

О.Мавлянов, М.Ахмедов, А.Пазилов, Ф.Халимов,
Н.Хакимов, Э.Абдуллаев, Ж.Кудратов

ЗООЛОГИЯ

беспозвоночные животные



**МИНИСТЕРСТВО ВЫСШЕГО И СРЕДНЕГО СПЕЦИАЛЬНОГО
ОБРАЗОВАНИЯ РЕСПУБЛИКИ УЗБЕКИСТАН**

**О. Мавлянов, М. Ахмедов, А. Пазиров, Ф. Халимов,
Н. Хакимов, Э. Абдуллаев, Ж. Кудратов**

ЗООЛОГИЯ

(беспозвоночные животные)

**Учебник для студентов бакалавров
высших учебных заведений по специальности
«Биология»**

Самарканд - 2022

УДК 592
ББК 28.6

592
3-853

Очил Мавлянов, Мадаминбек Ахмедов, Абдувахид Пазилов, Фазилтдин Халимов, Нажмиддин Хакимов, Эркин Абдуллаев, Жасур Кудратов. Зоология (беспозвоночные животные). Учебник для студентов бакалавров высших учебных заведений по специальности «Биология». — Самарканд: Изд-во СамГУ, 2022—512 с.

Рецензенты: **А. Р. Жабборов** — доктор биологических наук, профессор,
Х. С. Эшова — доктор биологических наук, профессор.

Ответственный редактор:

Ж. Азимов — академик АН Узбекистана, доктор биологических наук, профессор.

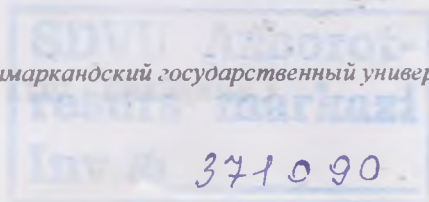
Учебник написан на основании современных анатомо-морфологических и филогенетических сведений. Он охватывает основных групп беспозвоночных животных. В нем отражены почти все признанные в настоящее время типы царства животных; представлены современные взгляды на происхождение различных таксонов и степень их филогенетического родства. Особое внимание уделено широко распространенным в местной фауне и экономически значимым полезным и вредным видам.

Учебник предназначен для студентов, магистрантов биологических и экологических специальностей, а также для биологов, интересующихся зоологией. Учебник составлен по методике самостоятельного обучения и самооценки знаний. Для этого ко всем основным темам прилагаются много выборочные тестовые задания. Для самообучения и самооценки знаний, студент должен составить ответы на много выборочные тестовые задания, сравнить свои ответы с правильными ответами, приведенными в последних страницах учебника и оценить свои знания по простой арифметической формуле.

Обсуждено и рекомендовано к публикации на заседании совета СамГУ на основании решения №6, 30.12.2021г

ISBN 978-9943-8227-5-7

© Самаркандский государственный университет, 2022



Предисловие

Современная зоология - система наук, изучающая всего разнообразия животных, их строение, распространение, рост, развитие, размножение, происхождение, образа жизни, значение в природе и жизни человека. Всего на Земле описано около 1,6 миллион видов животных. более 82% которых составляют беспозвоночные. Существующих в природе видов беспозвоночных намного больше, так как ежегодно описывается несколько тысяч ранее неизвестных видов.

Беспозвоночные распространены повсеместно - в пресных водоемах, морях, океанах, на суше и в толще почвы. Многие беспозвоночные являются паразитами животных и растений. Их роль в природе очень велика. Важна и регулирующая роль беспозвоночных в природных сообществах. Так, хищные насекомые и пауки регулируют численность своих жертв, среди которых много вредителей лесных и культурных растений.

Беспозвоночные имеют большое значение в жизни человека. Вырабатываемые ими продукты или они сами служат пищей человеку (мёд пчел, ракообразные, моллюски и др.), кормом для различных промысловых животных, птиц и рыб. Продукты жизнедеятельности некоторых беспозвоночных имеют хозяйственно-техническое значение, например, воск, яд пчел и пауков, шелковые нити шелкопрядов, шеллак (красящие вещества) кокцид, сепия, каракатиц, жемчуг и раковины моллюсков, скелет коралловых полипов). Для борьбы с вредными животными используются паразиты и хищные беспозвоночные, уничтожающие этих животных. В геологии для определения возраста осадочных пород используется остаток ископаемых беспозвоночных.

Проявляется и отрицательная роль беспозвоночных и в природных сообществах. Многие из них приносят вред растениям, которыми они сами питаются. Так, массовое появление гусениц непарного или кольчатого шелкопряда наносит огромный вред лесам. Стаи азиатской перелетной саранчи полностью уничтожают растительность на огромных площадях, лишая пищи других растительноядных животных.

Беспозвоночные животные могут иметь отрицательное значение и для человека. Среди них имеются много видов, причиняющих большой урон сельскохозяйственным культурам, лесному хозяйству, продуктам питания, промышленным товарам и другим. Имеются много видов беспозвоночных, причиняющих большой ущерб как паразиты человека и животных, переносчики опасных заразных и паразитарных заболеваний или как промежуточные хозяева паразитических червей. Так, например, чесотку вызывает крошечный чесоточный клещ; малярию - микроскопическое одноклеточное животное - малярийный паразит; вши переносят от больных к здоровым людям сыпной тиф, комары - малярию, блохи - чуму.

Значителен вклад зоологии в разработке научных и практических аспектов охраны природы, вопросов биэтики и социальной экологии. Так как зоология позволяет глубже понять законы развития природы и человеческого

общества, она способствует достижению гармоничных отношений человека с окружающей средой. Достижения зоологии используются для обоснования принципов устойчивого развития биосферы, при формировании представления об уникальности каждого биологического вида, для разработки мер по сохранению всего многообразия животного мира.

Как пользоваться учебником?

В учебнике ко всем темам прилагается много выборочные тестовые задания для самостоятельного обучения и самооценки знаний. Имеются четыре формы таких заданий, обозначаемых как А, Б, С, Д:

А. Задания с равным количеством правильных и неправильных ответов. Например,

1. Чем отличаются клетки одноклеточных животных от клетки многоклеточных? А- сложным строением, Б- является самостоятельным организмом, В - способностью к обмену веществ. Г- химическим составом. Д- способностью к размножению. Е- способностью к раздражению. Ж- внешней формой. З – размерами тела.

В. Задания на определение парных взаимосопоставляемых ответов. Такие задания состоят из двух групп понятий. Первая группа понятий кодируется буквами как А,Б,В..., вторая группа - арабскими цифрами, как 1,2,3... Требуется определить взаимосопоставляемых пар понятий. Например,

2. Составьте парные ответы из паразитических одноклеточных и вызываемые ими болезней: А - трипаносома, Б - лейшмания, В – ламблия, Г - нозема: 1- воспаление желчных ходов, 2 - пендинка, 3 - пемблия, 4 - сонная болезнь.

С. Задания на установление последовательности. В них приводятся понятия или сведения, касающиеся определенным событиям или биологическим процессам, без определенной последовательности. Правильные ответы формируются путем расположения этих понятий в соответствующей им последовательности. Например,

3. Определите порядок процессов, происходящих с амёбой при наступлении неблагоприятных условий осенью и весной с наступлением теплых дней: А- циста лопается. Б- клетка округляется. В- циста распространяется ветром. Г- из цисты выходит амёба. Д – покров клетки уплотняется. Е- формируется циста.

Д. Задания на чтение рисунков. В них приводится рисунок, отдельные элементы которых обозначены цифрами. В рисунках понятия, соответствующие к цифрам закодируются произвольно. Требуется определить понятия, соответствующие к цифрам на рисунке. Например,

4. Определите понятия, соответствующие к цифрам на рисунке эвглени. А- глазок, Б- ядро, В- хроматофор, Г- сократительная вакуоль. Д- жгутик, Е- резервуар вакуоли, Ж- парамила (см. рис. 4 Б, стр. 26).

Самостоятельное обучение с помощью много выборочных тестовых заданий. Студент внимательно изучает и записывает вопросы много выборочных тестовых заданий и составляет письменный ответ на них. Затем сравнивает свои ответы с правильными ответами, приведенными в последних страницах учебника, и вносит необходимых исправлений в свои записи. Таким путем можно составить конспект по всему учебному материалу или по отдельным его разделам.

Самостоятельная оценка знаний. Для самооценки знаний студент должен иметь тетрадь (лучше в клетках). Он должен внимательно изучить учебный материал и сам, без помощи учебника, составить ответы тестовым заданиям. Для установления допущенных ошибок, он свои ответы сравнивает с ответами, приведенными в последних страницах учебника и оценивает свои знания с помощью математической формуле.

Самостоятельная оценки знаний в группах. Для массовой самооценки знаний в студенческих группах следует проводить тренинг урок. Им раздается тестовые задания в нескольких вариантах. Студенты свои ответы и результаты оценки знаний записывают в тетрадь. Для сохранения контрольной тетради от порчи каждая ее страница аккуратно нумеруется. На 1 странице тетради пишется основные правила работы с много выборочными тестовыми заданиями. Результаты тренинг урока отмечается на 2- и 3- страницах тетради, а на последующих страницах выполняется контрольные тестовые задания. Чтобы исключить возможности исправления им ошибок во время проверок, ответы составляются пишется заглавными письменными буквами.

Для оценки знаний методом самооценки в группах тестовые задания составляется в нескольких вариантах и раздается студентам. Для экономии времени студентов к заданиям можно приложить форму ответов. При этом для заданий с равным количеством верных и не верных ответов (форма А) в скобках можно указать число возможных правильных ответов, как указано ниже (1):

1. (4)

2. А- Б- В- Г-

3. 1- 2- 3- 4- 5- 6-

4. А- Б- В- Г- Д- Е- Ж- З- (1)

Время для ответа определяется с учетом числа правильных ответов. Обычно на каждый правильный ответ отводится не более 20 сек. Так, например, для ответа на вышеуказанных заданий с 22 правильными ответами требуется 440 сек., т.е. 7,5 мин. В течении этого времени студент читают и выполняет форму тестовых заданий, не заполненные места обводит волнистой линией. По истечении отведенного времени студент закрывает свои ответы, ограничив свои ответы от свободной части листка. Для чего он на левой стороне по периметру своих ответов проводит вертикальную

заграничительную линию, а места оставленных без записей (если есть такого) заполняет волнистой чертой (2).

Предположим, что на вышеприведенные задания студент написал следующий ответ:

1. (4) А, В, Д
2. А-4, Б-2, В-3, Г-1
3. 1-А, 2-Д, 3-Е, 4-В, 5-Б, 6-Г
4. А-7, Б-5, В-6, Г-3, Д-1, Е-2, Ж-4. (2)

После чего преподаватель собирает контрольных работ и отмечает на них нарушений, допущенных студентами; возвращает контрольные работы студентам и объявляет следующие правильные ответы на тестовые задания (3):

1. (4) Б, В, Д, Е.
2. А-4, Б-2, В-1, Г-3.
3. 1-Б, 2-Д, 3-Е, 4-В, 5-А, 6-Г.
4. А-7, Б-5, В-4, Г-3, Д-1, Е-2, Ж-6. (3)

Ответ студента после проверки им самым будут иметь следующий вид (4):

1. (4) А, В, Д, Е
2. А-4, Б-2, В-3, Г-1
3. 1-А, 2-Д, 3-Е, 4-В, 5-Б, 6-Г
4. А-7, Б-5, В-6, Г-3, Д-1, Е-2, Ж-4. (4)

Свое знание студент оценивает по формуле (5):

$$X = \frac{\sum C - (a_i + b_i)}{C} D \quad (5)$$

Здесь, X-Знание студентов в баллах; C - необходимое количество правильных ответов по всем тестовым заданиям; a- количество не верных ответов студента; b- количество пропущенных верных ответов; D -наивысший балл для оценки знаний. По выше приведенным тестовым заданиям C=22, a =7, b=1. Если оценить знание студента по 5 бальной системе. то X=22 - (7+1):22x5; X =(14 x 5):22; X= 70:22= 3,2. В итоге студент получит 3,2 балл.

ГЛАВА I

ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ О НАУКЕ ЗООЛОГИИ И ЖИВОТНЫХ

Зоология и история ее развития

Зоология - наука о животных (от греч. *zoon* - животное, *logos* - учение, наука), один из разделов биологии, изучающий животных. Предметом зоологии является животный мир, населяющий Земной шар. В задачу зоологии входит всестороннее изучение организмов животных, их образ жизни, приспособление и распространение по Земному шару и происхождение. Кроме того, в задачу зоологии так же входит изучение взаимоотношений животных с окружающей средой, а также их индивидуальное и историческое развитие, значения животных для народного хозяйства и здравоохранения. Исследования животных не только обогащает биологическую науку, но и служит основой для решения многих важных вопросов сельского хозяйства и охраны здоровья людей.

Зоология - комплексная наука. Зоология является системой наук, состоящей из ряда самостоятельных отраслей. По задачам исследования зоология делится на ряд дисциплин. Так, систематика животных классифицирует животных и разрабатывает естественную систему животного мира. Современная система животных отражает родственные связи различных групп животных. Морфология изучает внешнее строение, анатомия - внутреннее строение животных. Сравнительная и эволюционная морфология, сопоставляя строение животных разных групп, устанавливает закономерности их исторического развития. В задачу исследования эмбриологии входит эмбриональное развитие (онтогенез), филогенетики - происхождение и историческое развитие (эволюция) животных, экологии животных - взаимоотношения животных с окружающей средой, этологии - поведение животных. Зоогеография - раздел зоологии и физической географии, исследует факторы, связанные с распространением животных. Палеозоология исследует древнейших, но вымерших в настоящее время животных.

Зоологию по объектам исследования можно подразделить на протозоологию, изучающая одноклеточных, гельминтологию - паразитических червей, энтомологию - насекомых, ихтиологию - рыб, орнитологию - птиц, териологию - млекопитающих и т. д. Зоология связана с медициной, ветеринарией и сельскохозяйственными науками. Многие разделы зоологии входят в состав паразитологии, гидробиологии, эпизоотологии, эпидемиологии и других наук.

Значение зоологии. Зоологические знания имеют значение в формировании научного мировоззрения в отношении окружающему нас миру. Полученные зоологией научные факты легли в основу эволюционной

теории. Человек так же является разумным существом, отделившим от животного мира и достигшего высокую степень развития.

Изучение почвенных животных даст возможности понимать почвообразовательные процессы и разрабатывать способы повышения плодородия почв. Знания о животных необходимы для организации рыбоводства и животноводства, для регулирования численности промысловых видов животных, акклиматизации и размножения полезных животных, для осуществления мер борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства, с паразитами человека и животных.

Развитие зоологии в древнем мире и в эпоху возрождения. Первые письменные сведения о животных появляются в V - IV веках до нашей эры в древнем Египте, Китае и Греции. Начало зоологии как науке положил древнегреческий ученый Аристотель в IV веке до нашей эры. Он в работах «История животных», «О частях животных», «О возникновении животных» описал 452 вида животных. Их он делит на кровных и бескровных животных. По современным понятиям эти группы близко стоят на позвоночных и беспозвоночных. Он всех животных разделяет еще на 8 групп: четвероногие, яйцекладущие двуногие, яйцекладущие, насекомые, ракообразные и др. Древнеримский ученый Плиний Старший (23-79 гг. н.э.) в своей многотомной работе «Естественной истории» дал описание всех известных животных.

С наступлением эпоху феодализма господствующая над обществом религия тормозила развитие науки, и все науки испытали период длительного застоя.

В эпоху Возрождения (XV-XVI вв.) начался расцвет науки. Путешествия Колумба, Марко Поло, Магеллана и других обогатили науки сведениями о животных разных континентов. Накопленный к концу XVI века обширный материал требовал их систематизации и обобщения. Из подобных обобщающих работ наибольшую ценность представляет многотомная энциклопедическая работа швейцарского ученого К. Геснера «История животных».

Изобретение микроскопа в XVII веке открыл перед зоологами мир мельчайших животных, и позволил приступить к изучению тончайших структур органов многоклеточных животных. Голландский ученый А. Левенгук опубликовал 4 томный труд «Тайны природы, открытые при помощи микроскопа». Им были открыты инфузории, описаны эритроциты, мышечная ткань высших животных и многое другое. Итальянский ученый М. Мальпиги описал капилляры кровеносной системы позвоночных животных, сделал ценные открытия в области микроскопического строения выделительных органов и покровов различных животных.

В развитие исследований по физиологии много сделал У. Гарвей, описавший кровообращение у человека. Французский ученый Ж. Кювье разработал принцип корреляции, согласно которому все части и органы животного находятся в неразрывной взаимосвязи, и изменение одного из них влечет изменение остальных органов тела. С его именем связано создание

«Царство животных» в 5 томах с 450 таблицами и 6200 рисунками, многие из которых используются и в современной научной и учебной литературе. Он в классификации животных ввел понятие «тип». В его работах излагаются теория катастроф. Он не признает смену фаун как результат эволюции.

Современная система животного мира была разработана в XVIII веке шведским ученым К. Линнеем. В его труде "Система природы" были обоснованы систематические категории вид, род, порядок и класс. Он предложил называть вида двойным названием, т.е. названием рода и вида. С этим он заложил основу бинарной номенклатуры. К. Линней разделил животных на классы млекопитающие, птицы, рыбы, насекомые и черви. Однако, он отрицал взаимосвязи между различными систематическими группами. Современник

К. Линнея французский ученый О.Бюффон подытожил известные того времени сведения по зоологии, и создает 36 томный труд "История природы".

В XIX веке начинает утвердиться идеи постепенного развития живой природы от более простых форм к более сложным формам. К этому способствовало теория клеточного строения животных и растений, созданная в 30-х годах Т.Шванном и М.Шлейденем. Она заложила фундамент представления о единстве животного и растительного мира. Французский ученый Ж.Ламарк усовершенствовал системы животных, предложенной Линнеем. Он излагает первую целостную теорию эволюции живой природы и создает теорию градации. В своем труде «Философия зоологии» он утверждал, что все растения и животные постоянно изменяются и превращаются в новые формы под воздействием внешних условий и внутреннего, заложенного в организме стремления к совершенствованию. Ж. Ламарк, признавая эволюции в живой природе, дает ошибочное толкование причин этого процесса.

Развитие современной зоологии. Идеи эволюции окончательно победили после опубликования труда Ч.Дарвина «Происхождение видов путем естественного отбора, или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь» (1859). В этой работе Ч.Дарвин доказал существование изменчивости видов и эволюции всего органического мира, и вскрыл причины этого процесса. Многообразие живых существ и их приспособленность он объяснил как результат длительного действия естественного и искусственного отбора - основного фактора эволюции.

