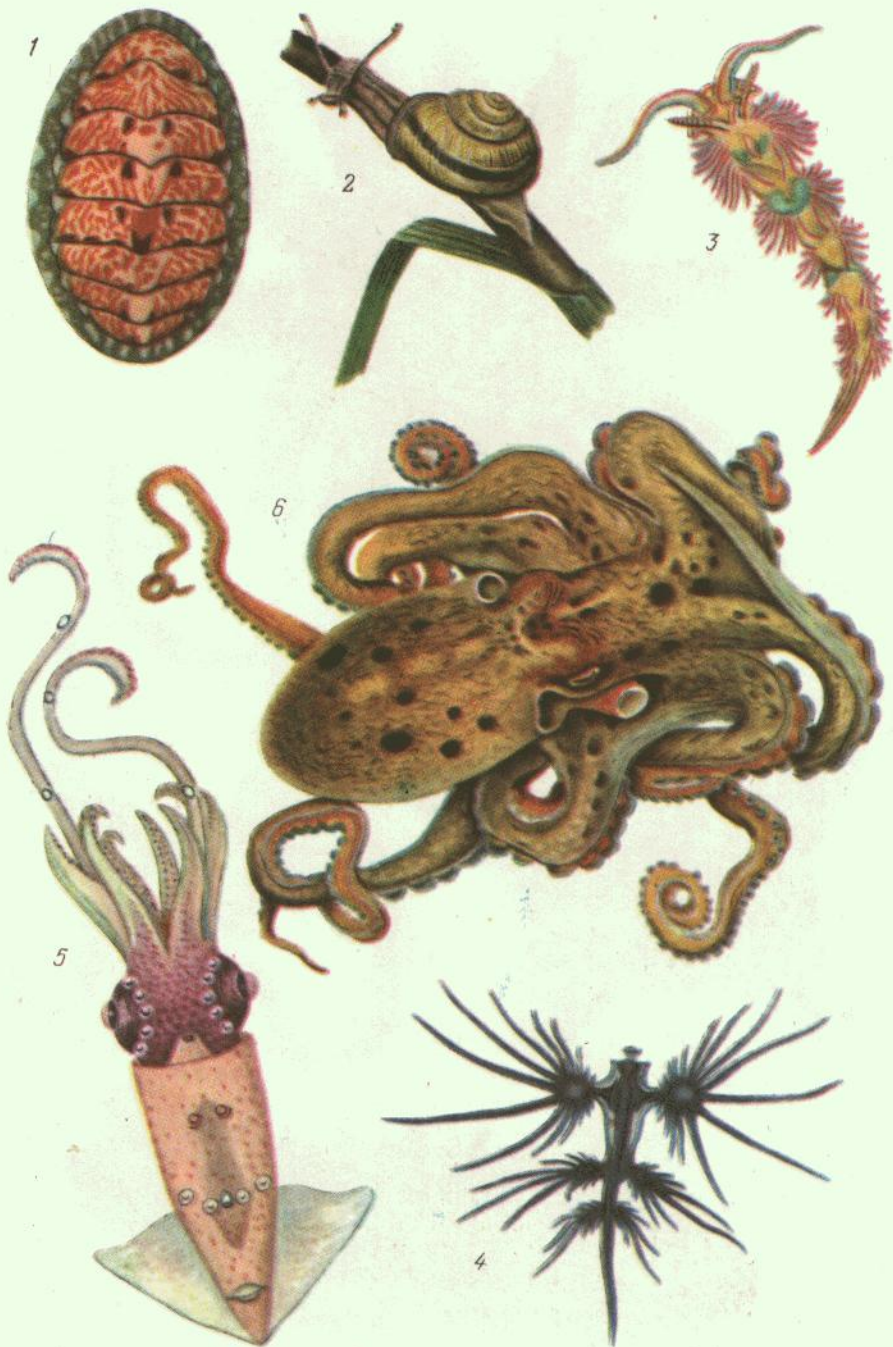


Таблица VII. Моллюски: 1 — Хитон *Tonicella granulata* (из Яковлевой). 2 — Легочная улитка *Tachea nemoralis* (по Мезенхеймеру). 3 — Голожаберный моллюск *Aeolis coronata* (из Геккеля). 4 — Голожаберный моллюск *Glaucus lineatus*, живущий на поверхности моря и прикрепляющийся к пленке поверхности натяжения; вид с брюшной стороны (по Савилову). 5 — Глубоководный кальмар *Thaumatomolampas diadema* с органами свечения (из Рассэла и Ионга). 6 — Осьминог *Eledone moschata* (по Иатта).



Таблица VIII. Иголокожие: 1 — Многолучевая морская звезда *Crossaster ramosus* (ориг.). 2 — Морская звезда *Patiria pectinifera* (ориг.). 3 — Офиура *Ophiopholis aculeata* (ориг.). 4 — Дальневосточный трепанг *Stychopus japonicus* (по Догелю и Стрелкову с изменениями).