Значение теории эволюции органического мира Ч. Дарвина для естествознания огромно, так как было в нем дано научное материалистическое объяснение строению и явлениям жизни животных. Победа теории эволюции в биологии послужила мощным стимулом к развитию всех отраслей зоологии. Немецкий ученый Э.Геккель и русский ученый И.И.Мечников на основе анализа эмбрионального развития объяснили происхождение многоклеточных животных.

1.

Быстрое развитие зоологических исследований, начиная с конца XIX века и, особенно в последующих веках, было тесно связано с ростом животноводства, рыбного и охотничьего промыслового и других отраслей сельского

хозяйства. Развитие зоологической науки во многом способствовало росту и совершенствованию сельского хозяйства, охране здоровья человека. Накопление огромного фактического материала и теоретических построений о животных и об их жизни повлекло разделение зоологии на ряд самостоятельных наук, и она стала комплексной наукой.

Открытие во второй половине XIX века немецкими учеными Э.Геккелем и Ф.Мюллером биогенетического закона, указывающего на взаимосвязь между индивидуальным и историческим развитием животных, обогатил эволюционную теорию новым доказательством. В конце XIX века и на протяжении XX века были организованы несколько крупных экспедиций для изучения животных. Большие научные исследования были осуществлены Английскими, Датскими и Советскими учеными на кораблях "Челенджер", "Галатея" и "Витязь". Русский ученый А.В.Иванов по материалам экспедиции описал Погонофор; английский ученый Д.Смит открыл древнейшей кистеперой рыбы латимерии у побережья Африки.

Развитие зоологических исследований в Узбекистане. Изучение животных в Узбекистане связан с именами великих ученых Востока Бируний и ибн Сины. Абу Райхон Бируни в своих работах написал о лекарствах, изготавливаемых из 101 видов животных. Кроме того, в своем труде "Индустан" он приводит интересные данные о носороге, слоне, олене и дельфине. Особенно большой интерес представляют сведения о внешних обликах дельфинов и носорогов, их образ жизни.

Абу Али ибн Сина (980-1037) в своем труде "Китоб аш-шифо" (Книга о лечении) приводит сведения о паразитических гельминтах кишечника человека, вызываемых им болезней и способах их лечения. Ученый их называет как "большой длинный червь", "круглый червь", "червь похожий на семена тыквы", "карликовый червь". Название тыквовидный червь, карликовый цепень в научной литературе сохранены до настоящего времени. Эта книга крупное философское произведение автора. В нем приводятся сведения по геологии, ботанике, математике, астрономии, логике и религии. Работы ученого было известно и К. Линнею. Он в честь ибн Сины одному из растений дал его имя.

Сведения о животных приводятся в труде Захириддина Бабура "Бабурнаме". В ней ученый, поэт и правитель Бабур приводит сведения о более 60 позвоночных животных, встречающихся в его владениях в Индии. В "Бабурнаме" животные по характеру мест обитания распределяются на группы наземные, околотовные и водные группы.

Таким образом, к изучению животных Средней Азии, в том числе Узбекистана, в течение длительного времени не уделялось должного внимания. Специальные исследования по изучению животных Средней Азии начинаются в конце второй половины XIX века работами русского ученого А.Н. Северцова. Он изучает животный мир и природу Аральского моря, степей Устьюрт и Кызылкум, гор Тяньшань и Памира.

В изучение животных Средней Азии большая заслуга принадлежит русскому ученому - натуралисту А.П.Федченко. Он в экспедициях, проведенных в 1868-1871 годах в Алайской и Зеравшанской долинах собирает около 20000 тысяч коллекций, включающих около 4000 видов животных, в основном насекомых, в том числе в верхней части Зеравшанской долины более 1000 видов животных. А.П.Федченко интересуется шелководством и первым из ученых изучает биологии шелкопряда в Самарканде.

Современник Федченко В.Ф.Ошанин исследует природу Алая, Зеравшана, Туркистана и Памира; насекомых в верховьях Амударьи. В книге "Зоогеография фауны полужесткокрылых" (1891) он описывает более 700 видов насекомых. В 1876 году по его инициативе в Ташкенте создается музей природы.

Исследования животных Средней Азии развивались быстрыми темпами, особенно в начале XX века в связи с широким распространением паразитарных болезней среди населения. В этот период особое внимание уделялось к изучению паразитических животных и разработке мер борьбы с ними. С этой целью по Средней Азии организуется несколько экспедиций. Ученые Т.И.Ходукин и Л.М.Исаев изучали малярийный комар и разработали мер борьбы с ней. По инициативу Л.М.Исаева в Узбекистане были организованы станции и Институт тропической медицины (ныне Институт медицинской паразитологии им. Исаева). В результате принятых в то время мер в 50-годах XX века в Узбекистане были ликвидированы болезни малярия и риккетсия.

В начале 20-века исследования по зоологии проводились вновь организованном Туркестанском университете. А.Л.Бродский начал изучать одноклеточных и почвенных животных. Он, изучая животных Кызылкума, в колодцах находит раковинных ложноножек и доказывает их сходство с морскими корненожками. Все это подтверждает о том, что в прошлом на месте нынешних песков было море. Ученый университета Д.Н.Кашкаров положил фундамент экологическим исследованиям в Средней Азии и первым создал учебник по экологии. Т. Захидов изучал животных Кызылкума и создал 4-х томную энциклопедию о животных Средней Азии. В.В.Яхонтов изучает насекомых и А. Мухаммадиев исследует беспозвоночных животных водоемов. Важные исследования по изучению животных Средней Азии проводили В.В.Яхонтов, М.Нарзикулов и Р.Алимжанов (насекомые), А.Тулаганов (гельминты растений), М.Султанов, И.Иргашев (зоогельминты), С.Алимухамедов (вредные членистоногие). Большую роль в организации современных зоологических исследований в Узбекистане, развитие теоретической и прикладной зоологии имели исследования академика Ж.А.Ишимова и его учеников.

1.

Домашние задания: зоология и история ее развития (С=59).

1. Составьте парные ответы из отраслей зоологии и их объектов исследований: А- Систематика. Б- Морфология. В- Эмбриология. Г -

относится вид, а прилагательное - видовой эпитет. Например, домашняя муха (*Musca domestica* Linnaeus, 1758), базарная муха (*Musca sorbens*, Wiedemann). Здесь муха (*Musca*) название рода насекомых. По современным правилам после видового эпитета обычно ставят фамилию ученого, впервые описавшего данный вид. Виды животных объединяют в роды, роды - в семейства, семейства в отряды, отряды в классы, классы в типы, типы - в царства, а царства в империи. Таким образом происходит объединение организмов в систематические таксоны. В систематике это называют принципом иерархичности (соподчиненности). Всего выделяют семь или восемь наиболее распространенных систематических категорий - таксонов: вид, род, семейство, отряд, класс, тип, царство, домен (империя). В классификации Линнея таксоны выстроены в следующую иерархическую структуру:

Царство (лат. regnum) Animalia (Животные)

Тип (лат. phylum) Chordata (Хордовые)

Класс (лат. classis) Mammalia (Млекопитающие)

Отряд (лат. Ordo, по ботанике порядок) Primates (приматы)

Род (по ботанике порядок, лат. genus) Homo (человек)

Вид (лат. species) Homo sapiens (человек разумный)

Разновидность (лат. varietas)

Когда требуется более дробное деление, к названию таксономической категории добавляются приставки над-, под-, инфра-. Иногда в систематике используются категории надцарство и империя. Выделяют два надцарства - эукариоты (ядерные) и прокариоты (доядерные), которые включаются в империю клеточных организмов. Вторая империя - вирусы составляют неклеточные формы жизни. В современной биологической системе все живые организмы разделены на семь царств: Вирусы, Бактерии, Протисты, Эубактеры, Грибы, Растения, Животные.

Изучением разнообразия форм живого, классификацией и присвоением группам организмов (таксонам) научных названий занимается наука систематика. Она включает в себя и таксономию - науку, концентрирующую усилия на теории и методологии классификации. Например, при разделении на царства часто основывается на такие критерии, как особенности размножения, подвижность, способ питания, типы ростовых процессов, многоклеточность или одноклеточность, эукариот, прокариот и др. Однако, эти признаки не всегда соответствуют характеристике таксонов. К примеру, оценивая относительную неподвижность грибов, их можно отнести к растениям, а по отсутствию фотосинтеза - к животным. Потому ученые систематики и не могут прийти к консенсусу.

Для определения относительного места группы организмов в системе существует несколько методов. Основные из них: кладистический, основанный на количестве общих признаков и их адаптивной роли; филогенетический, основанный на установлении родственных связей по данным палеонтологии и сравнительной анатомии. С 1960 годов в систематике развивается направление под названием кладистика (филогенетическая

систематика), которая занимается составлением эволюционных деревьев. Теперь их составляют при помощи компьютерных программ и с применением метода геносистематики (сравнительного анализа ДНК и РНК).

Животные по клеточному строению являются эукариотами, так как в их клетках имеется ядро. Русское слово «животное» образовано от «живот», в прошлом означавшего «жизнь, имущество». Классическими признаками животных считается гетеротрофность (питание готовыми органическими веществами) и способность активного передвижения. Впрочем, существует немало неподвижных животных и ранее к этому царству относили многих гетеротрофных протистов и делили животных на подцарства: Одноклеточные-Protozoa и многоклеточные- Metazoa. Сейчас название «животные» в таксономическом смысле закрепилось за многоклеточными. В таком понимании животные как таксон имеют более определённые признаки - для них характерны оогамия, многотканевое строение, наличие как минимум двух зародышевых листков, стадий бластулы и гастролы в зародышевом развитии. У подавляющего большинства животных есть мышцы и нервы, а не имеющие их Губки, Пластинчатые, Книдоспоридии - возможно, лишились их вторично.

В настоящее время учёными описано более 1,6 млн видов животных (Zhang,2013), подавляющее большинство которых относятся беспозвоночным, в том числе членистоногие - более 1,3 млн видов (78 %), моллюски - более 118 тыс. видов. Позвоночные составляют всего более 42 тыс. видов, ископаемых более 133 тыс. видов.

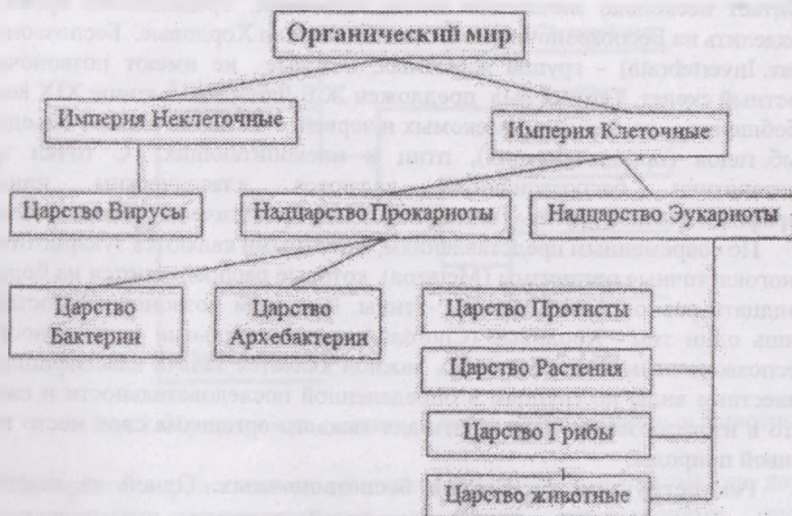


Рис.1. Классификация органического мира семью царствами

В современной системе всех живых существ делят на бесклеточные и клеточные. К неклеточным относятся царство Вирусы, клеточным – все остальные живые существа. В свою очередь клеточные организмы делятся на царства Прокариоты (Доядерные) и Эукариоты (Настоящие ядерные). Эукариоты включают царства Бактерии и Археи; Эукариоты- царства Растения, Грибы и Животные. Общепринятая классификация организмов пока не разработана, и она является предметом научных дискуссий. Чаще всего применяется классификация организмов семью царствами (рис.1).

Основными таксонами в систематике животных являются царство, тип, класс, отряд, семейство, род и вид. Особи одного вида сходны по строению тела, образу жизни и имеют общий ареал. Каждый вид по своим морфологическим, физиологическим, экологическим и наследственным особенностям отличаются от других видов. Особи одного вида свободно скрещиваются между собой и дают плодовое потомство. Сходные по нескольким признакам виды объединяются в один род, а несколько родов в одно семейство, в свою очередь семейства в отряд, отряды в класс, классы в тип. Все типы объединяются в царство Животные. В систематику животных дополнительно вводится промежуточные таксоны: подвид, подрод, подсемейство, надсемейство, подотряд, надотряд, подкласс, надкласс, подцарство и др.

Знакомство с беспозвоночными животными

Беспозвоночные и позвоночные животные. Сегодня на нашей планете обитает несколько миллионов видов животных. Традиционно принято их разделять на Беспозвоночные и Позвоночные или Хордовые. Беспозвоночные (лат. Invertebrata) - группа животных, которые не имеют позвоночник и костный скелет. Термин был предложен Ж.Б.Ламарком в конце XIX века для обобщения названий насекомых и червей. Позвоночные объединяют рыб, гадов (присмыкающих), птиц и млекопитающих. С точки зрения систематики беспозвоночные являются классическим примером парафилетической группы (в отличие от монофилетических позвоночных).

По современным представлениям, животными являются эукариотические многоклеточные организмы (Metazoa), которые распределяются на более чем тридцати равноправные группы - типы. При этом позвоночные составляют лишь один тип - Хордовые (Chordata), а все остальные типы относятся к беспозвоночным. Поэтому очень важной является задача классифицировать известные виды по группам в определенной последовательности и системе. Это в итоге позволит установить для каждого организма свое место в мире живой природы.

Реконструкция филогении беспозвоночных. Одной из важнейших задач биологии - создание естественной системы, что подразумевает определение степени родства между конкретными формами и расположение их в виде последовательного ряда иерархически соподчиненных группировок.

Выявляемая при этом схема эволюционных или родственных взаимоотношений называется филогенией, или древом жизни. Изучение филогенетических отношений и создание графических схем, отражающих эти отношения составляют предмет особой области науки — филогенетической систематики, или кладистики. Конечной целью кладистики является построение наиболее полного древа жизни, включающего исключительно монофилетические таксоны.

Попытки создания естественной системы, отражающей основные направления эволюции живых организмов, появляются в биологии с начала второй половины XIX в., так же, как и построение филогенетического древа. Достаточно вспомнить знаменитую работу Э.Геккеля (1866), впервые выделившего самостоятельное царство *Protoctista* (*Protista*). Естественно, исследователи в разные периоды опирались в своем анализе на очень различающийся по качеству фактического материала и использовали разные методологические подходы. Современная кладистика отражает лишь очередной этап развития науки. Конструируемые с помощью кладистических приемов филогенетические системы не более чем очередные гипотезы в череде уже существующих. Иногда они хорошо совпадают с традиционными филогенетическими представлениями; иногда же вступают с ними в серьезные противоречия. Это обычно связано абсолютизацией одного какого-то методического приема.

Близкородственное отношение можно установить и между крупными таксонами (типами) животных, основываясь на общие для животных признаки (рис.2)

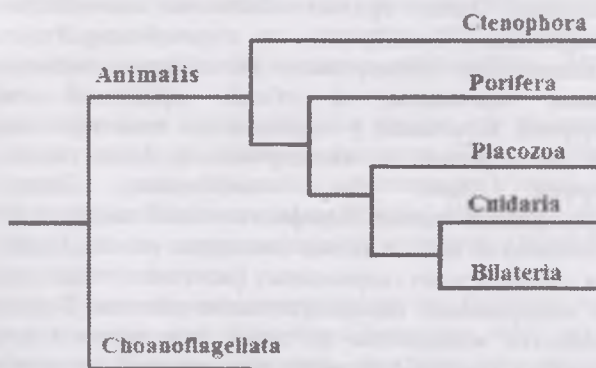


Рис.2. Кладограмма основных групп беспозвоночных животных.

На практике родственные отношения устанавливаются между двумя определенными систематическими группами, или таксонами, путем определения признака, выраженного только у этих двух таксонов. Такой признак, присущий только двум конкретным группам, носит

название синапоморфий (общий унаследованный признак), а таксоны, объединенные одной или большим числом синапоморфий, называются сестринскими таксонами. Поскольку, синапоморфии присутствуют только у сестринских таксонов и не присутствуют ни у каких других, они должны были появиться у их непосредственного предка. Таким образом, синапоморфия, наблюдаемая у потомков, возникла у их предка как эволюционное новшество, называемое, в этом случае аутапоморфией (собственный, уникальный признак). Сестринские таксоны как единственные потомки одного непосредственного предка образуют монофилетический таксон, т.е. группу близкородственных форм, имеющих одного общего предка.

Например, если в качестве таксонов использовать Ракообразных (креветки, крабы, омары) и Трахейнодышащих (насекомые и многоножки), то представители этих двух таксонов имеют общий признак - «мандибулы» (челюсти, развившиеся из конечностей одного из головных сегментов). Мандибулы не встречаются ни у каких других организмов и являются, таким образом, синапоморфией Ракообразных и Трахейнодышащих. Это указывает на то, что сестринские таксоны (Crustacea, Tracheata) составляют один монофилетический таксон, у предка которого мандибулы возникли как эволюционное новшество (аутапоморфия). После того как монофилетический таксон определен, ему дается формальное название - в данном случае Mandibulata.

Если рассмотреть ракообразных и хелицеровых (включающих мечехвостов, скорпионов и пауков). Обнаружив у них общий признак «членистые конечности», мы предположили, что этот признак - синапоморфия этих двух таксонов. Однако признак «членистые конечности» присущ не только ракообразным и хелицеровым, но и трахейным. Это означает, что «членистые конечности» хелицеровых и ракообразных являются не общим унаследованным признаком, а общей предковой чертой, или симплезиоморфией, возникшей у «предкового» вида всех членистоногих. Объединение ракообразных и хелицеровых в один таксон на основе симплезиоморфии было бы ошибочным. Такие таксоны называются парафилетическими. Парафилетический таксон включает не всех потомков «стволового» вида, а только некоторых из них. Одна из наиболее интересных и сложных задач современных филогенетических исследований - выявление и «выбраковка» парафилетические таксоны. В нашем примере признак «членистые конечности» на самом деле является аутапоморфией монофилетического таксона Arthropoda, включающего сестринские таксоны Chelicerata и Mandibulata (Crustacea + Tracheata).

В то время как парафилетический таксон включает не всех потомков одного предка, в полифилетическом таксоне объединены потомки нескольких разных предков. Эта ошибка случается, когда сходство таксонов - результат эволюционной конвергенции, а не общего происхождения. Сходство, которое определяется генетической общностью представителей разных таксонов,

называется гомологией, а поверхностное сходство, обусловленное конвергенцией - гомоплазией (или аналогией).

Примером полифилетического таксона могла бы служить группа, объединяющая птиц, летучих мышей и насекомых на том основании, что у них есть крылья. Члены полифилетического таксона происходят от трех разных предков, каждый из которых независимо приобрел в процессе эволюции свое собственное уникальное крыло. Для реконструкции филогенетических отношений монофилетических групп следует использовать только гомологичные структуры.

Использование методов кладистики для изучения отношений между видами и группами видов позволяет создать дихотомически ветвящуюся иерархическую схему - филогенетическое древо. Иерархичность этой схемы проявляется в том, что виды группируются в более крупные, содержащие много видов таксоны, а те в свою очередь входят в состав других, еще более крупных групп. Так, например, какой-нибудь вид креветки входит в группу ракообразных, ракообразные - в группу челюстных, челюстные - в группу членистоногих, а членистоногие - в группу животных.

Правила чтения латинского алфавита

В классификации живых организмов научные названия таксонов принято написать на латинском языке. Чтобы правильно читать и произносить латинские названия животных следует запоминать правила чтений латинского алфавита.

Латинская буква «A, a» читается как в русском алфавите «а» (*Oligotricha* - олиготриха); перед буквами «e» читается как русское «е» или «э» (*Palaeostopoda* - палеоктопода, *Cubomedusae* - кубомедузы). Латинская буква «b» читается как буква «б».

Латинская буква «c» перед гласными «i», «e», «u» и в сочетаниях «ae», «oe» читается как «ц» (*Cephalopoda* - цефалопода, *Cimex* - цимекс, *Cyclops* - циклопс, *Cumaces* - кумац, *Coelenterata* - цоэлентерата); перед гласными «a», «o», «i» и перед всеми согласными (кроме «h») как «к» (*Sarcodina* - саркодина, *Dicrocoelium* - дикроцеолиум); в сочетании с буквой «h» как «х» (*Chordata* - хордата).

Латинская буква «d» всегда читается как «д», буква «e» как «е», иногда как «э» (*Errantia* - эррантия). Сочетания букв «ui», «ea» читается как «э» (*Eastonia* - Эстония, *Eimeria* - эймерия), сочетание «ee» как «и» (*Beecher* - бичер). Латинская буква «F, f» всегда читается как «ф»; а «g» - всегда читается как русская буква «г».

Буква «H, h» произносится как узбекская буква «х» (*Heliozoa* - хелиозоа); после согласных не произносится (*Thesaurura* - тизанура) или изменяет согласных: «ph» - как русская буква «ф» (*Physalia* - физалия), «ch» - как «х» (*Chelicerata* - хелицерата); «sh» - как «ш» (*Leishmania* - лейшмания). Буква «I, i» читается как «и» (*Insecta* - инсекта); «ia» - иногда как «я» (*Leishmania* - лейшмания).

лейшмания); «iu» - как «ю»; после гласных как «й». «Jo» обычно пишется перед гласными и смягчает их произношение (joldia - ёлдия).

Буква «K, k» читается как «к». Сочетание букв «Kh» читается как «х» (Arkhangelsky - Архангельский). «L, l» произносится как «л» (Pulmonata - пульмоната). Буква «M, m» - как «м»; «N, n» - как «н». Латинская буква «O, o» обычно читается как «о»; сочетание «ou» - как «у» или «ю»; сочетание «oe» - как «е» или «ё» (Coelenterata - целентерата, amoeba - амёба).

Латинская буква «p» произносится как «п»; сочетание «ph» как «ф»; латинская буква «q» как русская «кв»; буква «R, r» как русская буква «р». Латинская буква «S, s» в начале слова произносится как «с»; между двумя гласными как «з» (Masaridae - мазарида), сочетание «sch» как «ш» (Schwagerina - швагерина); сочетание «ss» как «с». Латинская буква «T, t» читается как «т». Сочетание «tsch» читается как «ч». Буква «u» произносится как русская буква «у»; после буквы «L, l» - как «ю» (Lucernaria - люцернaria). Буквы «w», «v» произносятся как русская буква «в» (wohlfartia - вольфартия). Латинская буква «x» произносится как две буквы «кс» (Xiphosura - ксифозура).

Латинская буква «Y, y» произносится как русская буква «и»; после гласных и в конце слов - как «й» (Kayser - кайзер). Буква «Z, z» перед гласными буквами «а», «о», «и» произносится как русская буква «з» (Zoomastigina - зоомастигина); перед гласными «i», «е», «у» - как русская буква «ц» (Zebrina - цебрина).

Чтобы не допустить недоразумений, латинские буквы, соответствующие русским буквам «ч, ж, ш» в русских фамилиях, пишется транскрипцией: «ж» через «z» (Zukov - Жуков); «ч» через «c» (Cernesov - Чернышов); «ш» через «s» (Balasov - Балашов); «ц» через «tz» (Ieletzky - Елецкий).

ГЛАВА II

ЦАРСТВО ПРОТИСТЫ (PROTISTA) ИЛИ ПРОСТЕЙШИЕ (PROTOZOA)

Строение животной клетки

Эукариотическая клетка содержит цитоплазму с органоидами (органеллами) и ядро. Ядро отделено от цитоплазмы пористой мембраной и содержит ядерный сок, хроматин, ядрышко. Клетка заполнена полужидкой цитоплазмой (рис.3) и снаружи покрыта цитоплазматической мембраной. К органоидам клетки относятся цитоплазма, эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи, лизосомы, митохондрии, рибосомы, клеточный центр и различные вокуолы.

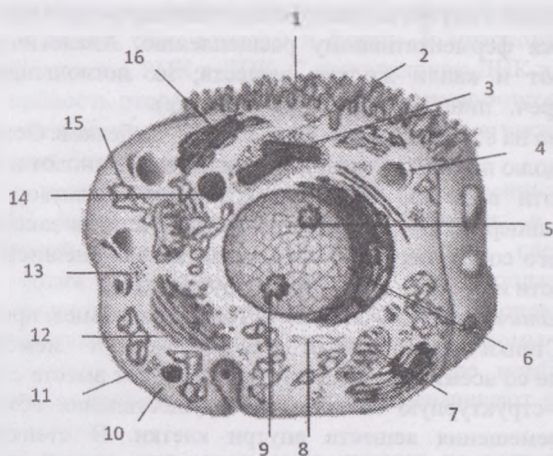


Рис.3. Строение эукариотической клетки животных. 1-микроворсинки; 2-центросома; 3-клеточный центр (центриоль); 4-вакуоли; 5-ядро; 6- ядерная оболочка; 7- митохондрии; 8-внутри клеточные нити; 9- ядрышки; 10- цитоплазма; 11-клеточная или цитоплазматическая мембрана; 12-комплекс Гольджи; 13-рибосомы; 14-лизосомы; 15-эндоплазматический ретикулум гладкий; 16- эндоплазматический ретикулум складчатый (гранулированный).

Органоиды ограничены от цитоплазмы мембраной. Все мембраны в клетке имеют единый план строения: состоят из наружного и внутреннего слоев фосфолипидов, в который погружены белковые молекулы. Они представляют собой трехслойную универсальную биологическую структуру. Их наружный и внутренний слой состоят из молекул белков, средний слой - из

липидов. Мембраны ограничивают цитоплазму с органоидами от внешней среды и органоиды от цитоплазмы.

Цитоплазматическая мембрана, или называемой еще клеточной мембраной или плазмолеммой на поверхности клеток образует удлинённые выросты: микроворсинки, складки, впячивания и выпячивания. Это во много раз увеличивает всасывающую и выделительную поверхности клетки. С помощью выростов клетки соединяются друг с другом, образуя ткани и органы многоклеточных. Клеточная мембрана регулирует диффузии веществ и одновременно осуществляет активный перенос их внутрь клетки (накопление) или наружу (выделение). За счет этих свойств мембраны концентрация ионов калия, кальция, магния, фосфора в цитоплазме выше, а концентрация натрия и хлора ниже, чем в окружающей среде. Через поры наружной мембраны из внешней среды в клетку проникают ионы, вода и мелкие молекулы других веществ. Проникновение в клетку относительно крупных твердых частиц осуществляется путем фагоцитоза (от греч. "*фаго*" - пожираю, "*цитос*" - клетка). При этом наружная мембрана в месте контакта с частицей прогибается внутрь клетки, увлекая частицу в глубь цитоплазмы, где она подвергается ферментативному расщеплению. Аналогичным путем в клетку попадают и капли жидких веществ; их поглощение называется пиноцитоз (от греч. "*пино*" - пью, "*цитос*" - клетка).

Цитоплазма на 85 % состоит из воды и 10 % - из белков. Остальной объем приходится на долю липидов, углеводов, нуклеиновых кислот и минеральных веществ. Все эти вещества образуют коллоидный раствор, близкий по консистенции глицерину. Коллоидное вещество клетки в зависимости от ее физиологического состояния и характера воздействия внешней среды имеет свойства жидкости или более плотного и упругого тела.

Эндоплазматическая сеть состоит из тонких канальцев, пронизывающих цитоплазму. Стенки каналов представляют собой мембраны, тесно контактирующие со всеми органоидами, и составляют вместе с ними единую функционально-структурную систему для осуществления обмена веществ, энергии и перемещения веществ внутри клетки. В стенках канальцев располагаются мельчайшие гранулы - рибосомы. Они составляют гранулярную эндоплазматическую сеть. Рибосомы могут располагаться на поверхности канальцев разрозненно или образуют комплексы из пяти-семи и более рибосом, называемые полисомами. Другие канальцы гранул (рибосом) не содержат. Их называют гладкую эндоплазматическую сеть. На их стенках имеются ферменты, участвующие в синтезе жиров и углеводов. Полость канальцев заполнена продуктами жизнедеятельности клетки. Поверхность мембран богата ферментами, осуществляющими синтез белков, жиров и углеводов. Эти вещества используются в обмене веществ или накапливаются в цитоплазме в виде включений, или выводятся наружу.

Рибосомы - округлые тельца, состоящие из рибонуклеиновой кислоты (РНК) и белков почти в равном соотношении. В их состав входит магний, поддерживающий структуру рибосом. Рибосомы могут быть связаны с

мембранами эндоплазматической сети, с наружной клеточной мембраной или свободно лежать в цитоплазме. В них осуществляется синтез белков. Рибосомы так же встречаются и в ядре клетки. Они образуются в ядрышке и затем поступают в цитоплазму.

Комплекс Гольджи в клетках животных представлен цистернами, канальцами и пузырьками. В мембранные трубки комплекса Гольджи из канальцев эндоплазматической сети поступают продукты секреции клетки, где они химически перестраиваются, уплотняются (упакуются), а затем переходят в цитоплазму и используются самой клеткой или выводятся из нее. В цистернах комплекса Гольджи происходит синтез полисахаридов и объединение которых с белками образует гликопротеиды.

Митохондрии - небольшие тельца палочковидной формы, ограниченные двумя мембранами. От внутренней мембраны митохондрии отходят многочисленные складки - кристы, на их стенках располагаются разнообразные ферменты, с помощью которых осуществляется синтез высокоэнергетического вещества - аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ). В зависимости от активности клетки и внешних воздействий митохондрии могут перемещаться, изменять свои размеры и форму. В митохондриях найдены рибосомы, фосфолипиды, РНК и ДНК. С присутствием ДНК в митохондриях связывают способность этого органоида к размножению путем образования перетяжки или почкованием в период деления клетки, а также синтез части митохондриальных белков.

Лизосомы - мелкие овальные образования, ограниченные мембраной и рассеянные по всей цитоплазме. Они возникают в расширениях эндоплазматической сети и в комплексе Гольджи, где заполняются ферментами, а затем обособляются и поступают в цитоплазму. Лизосомы переваривают частицы, попадающие в клетку и органоиды отмирающих клеток. Продукты лизиса выводятся через мембрану лизосомы в цитоплазму и включаются в состав новых молекул. При разрыве мембраны лизосом ферменты из них поступают в цитоплазму и переваривают ее содержимое, вызывая гибель клетки.

Клеточный центр, или центросома имеется во всех клетках, кроме некоторых простейших. Центросома состоит из двух центриолей. Она играет важную роль при делении клетки. Центриоли располагаются на полюсах делящихся клеток и участвуют в образовании веретена деления. В делящейся клетке первым делится клеточный центр и образуется веретено деления, ориентирующее расхождение хромосом к полюсам. В дочерние клетки отходит по одной центриоли.

У многих растительных и животных клеток имеются специальные органоиды: реснички, выполняющие функцию движения (инфузории, клетки дыхательных путей), жгутики (простейшие, мужские половые клетки животных и растений). Клеточные включения - эти временные элементы, возникают в клетке на определенной стадии ее жизнедеятельности в результате синтетической функции. Они используются клеткой или выводятся

из клетки. Включениями являются гликоген (в клетках печени и мышцах), капли жира (в подкожной клетчатке).

Вакуоли - полости, ограниченные мембраной, имеются у простейших. Они возникают в разных участках расширений эндоплазматической сети, и постепенно отделяются от нее. Вакуоли поддерживают состояние тургора клетки. В них сосредоточен клеточный или вакуолярный сок, который определяет его осмотическую концентрацию. Продукты синтеза - растворимые углеводы, белки, пектины и другие накапливаются в цистернах эндоплазматической сети. В дальнейшем эти скопления образуют вакуолей.

Одной из отличительных особенностей эукариотической клетки является развитие в ее цитоплазме скелетных образований - цитоскелет в виде микротрубочек и пучков белковых волокон. Элементы цитоскелета тесно связаны с наружной цитоплазматической мембраной и ядерной оболочкой; образуют сложные переплетения в цитоплазме. Опорные элементы цитоплазмы определяют форму клетки, обеспечивают движение внутриклеточных структур и перемещение всей клетки.

Ядро играет основную роль в жизнедеятельности клетки. При его удалении клетка прекращает свои функции и гибнет. У большинства животных клеток одно ядро, но печень и мышцы человека, инфузории многоядерные. Эритроциты млекопитающих развиваются из клеток с ядром, но затем зрелые эритроциты утрачивают его. Ядро окружено двойной мембраной, пронизанной порами, посредством которых оно тесно связано с каналами эндоплазматической сети и цитоплазмой. Внутри ядра находится хроматин. В период деления клетки хроматин превращается в палочковидные структуры - хромосомы, хорошо различимые в световой микроскоп. Хромосомы - это сложный комплекс белков с ДНК, называемый нуклеопротеем. Ядро регулирует все жизненные функции клетки с помощью материальных носителей наследственной информации - ДНК и РНК. В митозе в ходе подготовки к делению клетки ДНК удваивается, хромосомы расходятся дочерним клеткам, обеспечивая преемственность наследственной информации организмов.

Ядрышко - обособленная, плотная часть, внутриядерный субкомпаратмент ядра, не имеющее мембрану. В состав ядрышка входят сложные белки и РНК, свободные или связанные фосфаты калия, магния, кальция, железа, цинка, а также рибосомы. Ядрышко исчезает перед началом деления клетки и вновь формируется в последней фазе деления. Основная функция ядрышка - образование рибосомных субъединиц.

Компаратментализация клеток. Разделение клеток на отсеки (компаратменты), покрытые оболочкой из бислоя липидов, в которых локализованы определенные биохимические процессы, называется *компаратментализацией*. Большинство органоиды: аппарат Гольджи, митохондрии, хлоропласты, лизосомы, эндоплазматический ретикулум, лизосомы, ядро являются компартментами.

Домашние задания: Строение эукариотической клетки животных (С=49)

1. Чем отличается клетка животных от клетки растений? А-наличием плотной оболочки, Б-наличием хлоропласта, В-наличием центросомы, Г-наличием тонкой оболочки из гликокаликса, Д-автотрофным питанием, Е-гетеротрофным питанием.

2. Чем характеризуется ядро клетки? А- представлен цистернами, канальцами и пузырьками, Б- одно мембранный органоид. В- отделено от цитоплазмы мембраной, Г-содержит ядерный сок, Д-содержит ядрышко и хроматин, Е- двух мембранный органоид, Ж-управляет всеми функциями клетки, З- накапливает и упаковывает продукты синтеза, И- транспортирует продукты синтеза в эндоплазматическую сеть, К- синтезирует полисахаридов.

3. Чем характеризуется комплекс Гольджи? (смотрите упр. 2).

4. Чем характеризуется плазмолемма? А- на поверхности клетки образует складки и микроворсинки, Б-через ворсинки клетки соединяются друг с другом, В-ограничивает цитоплазму от внешней среды, Г-представляет собой мембраны, тесно контактирующие со всеми органоидами, Д- пронизывает тонкими канальцами цитоплазму, Е- участвует в синтезе белков

5. Чем характеризуется эндоплазматическая сеть? (смотрите 4-упр.).

6. Определите строение и функции рибосом. А-Коллоидное вещество клетки, Б- состоит, в основном, из воды и белков, В-мелкие округлые тельца из РНК и белков, Г-находится в цитоплазме и на эндоплазматической сети, Д- несколько органоидов образует полисому, Е-синтезирует белки, Ж- пронизана канальцами эндоплазматической сети, З-поддерживает тургор клетки.

7. Определите строение и функции цитоплазмы (смотрите упражнение 6).

8. Определите строение и функции центросомы. А- состоит из двух центриолей, Б- располагаются на полюсах клеток, В- состоят из наружного и внутреннего слоев фосфолипидов и погруженных в них белков, Г-ограничивает органоиды от цитоплазмы, Д- образует веретена деления, Е- покрывает органоиды клетки.

9. Определите строение и функции внутренних мембран клетки (см. упр.8).

10. Определите строение и функции ядрышка. А-плотный участок ядра, состоит из белков и РНК, Б-не мембранный внутриядерный субкомпаратмент, В- небольшие тельца с двумя мембранами, Г- внутренняя мембрана образует многочисленные складки-крысты, Д - исчезает перед делением клетки и формируется в фазе деления, Е-осуществляет окисление веществ с выделением энергии, Ж- образует субъединицы рибосом, З-осуществляет синтез АТФ и накопление энергии в виде АТФ.

11. Определите строение и функции митохондрии (см. упр. 10).

12. Определите строение и функции лизосомы. А-мелкие овальные образования, ограниченные мембраной, Б-рассеянные по всей цитоплазме, В- в виде микротрубочек и пучков белковых волокон, Г тесно связаны с наружной цитоплазматической мембраной и ядерной оболочкой, Д-образуют

сложные переплетения в цитоплазме, Е- возникают в эндоплазматической сети и комплексе Гольджи, Ж-переваривают частиц пищи и отмерших клеток, З- определяют форму и перемещение клетки.

13 Определите строение и функции цитоскелета (см. упраж. 12).

Общие сведения о Протистах

История изучения протестов. В настоящее время всех одноклеточных эукариотов, в частности животных, растений и грибов включают в особое царство одноклеточных или Протистов. Понятие «Протиста» впервые применено Э. Геккелем в 1866 году для обозначения группы организмов, которые не относились ни к животным, ни к растениям. Тогда в царство Протиста попали прокариоты, водоросли, низшие грибы, простейшие и некоторые низшие многоклеточные. Э. Геккель подразделил царство протистов на 14 классов. Искусственность системы «Protista» на тот момент представлялась очевидной, так как в её основу был положен не морфологический (одноклеточность) и вытекающий из него генеалогический характер, а простота организаций и неопределённость физиологии. Вначале царство протистов встретило много приверженцев, но затем постепенно с разных сторон стали представлять веские возражения против него. К началу XX века большинство учёных не признавало этого царства. Установление царства протистов увеличило затруднение биологов, так как не позволяло строго разграничить животных от растений с одной стороны и протистов - с другой.

Царство протистов было вновь возрождено в 1938 году Коуплендом, который, включил в него и настоящие грибы. В современном понимании, как одно из 5 царств эукариот (наряду с растениями, животными и грибами), протисты были введены в систематику Уиттекером (Whittaker) в 1969 году. В дальнейшем в царство были включены простейшие, водоросли и зооспоровые грибы.

Протисты представляют собой гетерогенную и сборную группу эукариот. Они настолько разнообразны, что их классификация оказывается трудной задачей. Вероятно, классификация крупных таксонов протистов будет ещё не раз претерпевать изменения, особенно с учётом всё более широкого применения методов молекулярной филогении.

Строение. Протисты или Простейшие представляют собой и клетку, и организм со всеми его жизненными проявлениями. Их клетка сходна с клетками многоклеточных животных. Однако, в отличие от них клетка простейших не является частью целого организма, а является самостоятельным организмом. Клетка выполняет функции питания, движения, размножения, защиты, т.е. функции целостного организма. Деление клетки простейших не приводит к росту организма, а влечет за собой увеличение количества особей. В жизненном цикле Простейших отсутствуют многоклеточные стадии. Таким образом, Простейшие - организмы на

клеточном уровне организации. Большинство виды обитают в морях и пресных водах, некоторые - во влажной почве. Многие виды паразитируют в живых организмах. Простейшие в основном мелкие организмы. Внутриклеточные паразиты достигают всего 2-4 мкм, а длина самых крупных видов, например, некоторых гregarин достигает 1см.

Форма тела простейших очень разнообразна. Среди них имеются виды с непостоянной формой тела, как амебы. Разнообразны и типы симметрии у простейших. Радиоларии и солнечники обладают радиальной симметрией. Среди жгутиковых фораминифер, радиоларий встречается двухсторонняя симметрия. Фораминиферы со спирально закрученной раковиной обладают поступательно-вращательной симметрией.

Цитоплазма клетки простейших ограничена снаружи трехслойной мембраной. Она состоит из наружной, более прозрачной плотной эктоплазмы и внутренней зернистой эндоплазмы. В эндоплазме расположены ядро, митохондрии, рибосомы, лизосомы, эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи и другие органоиды клетки. Кроме того, в цитоплазме также имеются пищеварительные и сократительные вакуоли, опорные сократительные фибриллы и др. органоиды. Некоторые Простейшие не имеют твердой оболочки и опорных элементов. Их клетка ограничена мягкой цитоплазматической мембраной. Они не имеют постоянной формы тела. Многие виды имеют плотную эластичную оболочку - пелликулы, и обладают определенной формой тела (инфузории, эвглены). Некоторые простейшие имеют наружный (раковина) или внутренний (капсула, иглы) скелет. Скелет состоит из органических и минеральных веществ, чаще всего из карбоната кальция (CaCO_3) или оксида кремния (SiO_2).

Питание. Разные одноклеточные получают необходимые им для жизни вещества по-разному. Есть как гетеротрофы, так и автотрофы. Не так уж редко у Простейших встречается смешанное (миксотрофное) питание. Так, эвглена зеленая и некоторые виды хламидомонад при наличии света питаются автотрофно путем фотосинтеза, а в темноте питаются готовыми органическими веществами как гетеротрофы. У многих видов наблюдается взаимовыгодное сожительство (симбиоз): у них в цитоплазме постоянно присутствуют одноклеточные водоросли и бактерии, чьи продукты обмена не вредны, а, наоборот, полезны хозяевам. Обычно одноклеточные поглощают необходимые им питательные вещества непосредственно всей клеточной поверхностью, но некоторые инфузории имеют специальные приспособления для поглощения пищи, ее расщепления (пищеварение) и выделения непереваренных частиц (дефекация).

Поглощение пищи Простейшими происходит путем пиноцитоза и фагоцитоза. Пиноцитоз - захват клеточной поверхностью различных жидкостей (капелек липидов, растворов солей). Фагоцитоз - активное вытягивание и поглощение микроскопических твердых питательных частиц (бактерий, простейших, различных фрагментов клеток). В фагоцитозе активную роль играет клеточная мембрана. Она обхватывает поглощаемые

частицы и втягивает их внутрь клетки. При этом мембрана образует внутренние впячивания. Эти впячивания отрываются от мембраны и формируют фагоцитозные вакуоли с заключенной внутри пищевой частицей. Вакуоль сливаясь первичной лизосомой с пищеварительными ферментами, образует вторичную лизосому, называемой пищеварительной вакуолью. В ней переваривается поглощенная пищевая частица. Питательные вещества поступают в цитоплазму. После пищеварения в мембранном пузырьке остаются непереваренные остатки, называемый остаточным тельцем. Остаточное тельце встраивается в наружную мембрану и выталкивает свое содержимое наружу.

Фагоцитоз встречается у многих одноклеточных организмов, а пиноцитоз - преимущественно у жгутиконосцев. Одноклеточные обладают способностью распознавать различные пищевые частицы. Однако избирательность в поглощении только полезных частиц у них отсутствует.

Движение. Органоидами движения простейших являются псевдоподии, жгутики или реснички. Псевдоподии - наиболее примитивный органоид движения, являются выступом цитоплазмы. Жгутики и реснички имеют сходное строение. Жгутик снаружи покрыт трехслойной мембраной. Внутри него имеются две центральные и девять двойных периферических фибрилл. Жгутик крепится в цитоплазме при помощи базального тельца - кинетосомы. Жгутики производят вращающее движение, реснички - гребное.

Движение одноклеточных обычно обусловлено тем, что они могут воспринимать различные раздражения из внешней среды и реагировать на них. Как правило, ответ на раздражение состоит в пространственном перемещении (движении) клеток. Вид движения, связанный с определенным раздражителем, называют таксисом, (от греч. taxis - расположение). Источником раздражения могут быть свет, температура, влага, химические вещества, пища и др. Таксисы могут быть положительными и отрицательными. Так, когда эвглена зеленая стремится переплыть на освещенное место в водоеме - это положительный фототаксис, а когда уплывает прочь от брошенной в воду крупинки соли - отрицательный. При неблагоприятных условиях многие простейшие выделяют вокруг себя плотную оболочку и превращаются в цисту.

Многочисленные наблюдения за одноклеточными показывают, что они обладают способностью «узнавать» своего вида. Например, многие хищные простейшие распознают особей своего вида и не нападают на них, но активно нападают на представителей других видов. Некоторые одноклеточные, например раковинные корненожки, строят себе «домики» из собственных выделений или из песчинок.

Органоиды выделения. Этот органоид представлен в виде пузырька, расположенного в цитоплазме и называется сократительной вакуолью. Она регулярно заполняется жидкостью из цитоплазмы и удаляется наружу. Удаление избытки воды позволяет регулировать осмотическое давление в цитоплазме и выделение продуктов обмена из клетки. Выделение продуктов

обмена происходит и через поверхность клетки. Одноклеточные не имеют органоидов дыхания. Кислород поступает в цитоплазму через клеточную мембрану. Органоиды выделения имеются у пресноводных одноклеточных, а у морских и паразитических видов, живущих в изотонической среде, они отсутствуют.

Ядро. У простейших имеются одно или несколько ядер, которые варьируют по форме, числу и функциям. Ядро регулирует обмен веществ и обеспечивает наследственные информации. У инфузорий и некоторых фораминифер имеются генеративное и вегетативное ядра. Это явление, называется ядерным дуализмом. Вегетативные ядра регулируют жизненные процессы в клетке, генеративные - участвуют в половом процессе. При бесполом размножении ядра делятся путем митоза. При половом размножении простейших, происходит мейоз, или редукционное деление. Обычно мейоз осуществляется в процессе двух последовательных делений. Редукционное деление происходит после образования зиготы у одних простейших, а у других животных, как и у многоклеточных - при формировании гамет.

Размножение. Бесполое размножение - основная форма размножения простейших путем митоза - простое деление надвое. Между двумя делениями животное приобретает все утраченные в процессе деления структуры, активно питается, растет и к началу нового деления успевает достичь размеров материнской особи. Особую форму размножения простейших представляет палинтомия или повторное многократное деление без последующего периода питания и роста, и размеры их с каждым делением уменьшаются. Только последнее поколение достигает полного развития, питается и растет. Палинтомическое деление обычно протекает под защитной оболочкой (деление ооцисты у малярийного плазмодия, зиготы у вольвокса).

У простейших также часто встречается множественное бесполое деление полигония. При этом сначала происходит многократное деление ядра без разделения цитоплазмы, вследствие чего клетка временно становится полиэнергидной (многоядерной), затем соответственно числу ядер цитоплазма распадается на много дочерних клеток (трипаносомы, малярийный плазмодий, фораминиферы).

Половое размножение. Половой процесс проходит в виде копуляции или конъюгации. При копуляции происходит полное слияние двух половых особей - гамет. Процесс, когда гаметы ничем не отличаются друг от друга, называется изогамией. В других случаях образуются крупные женские макрогаметы и мелкие мужские микрогаметы, т.е. возникает анизогамия. Процесс, когда макрогаметы становятся неподвижными и накапливают в себе запасные питательные вещества, называется оогамией. Конъюгация - более сложная форма полового размножения встречается только у инфузорий. При этом происходит временное соединение двух особей и обмен частями хромонуклеусов. Настоящие гаметы при этом не образуются, но мигрирующее ядро одето тонким слоем цитоплазмы и соответствует микрогамете, а стационарное ядро представляет собой макрогамету. Мигрирующее (мужское)

ядро каждого конъюганта переходит в тело другого и копулирует с его стационарным (женским) ядром - происходит перекрестное оплодотворение. При половом размножении одноклеточные организмы определяют не только сородичей, но и роли друг друга в спаривании (женская или мужская особь). Например, у раковинных амёб перед половым процессом одна амёба остается неподвижной в своей раковинке, а другая перетекает к ней. Принято подвижную особь считать мужской, а неподвижную - женской. Однако у некоторых простейших мужская и женская особи различаются не только по поведению, но по форме и размерам.

Жизненные циклы простейших очень разнообразны. У некоторых из них, например, у трипаносом имеется цикл без полового, т.е. без ядерного цикла. У них чередуются разные вегетативные стадии. Наиболее простым циклом обладают моноэнергидные жгутиконосцы, например, хламидомонады. У некоторых видов этого рода наблюдается множество бесполовых поколений. Половой процесс возникает при ухудшении условий среды. Гаметы мало отличаются от особей бесполовых поколений. После копуляции зигота одевается оболочкой, и палинтомическим делением образует 4-32 особи. Последние выходят из оболочки и приступают к бесполому размножению. Редукция числа хромосом происходит при первых делениях зиготы. В этом цикле все стадии, кроме зиготы гаплоидны.

Наиболее сложный жизненный цикл у колониального вольвокса. К циклу предшествует прогамная часть цикла, в течение которой происходит превращение генеративных клеток в гаметы. Макрогамонт растет и превращается в крупную неподвижную макрогамету, а микрогамонт палинтомически делится, давая начало большому количеству микрогамет. Затем следует слияние гамет и редукционное деление. Далее зигота делится палинтомическим способом, образуя бластулоподобной колонии, напоминающей бластулы многоклеточных. Эта колония растет, внутри нее образуются дочерние колонии. Развитие дочерней колонии происходит в результате палинтомического деления зиготы. При этом клетки сначала обращены жгутиковыми концами внутрь. Перед выходом сформировавшейся дочерней колонии из материнской колонии происходит выворачивание, и клетки принимают окончательное расположение жгутиками наружу. Редукционное деление происходит после образования зиготы.

Очень своеобразен цикл у инфузорий. У них в половом процессе участвует только микронуклеус, претерпевший редукционное деление. Из четырех образовавшихся гаплоидных ядер три редуцируются, остается одно, которое делится с образованием двух пронуклеусов. Женский пронуклеус превращается в стационарное ядро, остается в инфузории, что соответствует макрогамете, а мужской - превращается в мигрирующее ядро, соответствующее микрогамете, переходит в партнера и сливается с его стационарным ядром. Далее происходит деление синкариона, приводящее после ряда перестроек к восстановлению двух ядерности особей и к восстановлению полиплоидности макронуклеуса.

Чередование поколений - это закономерная смена организмов генераций, различающихся типом и способом размножения. У животных имеются первичное и вторичное чередование поколений. Первичное чередование поколений, свойственным многим простейшим, считают смену половой генерации с поколением, размножающимся неполовыми клетками (гаметами). Так, у фораминифер чередующиеся поколения представлены половыми и бесполовыми особями - гамонтами и агамонтами. Гамонты в результате многократного деления ядра образуют гаметы, которые, копулируя попарно, дают зиготу, вырастающую в агамонта. Последний в результате митоза распадается на агаметы - будущие гамонты. Редукционное деление (мейоз) происходит перед образованием агамет. Поэтому половое поколение гаплоидное, как и гаметы, а зигота и агамонты диплоидны. У споровиков и жгутиконосцев мейоз осуществляется при первом делении зиготы. У них диплоидна только зигота. У солнечников, некоторых жгутиконосцев и инфузорий мейоз связан с образованием гамет, которые являются единственной гаплоидной стадией жизненного цикла.

Классификация. В 1969 году Робертом Уиттекером была предложена система пяти царств. По этой системе примитивные эукариоты, не имеющие тканевой дифференциации (простейшие, водоросли, слизевики), объединены в царство Protista. В составе одного царства оказались различные группы организмов, в том числе многоклеточные водоросли, не имеющих общих предков. Царство Протиста в таком виде представляет собой гетерогенную полифилитическую группу и не может иметь официального статуса таксона.

Пишите ответы на задания. Общие сведения о Протистах (С=29).

1. Чем отличается клетка одноклеточных от клетки многоклеточных? А- бесполое размножение. Б- способны обмену веществ. В- крупные размеры. Г- способны к раздражению. Д- имеют органоидов. Е- особым строением органов движения. Ж- является частью организма. З- питаются путем фагоцитоза и пиноцитоза, И- является самостоятельным организмом, К- деление клетки приводит к росту числа особей.

2. Составьте парные ответы из терминов и соответствующие им значений. А- фагоцитоз, Б- пиноцитоз, В- эктоплазма, Г- эндоплазма, Д- чередование поколений, Е- редукционное деление: 1- смена полового и бесполого размножения в жизненном цикле, 2- зернистый внутренний слой цитоплазмы, 3- гомотенный наружный слой цитоплазмы, 4- деление клетки с двойным сокращением числа хромосом. 5- захватывание и переваривание твердых частиц пищи, 6- захват жидкости клеточной поверхностью.

3. Составьте парные ответы из терминов и их значений. А- агамонт, Б- гамонт, В- конъюгант, Г- оогамия, Д- синкарион, Е- пронуклеус: 1- неподвижная макрогамета с запасом питательных веществ, 2- Ядро зиготы, образованное слиянием ядер двух гамет, 3- гаплоидная, взрослая форма организма, имеющего в жизненном цикле гаплоидную и диплоидную фазы, 4- гаплоидные ядра женской и мужской гамет в зиготе до их слияния, 5-

диплоидная взрослая особь, имеющая в жизненном цикле гаплоидную взрослую форму, 6-обмен половыми ядрами (микронуклеусами) у инфузорий.

4. Составьте парные ответы из терминов и их значений. А- шизогония, Б- ядерный дуализм, В-зигота, Г- агаметы, Д- пелликула, Е- палентомическое деление: 1- оплодотворенная яйцеклетка, 2- продукты множественного деления одноклеточных, 3- многократное деление ядра без разделения цитоплазмы, 4- многократное деление без роста, 5-прочная клеточная оболочка, 6- разнокачественность ядер клетки.

5. Составьте парные ответы из терминов и их значений. А-генеративное ядро, Б-компарменты, В- вегетативное ядро, Г-псевдоподий, Д- кинетосома 1-ложноножка, 2- регулируют жизненные процессы в клетке, 3- участвуют в половом процессе, 4- базальное зерно ресничек, 5- обособленные участки клетки, окруженные мембраной.

ТИП ЭВГЛЕНООБРАЗНЫЕ (EUGLENOZOA)

Эвгленообразные - многообразная группа, включающая около 8 тысяч видов. Они обитают в морской и пресной воде, в почве, в организме человека, животных и растений. Они составляют основу планктона в водоемах и играют важную роль в круговороте веществ. Их клетка покрыта твердой пелликулой и имеет сравнительно постоянную форму тела. Среди них имеется много опасных паразитов.

Движение. Органоидами движения эвгленообразных являются 1, 2, 4, 8 или множество жгутики, представляющие собой выросты цитоплазмы. Их половые клетки так же имеют жгутик. Поэтому считают, что они близко стоят к предкам простейших. Кроме того, среди них имеются переходные формы по способу питания. Размеры жгутиконосцев варьируют от 1-2 мкм до нескольких миллиметров. У большинства видов клетка покрыта пелликулой, а у некоторых образуется панцирь, состоящий из клетчатки или хитиноидного вещества. Жгутики разнообразны по числу, форме и по расположению. У некоторых видов жгутик тянется вдоль всего тела клетки, образуя ундулирующей мембраны. Движение жгутика обычно винтообразное. Поэтому двигаясь, жгутиконосцы как бы ввинчиваются в толщу воды.

Жгутик состоит из наружной части - бича и базальной части - кинетосомы, находящейся в эктоплазме клетки. Снаружи жгутик покрыт трехслойной мембраной, а внутри его находится 11 фибрилл. В центре жгутика имеются две центральные фибриллы, а по периферии - девять фибрилл, каждая из которых состоит из двух спаянных микротрубочек. Центральные фибриллы являются опорными, периферические - локомоторными фибриллами. Кинетосома жгутика цилиндрической формы, и она покрыта мембраной. В ней находится аксиальная гранула, к которой прикрепляются центральные фибриллы. Периферические фибриллы продолжают в кинетосому, и состоят уже не из двух, а из трех спаянных микротрубочек. Рядом с кинетосомой располагается кинетопласт,

активисте жгутикий митохондриям и обеспечивает генерацию энергии жгутика. У части видов у основания жгутика находится парабазальное тельце или блазаропласт, содержащий запас резервных веществ, расходуемых жгутиком при движении. По строению парабазальное тельце близко к аппарату Гольджи.

Питание. Зеленые эвгленообразные автотрофы, способные фотосинтезу. Бесцветные формы гетеротрофы, питаются готовыми органическими веществами. Во многих формах существует цитостома, которую они используют для отлова бактерий или небольших организмов. Жгутик поддерживается микротрубочками. Для них характерны наличие параксимального стержня в каждом жгутике. Среди жгутиковых имеются миксотрофы - формы, сочетающие автотрофное питание с гетеротрофным.

В цитоплазме клетки зеленых Эвгленообразных имеются хлоропласты, содержащие хлорофилл. В результате фотосинтеза в их клетке накапливаются зерна парамила, близкая к крахмалу и капельки жироподобных веществ. Преподобные жгутиконосцы имеют сократительную вакуоль иногда с резервуаром. Резервуар открывается наружу порой. Зеленые жгутиконосцы обычно имеют светочувствительный орган - красный «глазок» - стигму. У них хорошо выражен положительный фототаксис - привлечение к свету. Хлоропласты имеют три мембраны и пигментированы хлорофиллами а и b, как и растения. Это свидетельствует о том, что они были приобретены в результате включения некоторых симбиотических зеленых водорослей. Среди эвгленозой имеются миксотрофы.

Гетеротрофные эвгленообразные питаются голозойным способом, захватывая пищевые частички, либо как сапрофит, всасывая жидкой пищи всей поверхностью клетки.

Большинство эвгленозой питаются небольшими организмами, как правило, бактериями. У таких видов у основания жгутика имеется клеточный рот, а в цитоплазме образуются пищеварительные вакуоли. Потери цитостома и наличие светочувствительных глаз следует считать адаптаций к автотрофной жизни. Зеленая эвглена (*Euglena virides*) является типичным примером для эвгленозой.

Размножение. Эвгленозой размножаются бесполым способом, путем продольного деления клетки на две дочерние. При этом ядро делится путем митоза. Делятся надвое базальные и парабазальные тельца, жгутик же переходит к одной из дочерних клеток, а у другой образуется заново. У эвгленозой половой процесс не описан.

Монофилетический характер *Euglenozoa* общепринят. Основными группами эвгленозой являются классы эвгленовые и кинетопластиды.

Класс Эвгленовые (Euglenoidea)

Эвгленовые объединяют около 1000 одноклеточных, реже колониальных видов. Они обитают, основном в пресной воде, богатой органическими веществами. Некоторые виды приурочены исключительно к солоноватым и

диплоидная взрослая особь, имеющая в жизненном цикле гаплоидную взрослую форму, 6-обмен половыми ядрами (микронуклеусами) у инфузорий.

4. Составьте парные ответы из терминов и их значений. А- шизогония, Б- ядерный дуализм, В-зигота, Г- агаметы, Д- пелликула, Е- палентомическое деление: 1- оплодотворенная яйцеклетка, 2- продукты множественного деления одноклеточных, 3- многократное деление ядра без разделения цитоплазмы, 4- многократное деление без роста, 5-прочная клеточная оболочка, 6- разнокачественность ядер клетки.

5. Составьте парные ответы из терминов и их значений. А-генеративное ядро, Б-компарменты, В- вегетативное ядро, Г-псевдоподий, Д- кинетосома 1-ложноножка, 2- регулируют жизненные процессы в клетке, 3- участвуют в половом процессе, 4- базальное зерно ресничек, 5- обособленные участки клетки, окруженные мембраной.

ТИП ЭВГЛЕНООБРАЗНЫЕ (EUGLENOZOA)

Эвгленообразные - многообразная группа, включающая около 8 тысяч видов. Они обитают в морской и пресной воде, в почве, в организме человека, животных и растений. Они составляют основу планктона в водоемах и играют важную роль в круговороте веществ. Их клетка покрыта твердой пелликулой и имеет сравнительно постоянную форму тела. Среди них имеется много опасных паразитов.

Движение. Органоидами движения эвгленообразных являются 1, 2, 4, 8 или множество жгутики, представляющие собой выросты цитоплазмы. Их половые клетки так же имеют жгутик. Поэтому считают, что они близко стоят к предкам простейших. Кроме того, среди них имеются переходные формы по способу питания. Размеры жгутиконосцев варьируют от 1-2 мкм до нескольких миллиметров. У большинства видов клетка покрыта пелликулой, а у некоторых образуется панцирь, состоящий из клетчатки или хитиноидного вещества. Жгутики разнообразны по числу, форме и по расположению. У некоторых видов жгутик тянется вдоль всего тела клетки, образуя ундулирующей мембраны. Движение жгутика обычно винтообразное. Поэтому двигаясь, жгутиконосцы как бы ввинчиваются в толщу воды.

Жгутик состоит из наружной части - бича и базальной части - кинетосомы, находящейся в эктоплазме клетки. Снаружи жгутик покрыт трехслойной мембраной, а внутри его находится 11 фибрилл. В центре жгутика имеются две центральные фибриллы, а по периферии - девять фибрилл, каждая из которых состоит из двух спаянных микротрубочек. Центральные фибриллы являются опорными, периферические - локомоторными фибриллами. Кинетосома жгутика цилиндрической формы, и она покрыта мембраной. В ней находится аксиальная гранула, к которой прикрепляются центральные фибриллы. Периферические фибриллы продолжают в кинетосому, и состоят уже не из двух, а из трех спаянных микротрубочек. Рядом с кинетосомой располагается кинетопласт,

У части видов у основания жгутика находится парабазальное тельце или базифиронпласт, содержащий запас резервных веществ, расходуемых жгутиком при движении. По строению парабазальное тельце близко к аппарату Гольджи.

Питание. Зеленые эвгленообразные автотрофы, способные фотосинтезу. Растительные формы гетеротрофы, питаются готовыми органическими веществами. Во многих формах существует цитостома, которую они используют для отлова бактерий или небольших организмов. Жгутик поддерживается микротрубочками. Для них характерны наличие параксильного стержня в каждом жгутике. Среди жгутиковых имеются миксотрофы - формы, сочетающие автотрофное питание с гетеротрофным.

В цитоплазме клетки зеленых Эвгленообразных имеются хлоропласты, содержащие хлорофилл. В результате фотосинтеза в их клетке накапливаются зерна парамила, близкая к крахмалу и капельки жироподобных веществ. Пресноводные жгутиконосцы имеют сократительную вакуоль иногда с резервуаром. Резервуар открывается наружу порой. Зеленые жгутиконосцы обычно имеют светочувствительный орган - красный «глазок» - стигму. У них хорошо выражен положительный фототаксис - привлечение к свету. Хлоропласты имеют три мембраны и пигментированы хлорофиллами а и b, как и растения. Это свидетельствует о том, что они были приобретены в результате включения некоторых симбиотических зеленых водорослей. Среди эвгленозой имеются миксотрофы.

Гетеротрофные эвгленообразные питаются голозойным способом, захватывая пищевые частички, либо как сапрофит, всасывая жидкой пищей поверхностью клетки.

Большинство эвгленозой питаются небольшими организмами, как правило, бактериями. У таких видов у основания жгутика имеется клеточный рот, а в цитоплазме образуются пищеварительные вакуоли. Потери цитостома и появление светочувствительных глаз следует считать адаптаций к автотрофной жизни. Зеленая эвглена (*Euglena virides*) является типичным примером для эвгленойдов.

Размножение. Эвгленозой размножаются бесполым способом, путем продольного деления клетки на две дочерние. При этом ядро делится путем митоза. Делятся надвое базальные и парабазальные тельца, жгутик же переходит к одной из дочерних клеток, а у другой образуется заново. У эвгленовых половой процесс не описан.

Монофилетический характер *Euglenozoa* общепринят. Основными группами эвгленозой являются классы эвгленовые и кинетопластиды.

Класс Эвгленовые (Euglenoidea)

Эвгленовые объединяют около 1000 одноклеточных, реже колониальных видов. Они обитают, основном в пресной воде, богатой органическими веществами. Некоторые виды приурочены исключительно к солоноватым и

морским водам. Большинство Эвгленовых с помощью хлоропластов питаются путём фотосинтеза, в то время как другие питаются фагоцитозом или пиноцитозом. Обычными представителями являются *Euglena oxyuris* (рис.4, А) и *Euglena virides* (рис.4,Б).

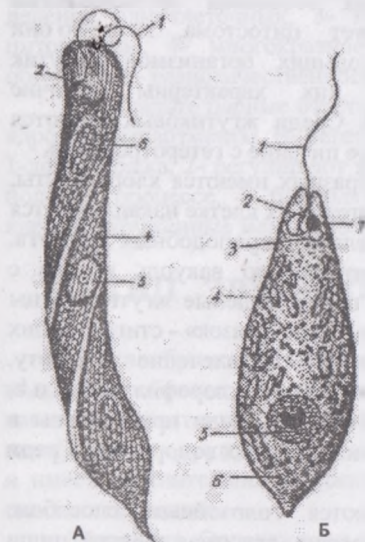


Рис.4. Эвглены: А- *Euglena oxyuris*, Б- *Euglena virides* (по Дофлейну):

1- жгутик, 2- резервуар сократительной вакуоли, 3- сократительная вакуоль, 4-хроматофоры, 5- ядро, 6-парамила, 7- глазок.

Эвгленовые - микроскопические одноклеточные. Их размеры измеряются десятками микрон. У них клеточная стенка отсутствует, гликокаликс обычно хорошо развит. Форму клетки поддерживает кортикальной (поверхностной) слой цитоплазмы, образующие пелликулу, или кутикулу. Пелликула состоит из параллельных эластичных белковых лент, имеющих связки между собой и с подстилающими их микротрубочками.

Белковые ленты характеризуются S-образным сечением и огибают клетку по спирали, придавая её поверхности характерную форму.

На переднем конце клетки эвглен расположено крупное впячивание, состоящее из узкого канала и обширного резервуара. Резервуар - единственный участок клетки эвгленовых, где нет пелликулы. С ним ассоциирован комплекс сократительной вакуоли и цитостом. У фотосинтетических представителей к дорсальной стенке резервуара прилегает стигма. Жгутики отходят от дна резервуара и выходят наружу через канал. Как правило, эвгленовые обладают двумя неравными жгутиками (реже жгутик один, либо их нет). У фотосинтетических представителей у основания длинного жгутика, напротив стигмы имеется фоторецептор-кристаллоподобное тельце.

Согласно современным представлениям свойственная для многих современных бесцветных эвгленовых гетеротрофное (осмотротрофное или фаготрофное) питание является первичным. Хлоропласты одеты тремя мембранами. Наружная мембрана называется эндоплазматическим ретикуломом хлоропласта, не соединён с ядерным ретикуломом. Согласно теории симбиогенеза, мембрана эндоплазматического ретикулума - это плазмалемма другой зелёной водоросли, поглощенной предком

фотосинтетических эвгленовых, либо мембрана фагосомы хозяина. При длительном пребывании в темноте эвгленовые утрачивают хлоропласты

Класс Кинетопластыды (Kinetoplasta)

Кинетопластыды - бесцветные гетеротрофы. Известны около 600 видов, из которых около 20 свободноживущие, остальные опасные паразиты. Характерным признаком для них является наличие только одной крупной митохондрии с особым вздутием – кинетопластом, представляющим собой капсулу с гигантской митохондрией. Большинство виды кинетопластид являются паразитами животных и человека, некоторые - паразиты растений или свободноживущие формы. Имеют кинетопласт у основания кинетосомы жгутика. У некоторых видов жгутик образует ундулирующую мембрану. На растениях паразитируют виды рода лептомонас, которые питаются клеточным соком. Лептомонасы продолговатой формы со жгутиком на переднем конце клетки. Среды кинетопластид свободноживущими являются виды рода бодо с двумя жгутиками. Они встречаются в солоноватой или пресной воде и в почве, где они питаются бактериями.

Виды рода *Trypanosoma* являются опасными паразитами человека и животных. Их форма тело лентовидное с одним жгутиком (рис.5). Свободный конец жгутика прикреплен вдоль продольной оси тела при помощи тонкой ундулирующей мембраны. Различают четыре форм: трипаносомная форма со жгутиком, начинающим у заднего конца; критидиальная форма со жгутиком, отходящим от середины; лептомонадная форма со жгутиком на переднем конце тела и лейшманиальная форма без жгутика. У трипаносом обычно имеется один направленный вперед жгутик, тогда как от второго остается лишь кинетосома. Обычно жгутик проходит вдоль тела от его заднего конца к переднему и тянется по краю ундулирующей мембраны.

Питание трипаносом осуществляется двумя способами. Частичное поглощение пищевых веществ идет путем образования пиноцитозных вакуолей в жгутиковом кармане. У некоторых видов описан цитостом, также расположенный в жгутиковом кармане. От него берет начало трубчатое вытягивание, уходящее в глубь цитоплазмы. А мастиготные стадии трипаносом, ведущие внутриклеточный образ жизни, способны к фагоцитозу.

В Тропической Африке *Trypanosoma brucei rhodesiense* и *T. brucei gambiense* вызывают «сонную болезнь» у людей. Происходит набухание шейных лимфатических узлов, лихорадка, отеки конечностей и вокруг глаз. На ранних этапах этой болезни трипаносомы живут в крови человека и вызывают лихорадку. Затем переходят в жидкость спинного мозга, и приводит к первичному расстройству, сонливости. При отсутствии лечения наступает смерть больного от истощения. В настоящее время имеются препараты, подавляющие болезнь уже на начальных этапах. Переносчиком возбудителей сонной болезни является кровососущая муха цеце из рода *Glossina*. Природным резервуаром возбудителей болезни являются антилопы и

морским водам. Большинство Эвгленовых с помощью хлоропластов питаются путём фотосинтеза, в то время как другие питаются фагоцитозом или пиноцитозом. Обычными представителями являются *Euglena oxyuris* (рис.4, А) и *Euglena virides* (рис.4,Б).

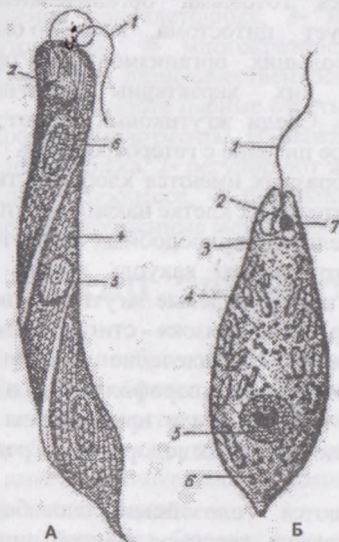


Рис.4. Эвглены: А- *Euglena oxyuris*, Б- *Euglena virides* (по Дюфлейну): 1- жгутик, 2- резервуар сократительной вакуоли, 3- сократительная вакуоль, 4-хроматофоры, 5- ядро, 6-парамилла, 7- глазок.

Эвгленовые - микроскопические одноклеточные. Их размеры измеряются десятками микрон. У них клеточная стенка отсутствует, гликокаликс обычно хорошо развит. Форму клетки поддерживает кортикальная (поверхностная) слой цитоплазмы, образующие пелликулу, или кутикулу. Пелликула состоит из параллельных эластичных белковых лент, имеющих связи между собой и с подстилающими их микротрубочками.

Белковые ленты характеризуются S-образным сечением и огибают клетку по спирали, придавая её поверхности характерную форму.

На переднем конце клетки эвглен расположено крупное впячивание, состоящее из узкого канала и обширного резервуара. Резервуар - единственный участок клетки эвгленовых, где нет пелликулы. С ним ассоциирован комплекс сократительной вакуоли и цитостом. У фотосинтетических представителей к дорсальной стенке резервуара прилегает стигма. Жгутики отходят от дна резервуара и выходят наружу через канал. Как правило, эвгленовые обладают двумя неравными жгутиками (реже жгутик один, либо их нет). У фотосинтетических представителей у основания длинного жгутика, напротив стигмы имеется фоторецептор-кристаллоподобное тельце.

Согласно современным представлениям свойственная для многих современных бесцветных эвгленовых гетеротрофное (осмотротрофное или фаготрофное) питание является первичным. Хлоропласты одеты тремя мембранами. Наружная мембрана называется эндоплазматическим ретикулумом хлоропласта, не соединён с ядерным ретикулумом. Согласно теории симбиогенеза, мембрана эндоплазматического ретикулума - это плазмалемма другой зелёной водоросли, поглощенной предком

фотосинтетических эвгленовых, либо мембрана фагосомы хозяина. При длительном пребывании в темноте эвгленовые утрачивают хлоропласты

Класс Кинетопластыды (Kinetoplasta)

Кинетопластыды - бесцветные гетеротрофы. Известны около 600 видов, из которых около 20 свободноживущие, остальные опасные паразиты. Характерным признаком для них является наличие только одной крупной митохондрии с особым вздутием — кинетопластом, представляющим собой капсулу с гигантской митохондрией. Большинство виды кинетопластид являются паразитами животных и человека, некоторые - паразиты растений или свободноживущие формы. Имеют кинетопласт у основания кинетосомы жгутика. У некоторых видов жгутик образует ундулирующую мембрану. На растениях паразитируют виды рода лептомонас, которые питаются клеточным соком. Лептомонасы продолговатой формы со жгутиком на переднем конце клетки. Среды кинетопластид свободноживущими являются виды рода бодо с двумя жгутиками. Они встречаются в солоноватой или пресной воде и в почве, где они питаются бактериями.

Виды рода *Trypanosoma* являются опасными паразитами человека и животных. Их форма тело лентовидное с одним жгутиком (рис.5). Свободный конец жгутика прикреплен вдоль продольной оси тела при помощи тонкой ундулирующей мембраны. Различают четыре форм: трипаносомная форма со жгутиком, начинающим у заднего конца; критидиальная форма со жгутиком, отходящим от середины; лептомонадная форма со жгутиком на переднем конце тела и лейшманиальная форма без жгутика. У трипаносом обычно имеется один направленный вперед жгутик, тогда как от второго остается лишь кинетосома. Обычно жгутик проходит вдоль тела от его заднего конца к переднему и тянется по краю ундулирующей мембраны.

Питание трипаносом осуществляется двумя способами. Частичное поглощение пищевых веществ идет путем образования пиноцитозных вакуолей в жгутиковом кармане. У некоторых видов описан цитостом, также расположенный в жгутиковом кармане. От него берет начало трубчатое вытягивание, уходящее в глубь цитоплазмы. А мастиготные стадии трипаносом, ведущие внутриклеточный образ жизни, способны к фагоцитозу.

В Тропической Африке *Trypanosoma brucei rhodesiense* и *T. brucei gambiense* вызывают «сонную болезнь» у людей. Происходит набухание шейных лимфатических узлов, лихорадка, отеки конечностей и вокруг глаз. На ранних этапах этой болезни трипаносомы живут в крови человека и вызывают лихорадку. Затем переходят в жидкость спинного мозга, и приводит к первичному расстройству, сонливости. При отсутствии лечения наступает смерть больного от истощения. В настоящее время имеются препараты, подавляющие болезнь уже на начальных этапах. Переносчиком возбудителей сонной болезни является кровососущая муха цеце из рода *Glossina*. Природным резервуаром возбудителей болезни являются антилопы и

некоторые другие животные, которые почти не страдают от этих паразитов. Муха цеце при укусе переносит паразитов от зараженных людей и животных к здоровым. Передача паразитов путем укуса кровососущими насекомыми, называется инокуляцией. Сонная болезнь относится очаговым трансмиссивным заболеваниям. Очаговость трансмиссивных болезни определяется ареалом распространения переносчика. Трансмиссивная передача возбудителей болезни осуществляется насекомым-переносчиком, который является и вторым хозяином. Первым хозяином паразита являются люди и антилопы.

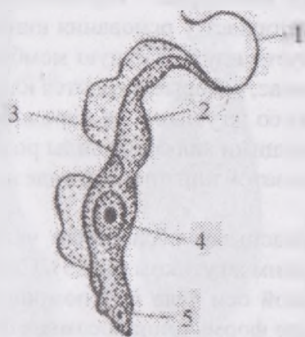


Рис.5. Жгутиконосец рода *Tripanosoma*. 1-жгутик, 2-цитоплазма, 3- ундулирующая мембрана, 4-ядро, 5- базальное тельце (кинетосома).

Трипаносомы в крови дают трипаносомную форму и размножаются продольным делением надвое. В переносчике паразиты размножаются в средней кишке, и мигрируя в слюнные железы, образуют критидиальную форму. В слюнных железах паразиты образуют лептомонадную форму и накапливаются в слюнных протоках.

В тропической Америке *Tripanosoma cruzi* вызывает болезнь Шагаса. В начале паразит живет в крови человека, затем внедряясь во внутренние органы, превращается в безжгутиковую форму. Проходя последовательные фазы, она снова попадают в кровяное русло. Переносчиком и вторым хозяином трипаносомы являются кровососущие

клопы *Triatoma*. Клопы вместе кровью больного заглатывают трипаносом, которые размножаясь в кишечнике клопа, становятся инвазийными. Паразиты выделяются экскрементами клопа и через ранку попадают в кожи человека.

Другой вид трипаносомы *T. brucei* вызывает на рогатом скоте болезнь нагану в Африке. Переносчиком этого возбудителя являются мухи цеце (*Glossina*). Трипаносома *T. evansi* вызывает суворву - болезни верблюдов на юге Азии и в Африке. Возбудитель передается кровососущими слепнями рода *Tabanus*. Другой вид *T. equiperdum* вызывает случную болезнь лошадей в Азии. Передача паразитов происходит при случке лошадей.

Возбудителем болезни лейшманиоза кожи у людей в Средней Азии и Закавказье является лейшмания - *Leishmania tropica* (рис.6). Переносчиком болезни являются кровососущие москиты рода *Phlebotomus*. В желудке москита развивается жгутиковая стадия паразита. Попад в кожу, паразит теряет жгутик и переходит на без жгутиковую стадию и вызывает кожный лейшманиоз, называемой пендинской язвой. Природным очагом кожного лейшманиоза являются большие песчанки, живущие в степной зоне. В

Средней Азии, Индии и Индокитае распространен висцеральный (внутренний) лейшманиоз кала-азар, вызываемый *L. donovani*. Переносчиком возбудителя кала-азар являются москиты, а природным резервуаром - бродячие собаки. При укусе москита в кровь попадают лейшмании со жгутиками, которые разносятся по внутренним органам (печень, селезенка). Передача паразитов происходит при случке лошадей. *tropica*.

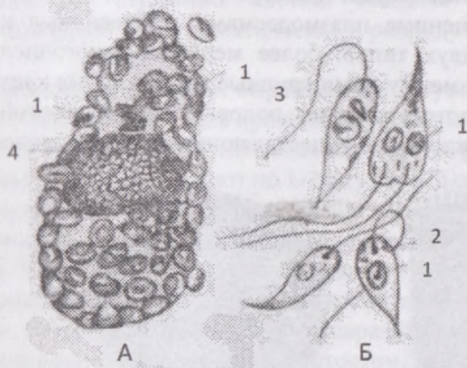


Рис. 6. Схемы строения лейшманий. А— лейшмании в эндотелиальной клетке человека. Б— лейшмании из культуры вне организма хозяина (жгутиковая стадия). 1—ядро, 2— базальное тельце, 3 — свободный конец жгутика, 4—ядро тканевой клетки.

Переносчиком болезни являются кровососущие москиты рода *Phlebotomus*. В желудке москита развивается жгутиковая стадия паразита. Попав в кожу, паразит теряет жгутик и переходит на без жгутиковую стадию и вызывает кожный лейшманиоз, называемой пендинской язвой.

В Средней Азии, Индии и Индокитае распространен висцеральный (внутренний) лейшманиоз кала-азар, вызываемый *L. donovani*. Переносчиком возбудителя кала-азар являются москиты, а природным резервуаром - бродячие собаки. В клетках органов паразит теряет жгутик и приобретает без жгутиковую форму. Пораженные лейшманией органы увеличиваются, и человек без лечения может погибнуть от лихорадки и общего истощения.

Паразиты разносятся по внутренним органам (печень, селезенка). В клетках органов паразит теряет жгутик и приобретает без жгутиковую форму. Пораженные лейшманией органы увеличиваются, и человек без лечения может погибнуть от лихорадки и общего истощения.

Природным очагом кожного лейшманиоза являются большие песчанки, живущие в степной зоне.

ТИП ХЛОРОФИТЫ (CHLOROPHYTES)

Класс Вольвоксовые (Volvocophyceae)

Хлорофиты - самый крупный отдел водорослей, включающие около 13 тысяч видов. Тип включает несколько классов, в том числе колониальных зеленых водорослей - класс вольвоксовых (*Volvocophyceae*). Из вольвоксовых

обычным является волчок - *Volvox globator* (рис.7), который встречается в прудах и озерах, где имеется водная растительность. Шаровидная колония вольвокса имеет от 0,5 до 2,0 мм в поперечнике и насчитывает до 70 000 - 75 000 клеток, расположенных в один слой по периферии шара. Клетки имеют по 2 жгутика. Протопласты соседних клеток через тонкие нити соединяются, и таким образом, все клетки колонии связаны друг с другом. Колонии вольвокса имеют вид слизистых шаров, диаметром до 2 мм, по периферии которых расположены соединенные плазмодесмами грушевидные клетки. Клетки в колонии бывают двух типов: более мелкие и многочисленные вегетативные, и разбросанные между ними крупные генеративные клетки. Из генеративных клеток образуются женские половые гаметы (оогонии) и антеридии (мужские половые клетки), осуществляющие половой процесс.

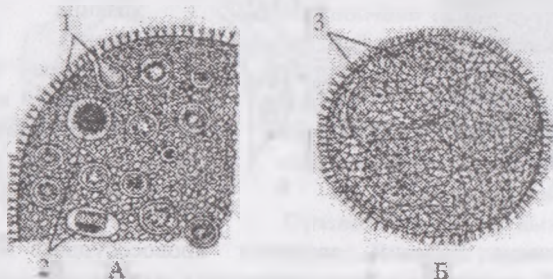


Рис. 7. Вольвоксы: А- часть колонии *Volvox globator*, Б- бесполое размножение колонии *Volvox aureus* (по Клейну): 1-макрогаметы, 2- пакет микрогамет, 3- молодые особи внутри материнской колонии.

Большинство клеток вольвокса - вегетативные, питающие. Способность к размножению сохраняют всего несколько клеток (около 7-10). Размножается *Volvox* бесполом и половым путем. При бесполом размножении более крупные клетки образуют пластинку. Достигнув определенных размеров, пластинка загибается чашевидно наружу, затем выворачивается наизнанку и смыкается в полый шар, который проваливается в центральную полость материнской колонии. Так образуются дочерние колонии. Периферические их клетки формируют жгутики. Дочерние колонии ничем, кроме размеров, не отличаются от материнской. Затем, разрывая стенки взрослого шара, молодые колонии выходят наружу. При этом материнская колония погибает.

Половое размножение осуществляется образованием антеридиев и оогониев, развивающихся в одном или разных шарах. Оогонии в числе 8-10 имеют большие размеры, чем вегетативные клетки, и внутри их развивается одна неподвижная яйцеклетка. В антеридии образуется большое количество вытянутых двужгутиковых сперматозоидов.

Сперматозоиды подплывают к оогонию, проникают в него, и один из них оплодотворяет яйцеклетку. Зигота переходит в состояние покоя, одевается толстой оболочкой и заполняется питательными веществами. Перезимовав,

готова приступает к делению. Образующиеся в большом числе клетки складываются в полый шар, который затем выходит наружу. Хотя вольвоксовые являются близкими родственниками растений, а не животных, они тем не менее демонстрируют, как могла возникнуть многоклеточность у первых животных. Из единственной клетки в результате сходящихся друг за другом митозов образуются колония, состоящая из сотен сходных по строению клеток. Позднее эти клетки функционально специализируются на соматические и репродуктивные (гонидии).

Домашние задания: окрашенные Жгутиконосцы. (С=44)

1. Определите общие признаки типа Euglenozoa. А- у большинства клетка покрыта пелликулой. Б- питаются как автотрофы или гетеротрофы. В- имеют зеленый пигмент, Г- имеют по 1-2 жгутика. Д- жгутики разнообразны по числу и строению. Е- питаются автотрофно. Ж- у многих клетка не имеет твердую оболочку. З- у многих размножение бесполое.

2. Чем характеризуются зеленые жгутиконосцы? А- имеют хлоропласты. Б- питаются как сапрофит и фотосинтезом. В- многие имеют пигментный глазок. Г- многие паразиты, реже - паразиты растений и свободноживущие, Д- гетеротрофы, Е- многие имеют цитостом, Ж- синтезируют крахмал.

3. Характерные признаки для бесцветных жгутиконосцев? (смотрите упражнение 2).

4. Укажите зеленых жгутиконосцев. А- Воротничковые. Б- Кинетопластиды. В- Панцирные. Г- Дипломонады Д- Трихомонадовые Е- Эвгленовые. Ж- Хризомонадовые. З- Вольвоксовые.

5. Чем характеризуются класс Эвгленовые? А- колония состоит до 70 000 - 75 000 клеток, Б- клетки расположены по периферии колонии. В- имеет хлоропласт, Г- клетка покрыт гликокаликсом. Д- большинство клетки в колонии вегетативные. Е- полость заполнена слизью, Ж- Пелликула состоит из параллельных эластичных белковых лент, З- на переднем конце клетки имеются сократительная вакуоль и резервуар.

6. Чем характеризуются вольвоксы? (смотрите задание 5).

ТИП ВОРОТНИЧКОВЫЕ ЖГУТИКОНОСЦЫ (CHOANOFLAGELLATA)

Характерной чертой воротничковых является наличие у клетки одного жгутика, окружённого воротничком из 30-40 микроворсинок. Представлены одиночными и колониальными формами, обитающими в морских и пресных водах. Описано около 150 видов. В настоящее время полностью расшифрован геном моносигы- *Monosiga brevicollis*.

Строение. Размер хоанофлагеллат обычно более 10 микрон. Клетки имеют отчётливую полярность, которая задаётся положением жгутика. У многих представителей противоположным концом клетка прикрепляется к субстрату или погружена во внеклеточный матрикс колонии. Некоторые виды

обычным является волчок - *Volvox globator* (рис.7), который встречается в прудах и озерах, где имеется водная растительность. Шаровидная колония вольвокса имеет от 0,5 до 2,0 мм в поперечнике и насчитывает до 70 000 - 75 000 клеток, расположенных в один слой по периферии шара. Клетки имеют по 2 жгутика. Протопласты соседних клеток через тонкие нити соединяются, и таким образом, все клетки колонии связаны друг с другом. Колонии вольвокса имеют вид слизистых шаров, диаметром до 2 мм, по периферии которых расположены соединенные плазмодесмами грушевидные клетки. Клетки в колонии бывают двух типов: более мелкие и многочисленные вегетативные, и разбросанные между ними крупные генеративные клетки. Из генеративных клеток образуются женские половые гаметы (оогонии) и антеридии (мужские половые клетки), осуществляющие половой процесс.

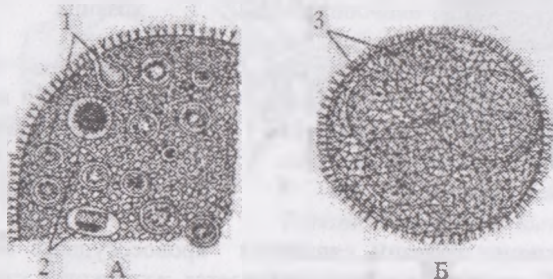


Рис. 7. Вольвоксы: А- часть колонии *Volvox globator*, Б- бесполое размножение колонии *Volvox aureus* (по Клейну): 1-макрогаметы, 2- пакет микрогамет, 3- молодые особи внутри материнской колонии.

Большинство клеток вольвокса - вегетативные, питающие. Способность к размножению сохраняют всего несколько клеток (около 7-10). Размножается *Volvox* бесполом и половым путем. При бесполом размножении более крупные клетки образуют пластинку. Достигнув определенных размеров, пластинка загибается чашевидно наружу, затем выворачивается наизнанку и смыкается в полый шар, который проваливается в центральную полость материнской колонии. Так образуются дочерние колонии. Периферические их клетки формируют жгутики. Дочерние колонии ничем, кроме размеров, не отличаются от материнской. Затем, разрывая стенки взрослого шара, молодые колонии выходят наружу. При этом материнская колония погибает.

Половое размножение осуществляется образованием антеридиев и оогониев, развивающихся в одном или разных шарах. Оогонии в числе 8-10 имеют большие размеры, чем вегетативные клетки, и внутри их развивается одна неподвижная яйцеклетка. В антеридии образуется большое количество вытянутых двужгутиковых сперматозоидов.

Сперматозоиды подплывают к оогонию, проникают в него, и один из них оплодотворяет яйцеклетку. Зигота переходит в состояние покоя, одевается толстой оболочкой и заполняется питательными веществами. Перезимовав,

нигота приступает к делению. Образующиеся в большом числе клетки складываются в полый шар, который затем выходит наружу. Хотя вольвоксовые являются близкими родственниками растений, а не животных, они тем не менее демонстрируют, как могла возникнуть многоклеточность у первых животных. Из единственной клетки в результате следующих друг за другом митозов образуются колония, состоящая из сотен сходных по строению клеток. Позднее эти клетки функционально специализируются на соматические и репродуктивные (гонидии).

Домашние задания: окрашенные Жгутиконосцы. (С=44)

1. Определите общие признаки типа Euglenozoa. А- у большинства клетка покрыта пелликулой. Б- питаются как автотрофы или гетеротрофы. В- имеют зеленый пигмент, Г- имеют по 1-2 жгутика. Д- жгутики разнообразны по числу и строению. Е- питаются автотрофно. Ж- у многих клетка не имеет твердую оболочку. З- у многих размножение бесполое.

2. Чем характеризуются зеленые жгутиконосцы? А- имеют хлоропласты. Б- питаются как сапрофит и фотосинтезом. В- многие имеют пигментный глазок. Г- многие паразиты, реже - паразиты растений и свободноживущие, Д- гетеротрофы, Е- многие имеют цитостом, Ж- синтезируют крахмал.

3. Характерные признаки для бесцветных жгутиконосцев? (смотрите упражнение 2).

4. Укажите зеленых жгутиконосцев. А- Воротничковые. Б- Кинетопластиды. В- Панцирные. Г- Дипломонады Д- Трихомонадовые Е- Эвгленовые. Ж- Хризомонадовые. З- Вольвоксовые.

5. Чем характеризуются класс Эвгленовые? А- колония состоит до 70 000 - 75 000 клеток, Б- клетки расположены по периферии колонии. В- имеет хлоропласт, Г- клетка покрыт гликокаликсом. Д- большинство клетки в колонии вегетативные. Е- полость заполнена слизью, Ж- Пелликула состоит из параллельных эластичных белковых лент, З- на переднем конце клетки имеются сократительная вакуоль и резервуар.

6. Чем характеризуются вольвоксы? (смотрите задание 5).

ТИП ВОРОТНИЧКОВЫЕ ЖГУТИКОНОСЦЫ (CHOANOFLAGELLATA)

Характерной чертой воротничковых является наличие у клетки одного жгутика, окружённого воротничком из 30-40 микроворсинок. Представлены одиночными и колониальными формами, обитающими в морских и пресных водах. Описано около 150 видов. В настоящее время полностью расшифрован геном моносигы- *Monosiga brevicollis*.

Строение. Размер хоанофлагеллат обычно более 10 микрон. Клетки имеют отчетливую полярность, которая задаётся положением жгутика. У многих представителей противоположным концом клетка прикрепляется к субстрату или погружена во внеклеточный матрикс колонии. Некоторые виды

способны выделять бокаловидные «домики», которые у морских форм состоят из изящно переплетённых между собой кремниевых нитей. Пресноводные представители строят домик из целлюлозы. Жгутик окружён венчиком (воротничком) из плотно примыкающих друг к другу микроворсинок - пальцевидных выростов клетки, укрепленных актиновым цитоскелетом (рис.8).

Биеение жгутика создаёт токи жидкости, направленные вдоль него от клетки. При этом вода постоянно поступает внутрь воротничка, проходя между ворсинками. При этом крупные частицы (бактерии, детрит) отцеживаются ворсинками и могут быть поглощены путём фагоцитоза. У плавающих в толще воды хоанофлагеллат движение жгутика также используется для локомоции. При этом организм перемещается жгутиком назад, подобно другим представителям многоклеточных животных.

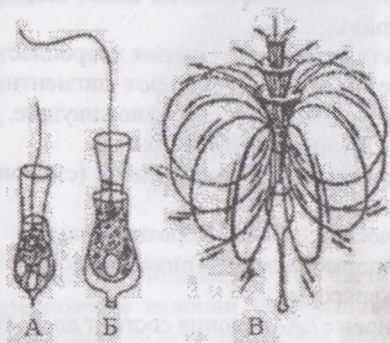


Рис.8. Воротничковые жгутиковые *Choanoflagellata* (по Дофлейну):
А-*Codosiga botrytis*, Б-*Salpingocca amphoroideum*, В- ток воды, вызываемый движением ресничника.

Филогения. Сходство воротничко-вого аппарата хоанофлагеллат с аналогичными структурами хоаноцитов губок может быть объяснено только их общим происхождением. На основании этого в прошлом некоторые авторы предполагали, что губки произошли от одноклеточных воротничковых жгутиконосцев, а прочие многоклеточные животные произошли от каких-то иных одноклеточных жгутико-носцев, не имеющих воротничка. Было высказано предположение о полифилии многоклеточных животных. Однако в настоящее время известно, что у некоторых многоклеточных имеются клетки, сходные по строению с хоаноцитами. Они найдены в отдельных тканях на определенных стадиях развития у некоторых кишечнополостных, немертин, кольчатых червей, моллюсков, кишечнополостных и других; у многих первичноротых обнаружены клетки, произошедшие от воротничковых и сохраняющие элементы воротничка, но модифици-рованные для выполнения других функций – сенсорной, прикрепительной или иной. На основании этого делается вывод, что все предки древних многоклеточных исходно имели хоаноциты и произошли от воротничковых жгутиконосцев. У воротничковых жгутиконосцев и у губок воротничок имеет консервативное строение. Возможно, у других Многоклеточных произошла деконсервация строения

поротничка, в результате чего он подвергся различным преобразованиям и во многих случаях вообще исчез. В соответствии с этим предполагается родство между многоклеточными и Воротничковыми.

ТИПЫ РЕТОРТАМОНАДЫ (RETORTAMONADA) И АКСОСТИЛАТЫ (AXOSTYLATA)

Оба группы относятся к гетеротрофным Протистам. У них органами движения являются четыре или больше жгутики или многочисленные реснички.

Тип Ретортамонады. Известно около 700 видов ретортамонад, из которых некоторые виды являются свободноживущими. Многие виды обитают в теле позвоночных и насекомых, особенно в кишечнике термитов. Они приспособились к обитанию в бескислородной среде. В их клетке отсутствуют митохондрии или они имеют не обычное строение. Но даже при этом присутствуют определенные митохондриальные гены и белки (например, виды рода *Giardia*). Это показывает о вторичном исчезновении митохондрий в их клетке. Ретортамонады имеют 2 или 4 передних жгутиков. Один из жгутиков связан с продольно расположенным цитостомом. У ламблии *Giardia lamblia* имеется 4 жгутика. Три из которых направлены вперед и являются передними, а один - направленный назад, отходит от заднего конца клетки. У ламблии отсутствуют аппарат Гольджи и митохондрии.

Ламблия является обычным паразитом кишечника человека и может вызывать кровавый понос. Ее тело напоминает неразделенную до конца клетку и имеет двустороннюю симметрию (рис.9).

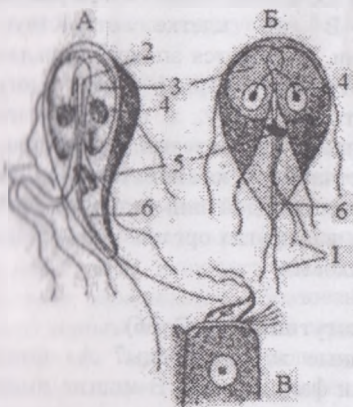


Рис.9. Ламблия (*Giardia lamblia*). А- вид сбоку, Б – вид с брюшной стороны; В- ламблия, прилепшая к эпителию кишечника: 1- жгутики, 2- базальное тельце, 3-присоска; 4- ядро, 5- парабазальное тельце, 6-аксостил.

Ламблия присоской прикрепляется к стенке кишечника. Человек заражается цистами ламблии от загрязненной пищи или воды. Она часто встречается в кишечнике маленьких детей и персонала, связанного с детскими учреждениями.

Тип Аксостилаты. Аксостилаты имеют 4 жгутика, расположенные попарно. У них отсутствуют цитостом и митохондрии. Внутри их клетки имеются симбиотические бактерии. Они имеют аппарат Гольджи большой

величины, называемый парабазальным тельцом, один или несколько аксостиль, состоящая из связки микротрубочек и выполняющая опорную функцию. Аксостиль тянется вдоль всей клетки. У некоторых аксостиль вторично исчезает. Аксостилаты относятся к анаэробам, обитающим в кишечнике термитов и тараканов. У некоторых примитивных форм аксостиль способен к волнообразному (ундулирующему) движению.

Отряд Трихомонады (*Trichomonadida*) имеют жгутики в количестве от 2 до 6. Два вида трихомонад паразитируют в организме человека. Влагалищная трихомонада (*T.vaginalis*) вызывает болезнь мочеполовых путей человека. Трихомонада паразитирует в половых органах человека и распространяется половым путем. Человеческая трихомона (*Trichomonas hominis*) вызывает у человека поносы (рис.10). Представители отряда Многожгутиковые (*Hypermastigida*) являются кишечными симбионтами термитов. Из многожгутиковых в кишечнике термитов в качестве мутуалистов находятся многожгутиковые из рода *Trichonympha*. У них имеются сотни и даже тысячи

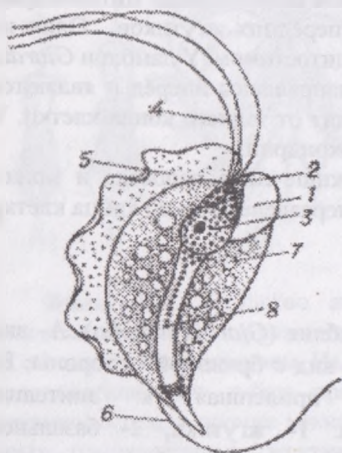


Рис.10. Влагалищная трихомонада (*Trichomonas vaginalis*):

1 - цитостом; 2- базальное тельце; 3 - ядро; 4 - один из передних жгутиков; 5 - ундулирующая мембрана; 6- задний жгутик; 7 - вакуоль; 8 - аксостиль.

жгутиков и их клетки имеют своеобразное строение. В их клетке отсутствуют митохондрии, но имеется аппарат Гольджи. Термиты самостоятельно не могут переваривать клетчатку, а их симбионты многожгутиковые и бактерии им помогают освоить клетчатку. У каждого вида термита

имеет свои виды гипермастигин. Термиты после каждой линьки теряют своих симбионтов, и вновь приобретают их, вылизывая других организмов и поедая экскрементов, содержащих цист многожгутиковых.

Домашние задания. Неокрашенные жгутиконосцы (С=36)

1. Чем характеризуются не окрашенные жгутиконосцы? А- имеют хлоропласты. Б- питаются как сапрофит или фагоцитозом. В-многие имеют пигментный глазок. Г- питаются автотрофно, Д- паразиты или свободноживущие формы, Е- некоторые имеют цитостом.

2.Укажите не окрашенных жгутиконосцев А- Воротничковые. Б- Кинетопластиды. В-Панцирные. Г-Дипломонады Д-Трихомонадовые Е- Эвгленовые. Ж- Хризомонадовые. З-Вольвоксовые.

3. Чем характеризуются Кинетопластиды? А-имеют два или много жгутика, Б- имеет один крупный митохондрий и кинетопласт, В-имеет один, реже два жгутика. В- многие паразиты животных и человека, реже- паразиты растений и свободноживущие. Г- не имеют постоянную форму тела. Д- некоторые сапрофиты. Е- некоторые образует ундулирующую мембрану.

4. Составьте парные ответы из таксонов и соответствующих им видов: А- Воротничковые. Б- Панцирные. В- Кинетопластиды. Г- Вольвоксовые. Д- Инжировые. Е- Ретортамонады. Ж- Аксостилаты: 1- вольвокс, 2- ламблия, трихонимфа, 3- перанема, эвглена, 4- трихомонада, гипермастигина, 5- моносига, 6- ночесветка, церациум, 7- трипаносома, лейшмания.

5. Составьте парные ответы из жгутиконосцев и поражаемых ими органов: А- лейшмании. Б - Трихомонас. В- Трипаносома. Г- Лямблия. 1- плазма крови, 2- кожа и внутренние органы, 3-кишечник, мочеполовые пути. 4- тонкая кишка и желчные пути.

6. Составьте парные ответы из паразитов и вызываемых ими болезней: А- тропическая лейшмания. Б- внутренняя лейшмания. В- родезийская трипаносома. Г- верблюжья трипаносома. Д- человеческий трихомонас. Е- вагитальный трихомонас: 1- воспаление кишечника. 2- пендинская язва. 3- снуру. 4- сонная болезнь. 5- кал-азар. 6- воспаление мочеполовых путей.

7. Чем характеризуются Ретортамонады? А- имеют 2 или 4 переднего жгутика. Б-один из жгутиков связан с цитостомом и направлен вперед. В - имеют митохондрии и большой аппарат Гольджи, называемый парабазальным телом. Г- в клетке отсутствуют митохондрии или они необычного строения. Д- Многие паразиты позвоночных или симбионты термитов. Е- имеют один или несколько аксостил. Ж- обитает в без кислородной среде. З- паразитируют на человеке. И- некоторые виды кишечные симбионты термитов.

8. Чем характеризуются Аксостилата? (смотрите задание 7).

ТИП МИКСОСПОРИДИИ – МУХОЗОА

Микроспоридии паразитируют на рыбах и малощетинковых червях. Известно более 875 видов. Их споры многоклеточные с полярными капсулами, в каждой из которых находится спиральная полярная нить. В жизненном цикле не имеется чередование шизогонии, гаметогонии и спорогонии. Их жизненный цикл включает развитие от одноклеточной фазы к многоклеточной, которая завершается образованием многоклеточных спор с двухядерным амёбонидным зародышем. В зародыше происходит слияние ядер (автогамия). Свойствен ядерный дуализм. Тип включает классы Микроспоридии (*Myxosporidia*) и Актиноспоридии (*Actinosporidia*).

Микроспоридии паразитируют в коже рыб и наносят серьезный ущерб рыбному хозяйству, образуя опухоли. В опухолях¹ находятся взрослые многоклеточные плазмодии микроспоридий. Ядро плазмодиев делятся на вегетативные и генеративные. Вегетативное ядро регулируют обмен в клетке, генеративные ядро участвуют в образовании спор. Формирование спор

происходит внутри плазмодия. Вокруг каждого генеративного ядра образуется генеративная клетка. В ней происходит неоднократное деление ядра и образуется споробласт, внутри которого формируются две споры. В каждой которой образуется шесть и более ядер.

Микроспоридии *Myxobolus* являются возбудителями шишечной болезни рыбы-усача. Споры паразита состоят из шести клеток. Из двух клеток образуются две створки споры, из двух других - капсулы с ввернутой полярной нитью, и еще два ядра содержатся в амебоидном зародыше. Споры, попавшие из больной рыбы в воду, заглатываются другой рыбой. В кишечнике рыбы полярные капсулы выстреливают и нити вонзаются в стенку кишки. После чего створки споры открываются, и амебоидный зародыш с двумя ядрами через эпителий кишечника проникает в кровь. Зародыши с кровью попадают под кожу или в другие органы, где вначале два ядра сливаются и зародыш становится диплоидным. В результате деления ядер формируется многоядерный плазмодий с ядерным дуализмом, в котором снова образуются споры.

Ядра плазмодиев диплоидны, только при образовании спор происходит мейоз, и все ядра многоклеточной споры гаплоидны. После попадания двухядерного амебоидного зародыша в тело хозяина происходит слияние его ядер и восстановление диплоидного состояния ядра. Слияние двух гаплоидных ядер в одной зародышевой клетке получило название автогамии. Таким образом, в отличие от споровиков, которые большую часть жизни за исключением зиготы, являются гаплонтами, в жизненном цикле микроспоридий, кроме спор с амебоидным зародышем, преобладает состояние диплонта.

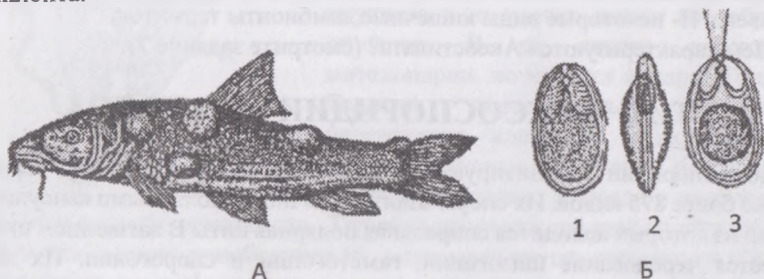


Рис.11. Микроспоридии. А-рыба зараженная *Myxobolus pfeifferi*, Б-капсулы паразита: 1,2- невооруженные капсулы вид спереди и сбоку, 3-вооруженная капсула.

Микроспоридии вызывают массовую гибель рыб. Большой ущерб форелям наносит паразит *Myxosoma pfeifferi*, поражающий скелет и полукружные каналы рыбы (рис.11). Болезнь проявляется в искривлении позвоночника и в нарушении координации движения у мальков. Класс

Актиноспоридии паразиты малощетинковых червей. Они отличаются от микроспоридий строением спор.

Положение таксона *Muxozoa* в системе протистов довольно противоречива. Первоначально *Muxozoa* рассматривались в составе протистов как отдельный тип (поэтому в настоящем учебнике мы оставили их в составе Protista) или наряду с другими неподвижными формами включались в состав *Sporozoa*. После анализа генов 18S рРНК они были помещены в группу многоклеточные животные. Положение этого таксона внутри *Metazoa* тоже спорно. Хотя анализ 18S рДНК указывает на принадлежность *Muxozoa* к группе *Cnidaria* (стрекающие), данные по другим рДНК, а также генам Нох двух видов, сближают их с *Bilateria* (двусторонне-симметричные). Более тщательный анализ 50 генов показал близость *Muxozoa* к стрекающим, причём их ближайшими родственниками являются *Medusozoa*. Таким образом, в настоящее время *Muxozoa* рассматриваются как высокоспециализированные стрекающие (кишечнополостные), которые из свободноплавающих животных превратились в облигатных паразитов, состоящих из небольшого числа клеток. С превращением в микроскопических паразитов *Muxozoa* утратили многие гены, ответственные за развитие сложного многоклеточного организма и межклеточную коммуникацию.

ТИП МИКРОСПОРИДИИ – MICROSPORA

Положение таксона *Microspora* в системе протистов довольно противоречива. На сегодняшний день принято формальное включение микроспоридий в таксон *Fungi* (грибы). Однако такая точка зрения подвергается критике со стороны многих специалистов.

Микроспоридии паразитируют внутри клетки насекомых и некоторых других беспозвоночных, реже - позвоночных животных. Известно около 800 видов. Споры микроспоридий с 1-2 ядрами и с свернутой полярной нитью. У них отсутствует половой процесс, реже наблюдается автогамия. Микроспоридии - самые мелкие простейшие (4-6 мкм). Размножаются бесполом путем, образуя цепочки мелких клеток внутри клетки хозяина. Заражение животных происходит при поедании спор микроспоридий. В кишечнике споры разбухают, и из них выстреливается полярная нить, которая вонзается в стенку кишки хозяина. Из споры зародыш по каналу нити попадает внутрь кишечной клетки, где размножается бесполом путем, образуя цепочки клеток. Из них образуются одноклеточные споры с полярной нитью. При разрушениях клеток хозяина споры попадают в просвет кишечника и выносятся наружу. Ядро амебoidalного зародыша находящихся в споре делится на два с последующим их слиянием (автогамия).

Некоторые микроспоридии наносят хозяйственный ущерб. Так, *Nosema apis* поражает клетки кишечника пчел, *N. bombycis* поражает гусениц тутового шелкопряда и вызывает заболевание - пембину (рис.12). Микроспоридии -

паразиты вредных насекомых используются в биологической защите растений от вредителей.

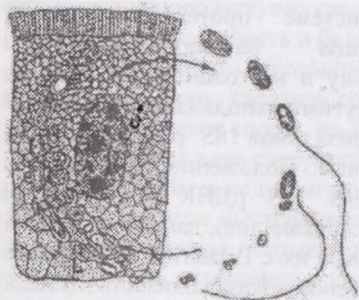


Рис. 12. Цикл развития микроспоридия шелкопряда (*Nozema bombyci*). Слева — половое размножение и образование споры в эпителии кишечника, справа — выход споры из клетки, образование амебоидного паразита и проникновение в эпителий кишечника червя.

ТИП ЯЧЕИСТЫЕ (ALVEOLATA)

Альвеолиты-протисты, объединяющие ряд таксономических групп, в том числе Динофлагеллат (*Dinoflagellata*), Инфузорий (*Ciliophora*), Споровиков (*Sporozoa*) и некоторых других. Характерным для Альвеолат признаком является наличие непосредственно под клеточной мембраной уплощённых альвеол-пузырьков (цистерн), образующие вместе гибкую пленку. У динофлагеллат эти пластинки часто образует броневые пластины. Альвеолиты имеют митохондрии с трубчатыми кристами (гребнями).

Наличие таких общих черт было подтверждено в 1991 году методами молекулярной филогенетики — путём сравнения последовательностей нуклеотидов нескольких генов рибосомной РНК, уплощённых мембранных цистерн, расположенных под клеточной мембраной.

ПОДТИП ПАНЦИРНЫЕ ЖГУТИКОНОСЦЫ (DINOFLAGELLATA)

Панцирные жгутиконосцы обитают в пресных и в соленых водах. Их характерной особенностью является строение жгутикового аппарата. Они имеют два жгутика для передвижения в воде. Один из них волнистый и опоясывает все тело в экваториальной плоскости и расположен в довольно глубоком желобке — пояске, опоясывающее тело. Поперечный жгут производит характерные волнообразные движения. Другой жгутик направлен назад и свободно выдается в окружающую среду. Этот жгутик, функционирует как руль. Другая особенность панцирных — наличие оболочки из клетчатки. Эта оболочка складывается из определенного числа закономерно расположенных пластинок.

В пресных водах часто встречается перидиний (*Peridinium tabulatum*). У него отчетливо выражены упомянутые выше пластинки. Форма тела более или

менее правильно яйцевидная. Иногда бурное развитие перидиний вызывает «цветение» воды. Цитоплазма жгутиконосца обычно бывает окрашена в буроватый цвет, который обусловлен наличием в ней мелких дисковидных хроматофоров, содержащих хлорофилл. Продуктом ассимиляции является крахмал. Около половины видов панцирных жгутикоосцев фотосинтезирующие свободноживущие организмы.

Широко распространены в пресной и морской воде виды рода *Ceratium* (*Ceratium*). Характерной их особенностью являются длинные выросты. У пресноводного *Ceratium hirudinella* (рис. 13) один вырост направлен вперед и три назад. Особенно сильно эти выросты выражены у морских видов *Ceratium*. Длинные отростки у морских видов *Ceratium* представляют собой приспособление к планктонному образу жизни.

В планктоне теплых и тропических морей очень часто, и нередко в огромных количествах, встречается жгутиконосец ночесветка (*Noctiluca milnarx*). В летнее время это простейшее обычно развивается и в Черном море. Ночесветка имеет шаровидное тело до 2 мм в диаметре. Она не имеет оболочки из клетчатки и лишена хроматофоров. Поэтому ночесветка не способна к фотосинтезу. Ей свойственно животное питание. Она заглатывает и переваривает пищевые частицы: мелкие водоросли и простейших. На одной стороне тела ночесветки имеется углубление. В глубине его помещается отверстие, выполняющее функцию рта. В области этого же углубления помещаются два жгута. Один из них, короткий и толстый жгут, направляет пищу к ротовому отверстию. Второй, более короткий и тонкий жгут, служит для плавания.

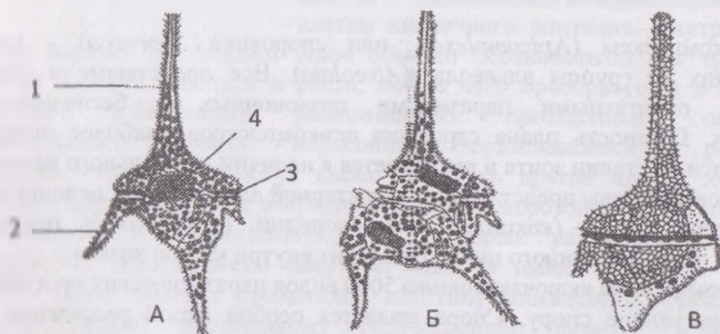


Рис. 13. Строение пресноводного панцирного жгутиконосца *Ceratium hirudinella*: А- особь до деления, Б-делящаяся особь, В- особь после деления (часть пластинок еще не развиты): 1-антэпикальный вырост, 2- апикальный вырост, 3-ядро, 4 -задний жгут (по Догель, 1981).

Очень своеобразно строение эндоплазмы ночесветки. Непосредственно над ротовым отверстием располагается центральное скопление цитоплазмы. В цитоплазматических тяжах имеются многочисленные жировые включения. Сильная вакуолизация цитоплазмы и наличие жировых

включении ведут к уменьшению удельного веса и, следовательно, способствуют «парению» в толще воды. При раздражении ночесветка ярко «вспыхивает». Это явление очень отчетливо выражено ночью. При ударе весел по воде или при вращении винта парохода вода начинает светиться слабым фосфорическим светом в результате окисления жировых включений.

Некоторые виды панцирных жгутиконосцев являются симбионтами радиолярий, коралловых полипов и двустворчатых моллюсков. Они сами так же являются пищей для моллюсков и других морских животных. Часть их способна к фотосинтезу. При бурном размножении динофлагиллят вода окрашивается в буро-красноватый цвет, часто на очень больших территориях. Многие рыбы и другие морские животные, питающиеся планктоном, попав в зону «красного прилива», погибают. Большинство моллюсков, и прежде всего двустворчатые, попав в такую зону, приобретают сильную ядовитость, которая сохраняется и после спада размножения динофлагеллят. Ночью морская вода, насыщенная этими организмами, излучает свечение, которое достаточно хорошо видно. Это должно служить предупредительным сигналом о том, что не следует отлавливать в этот период моллюсков, так как они возможно, приобрели ядовитость и стали не пригодными для пищи. Загрязнение воды в морях - одна из возможных причин появления огромного количества динофлагиллят и свечение воды.

ПОДТИП АПИКОКОМПЛЕКСЫ ИЛИ СПОРОВИКИ (APICOMPLEXA ИЛИ SPOROZOA)

Апикомплéксы (*Apicomplexa*), или споровики (*Sporozoa*) — подтип простейших из группы альвеолят (*Alveolata*). Все представители подтипа являются облигатными паразитами позвоночных и беспозвоночных животных. Общность плана строения апикомплексов наиболее отчетливо проявляется на стадии зоита и выражается в наличии апикального комплекса органоидов. Покровы представлены характерной для альвеолят пелликулой. У многих апикомплекс (кокцидий, гемоспоридий, пироплазмид, некоторых грегариин) часть жизненного цикла проходит внутри клеток хозяев.

Апикомплексы включают около 5000 видов паразитических простейших, часто образующие споры. Спора является особой фазой расселения этих паразитов и их выживания в неблагоприятных условиях внешней среды. У них отсутствуют органоиды движения. Жгутики имеются только у гамет. Для многих апикомплексов характерно чередование бесполого и полового размножения. В жизненном цикле бесполое размножение - шизогония приводит к образованию мерозоитов, поражающие новые клетки хозяина. Мерозоиты образуют гамонты, размножающие половым путем. В результате деления гамонтов образуются гаметы, которые образуют зиготы. Жгутик имеется только у микрогамет. Зигота после множественного бесполого размножения путем шизогонии образует спорозоитов. Шизогония

увеличивает численность паразита внутри хозяина; спорогония способствуют увеличению числа паразитов на расселительной фазе. Ооцисты и споры покрыты плотными оболочками, и защищают споровиков от внешних воздействий. У некоторых споровиков наблюдается смена хозяев в жизненном цикле. При помощи электронной микроскопии установлено, что на переднем апикальном конце мерозоитов и спорозоитов имеется апикальный комплекс органоидов (рис.14) для проникновения в клетку хозяина.

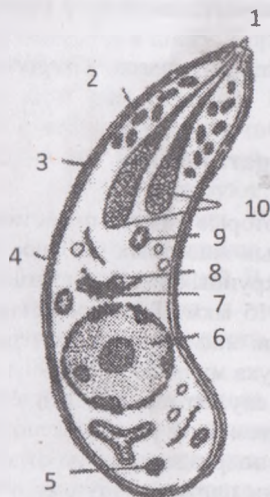


Рис. 14. Ультраструктура мерозонта кокцидий (схематизировано, из Грелля): 1-коноид, 2-микро-немы, 3-микротрубочки, 4- микропора, 5- жировая капля, 6- ядро 7- эндоплазматическая сеть, 8- аппарат Гольджи, 9- митохондрия, 10 - роптрии

Жизненный цикл. Жизненные циклы апикомплексов разнообразны. У них все стадии жизненного цикла, за исключением зиготы, гаплоидны. Хозяин заражается при попадании в его организм спороцисты паразита. В кишечнике хозяина из спороцисты выходят спорозоиты, которые проникают в клетки кишечного эпителия. Внутри клетки хозяина паразит (на данном этапе обычно обозначаемый как трофозоит) начинает активно питаться и расти, после чего преобразуется в меронт и приступает к бесполому размножению, проходящему по типу множественного деления - мерогонии. Образовавшееся в результате потомство - мерозоиты могут вновь заражать другие клетки хозяина и проходить мерогонию. После очередного деления мерозоиты превращаются в микрогаметы и макрогаметы, в которых развиваются макро и микрогаметы. Микрогаметы несут жгутики и имеют меньшие размеры. Слияние гамет обычно происходит по типу анизогамии. Образовавшаяся ооциста (зигота) претерпевает редукционное деление (спорогония) преобразуясь в спороцисту, которая выводится во внешнюю среду и заражает других особей. В качестве основных модификаций жизненного цикла споровиков можно выделить утрату стадии мерогонии (характерно для многих грегарин), а также развитие в нескольких хозяевах (широко распространено среди кровяных споровиков и кокцидий). Обычно такой цикл повторяется несколько раз.

Зонт представляет собой узкую клетку с крупным ядром, покрытую предмембранной пелликулой. Наружная мембрана непрерывна, две внутренние прерываются в области микропоры, предположительно

выполняющей функции клеточного рта. Характерной особенностью зоитов является апикальный комплекс, состоящий из коноида, роптрий и микроном. Коноид - это усеченный конус из микротрубочек, расширяющийся вглубь, участвующий у многих споровиков в процессе проникновения через покровы инфицируемой клетки, а также, возможно, в процессе питания некоторых грегаринов. Роптриями называют органеллы, заполненные содержимым, растворяющим покровы клетки и тем облегчающим проникновение зоита внутрь. Роль микроном, предположительно, заключается в синтезе веществ, дополняющих секрет роптрий.

В составе подтипа Apicomplexa различают три класса: *Gregarinida*, *Coccidia* и *Gematozoa*.

Класс Грегарины (*Gregarinida*)

Грегарины паразитируют в кишечнике, некоторые виды в полости тела насекомых и кольчатых червях, редко - на водных животных (моллюсках и иглокожих). Известно около 500 видов. Размеры крупных видов достигают 16 мм, а мелких внутриклеточных паразитов - 10-15 мкм. Тело грегарины из кишечника жука-вертячки состоит из трех отделов: эпимерита, протомерита и дейтомерита (рис. 15), грегарины из кишечника жука мучного хруща - из двух отделов: протомерита и дейтомерита. Эпимерит служит для прикрепления к стенке кишки и часто снабжена крючьями. В дейтомерите расположено ядро. Тело грегаринов, обитающих в других органах, не подразделяется на отделы и имеет продолговатую форму. Пелликула грегаринов плотная. Поэтому они не могут питаться сапрофитно, впитывая пищу всей поверхностью клетки.

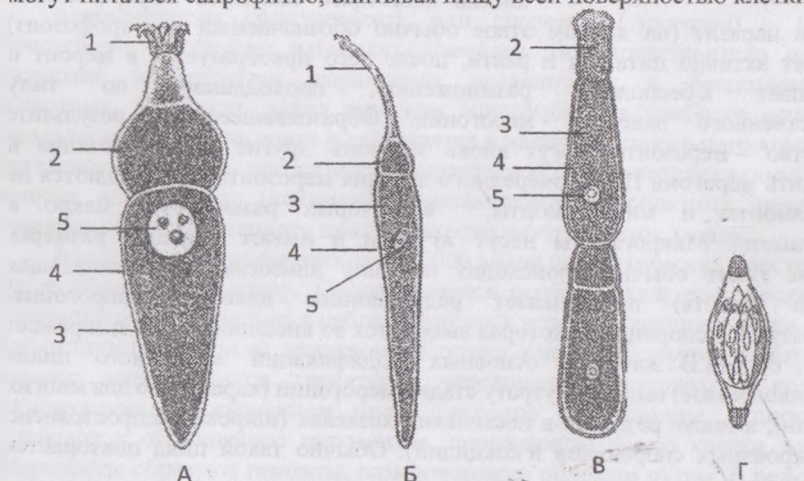


Рис. 15. Грегарины. А-*Corycella armata*, Б- *Stylocephalus longicollis*, В- *Gregarina blattarum*, Г- спора грегарины: 1-эпимерит, 2- протомерит, 3- дейтомерит, 4-кутикула, 5-ядро.

Большинство грегаринов паразитирует внеклеточно. Экзогенной стадией обычно является ооциста, выходящая из неё спорозонты прикрепляются передним концом к эпителию хозяина. Характерным отличием жизненного цикла грегаринов так же является образование сизигия -объединение гамонтов перед началом гаметогенеза, их совместное инцистирование и формирование стадии гаметоцисты, под покровами которой проходит гаметогенез.

Размножение грегаринов начинается с соединением их попарно в цепочку и образованием сизигий, который окружаясь, покрываются оболочкой и превращаются в цисту. Ядро каждой грегарины делится многократно. Вокруг ядра обособляется цитоплазма и образуются гаметы, которые могут быть одинаковыми или разными. Микрогаметы имеют жгутик. После копуляции гаметы покрываются плотной оболочкой и превращаются в ооцисты, которые развиваются во внешней среде. Внутри ооцисты ядро зиготы делится несколько раз и образуют спорозонты. Этот процесс размножения ооцисты называется спорогония. С образованием спорозонтов ооцисты становятся заразными к заражению хозяина – жука чернотелки. Жуки заглатывают ооцисты вместе с пищей. В кишечнике жука оболочка ооцисты растворяется и спорозонты выходят в полость кишечника. Они внедряются в клетки кишечника. По мере роста они разрывают клетку кишечника и вырастают в взрослого паразита.

Таким образом, в теле хозяина грегарины размножаются половым путем (гаметогония), а во внешней среде – бесполом способом (спорогония) с образованием спорозонтов. В жизненном цикле грегаринов и других споровиков завершается фаза гаплонта, а диплонтотом является зигота.

Класс Кокцидии - Coccidia.

Кокцидии паразитируют внутри клетки позвоночных, редко беспозвоночных животных. Известно более 400 видов. Их клетки округлые и мелкие, не дифференцированы на отделы. Их размеры достигают всего нескольких микрометров. Класс включает отряды Эймериевые и Пироплазмы. Эймериевые - *Eimeriina* паразитируют в клетках кишечника и вызывают кровавый понос у млекопитающих и птиц. От них часто страдают кролики, свиньи, телята, куры. Им особенно восприимчивы молодые животные.

Кролики вместе с пищей проглатывают ооцист. В кишечнике из ооцист выходят спорозонты, которые внедряются в клетки стенки кишечника и превращаются в многоядерный трофозоит (рис.16). Трофозоит путем бесполого деления образует мелкие клетки-мерозоиты. При разрушении зараженных клеток мерозоиты выходят в полость кишечника и поражают здоровые клетки. Цикл развития может повториться до пяти и более раз. В результате бесполого деления в клетке кишечника мерозоиты образуют гамонты. Часть гамонтов путем деления образует множество микрогамет со жгутиками. Другая часть гамонтов не делится и образует макрогамет.



Рис.16. Жизненный цикл кокцидий рода *Eimeria*: I- первое поколение шизогонии; II - второе поколение шизогонии; III - третье поколение шизогонии; IV- гаметогония; V- спорогония: 1- спорозоиты, 2- одноядерный шизонт, 3 - многоядерный шизонт, 4 - образование мерозоитов, 5 - мерозоиты, 6 - развитие ма крогамет, 7 - развитие микрогамет, 8 - ооциста, 9,10 - образование споробластов (видно остаточное тело), 11 - образование спор, 12 - зрелая ооциста с четырьмя спорами, по два спорозоита в каждой споре.

Микрогаметы, выходя в полость кишечника, проникают в макрогамету, и оплодотворяют ее. Зигота покрывается оболочкой и превращается в ооцисту. Ооцисты выносятся из кишечника наружу. В внешней среде в них путем спорогонии образуются четыре споробласта, покрытые общей оболочкой. Из споробластов формируются споры. В каждой споре образуется два спорозоита. После спорогонии споры становятся инвазийными. Жизненный цикл эймерии завершается в течение 7-8 дней.

Токсоплазма - *Toxoplasma gondii*. Жизненный цикл токсоплазмы проходит сменой хозяев. Основным хозяином токсоплазмы являются кошки. В кишечнике кошки паразит размножается путем шизогонии и половым путем с образованием ооцист (рис.17).

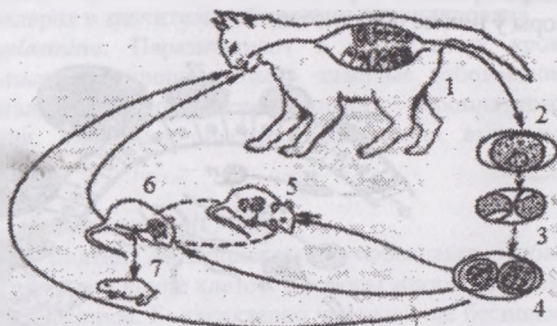
В кишечнике промежуточного хозяина оболочки ооцист и спор растворяются и из них выходят спорозоиты, которые попадают в кровь. Паразиты могут локализоваться в мышцах, печени, мозге, глазах и других органах. В промежуточном хозяине происходит бесполое размножение токсоплазмы путем эндодиогонии. При этом дочерние особи образуются внутри материнской клетки. Образовавшиеся скопление паразитов выделяют вокруг себя плотную оболочку и превращаются в цисты. Внутри цист находятся цистозоиты. Токсоплазма может через плаценту передаваться плоду

млекопитающих и человека (трансплацентарная инвазия) и может вызывать гибель зародыша.

Ооцисты во внешней среде в результате спорогонии образуют по две споры с 4 четырьмя спорозоитами. Промежуточным хозяином токсоплазмы являются птицы и млекопитающие, в том числе и человек. Промежуточный хозяин заражается при заглатывании цист, а основной хозяин заражается, поедая промежуточных хозяев.

Рис. 17. Жизненный цикл токсоплазмы.

1- оплодотворение внутри яйца, 2,3,4- формирование ооцисты, 5,6- размножение внутри яйца, 7- заражение.



Класс Кровяные споровики – Gematozoa

Кровяные споровики- внутриклеточные паразиты, поражают эритроциты у птиц, рептилий и млекопитающих. Виды рода *Plasmodium* вызывают малярию у человека. Жизненный цикл малярийного плазмодия *Plasmodium* происходит сменой хозяев и чередованием поколений с половым и бесполом размножением (рис.18). Переносчиками и окончательными хозяевами паразита являются малярийные комары рода *Anopheles*.

Заражение человека происходит при укусе комара, в слюне которого находятся спорозоиты. Вначале спорозоиты внедряются в клетки печени и размножаясь путем шизогонии, образуют многочисленные мерозоиды, которые накапливаются в крови больного. В дальнейшем мерозоиты проникают в эритроциты и проходят стадии трофозойта и многоядерного гаметоцита. После разрушения эритроцитов мерозоиты выходят в плазму крови и внедряются в здоровые эритроциты. Цикл шизогонии у *P.vivax* и *P.falciparum* длится 48 часов, *P.malariae* - 72 часа. Одновременный выход мерозоитов из эритроцитов в плазму крови сопровождается повышением температуры и лихорадкой у больного. Это связано с поступлением меланина и других продуктов обмена веществ паразита в кровь и интоксикаций организма. После нескольких циклов шизогонии развивается покоящаяся фаза гамонтов и человек становится носителем паразита.

Дальнейшее развитие гамонтов происходит в организме комара. Когда комар высасывает кровь, гамонты попадают в кишечник комара. В кишечнике



Рис.16. Жизненный цикл кокцидий рода *Eimeria*: I- первое поколение шизогонии; II - второе поколение шизогонии; III - третье поколение шизогонии; IV- гаметогония; V - спорогония: 1- спорозоиты, 2- одноклеточный шизонт, 3 - многоклеточный шизонт, 4 - образование мерозоитов, 5 - мерозоиты, 6 - развитие макрогаметы, 7 - развитие микрогаметы, 8 - ооциста, 9,10 - образование споробластов (видно остаточное тело), 11 - образование спор, 12 - зрелая ооциста с четырьмя спорами, по два спорозоита в каждой споре.

Микрогаметы, выходя в полость кишечника, проникают в макрогамету, и оплодотворяют ее. Зигота покрывается оболочкой и превращается в ооцисту. Ооцисты выносятся из кишечника наружу. В внешней среде в них путем спорогонии образуются четыре споробласта, покрытые общей оболочкой. Из споробластов формируются споры. В каждой споре образуется два спорозоита. После спорогонии споры становятся инвазийными. Жизненный цикл эймерии завершается в течение 7-8 дней.

Токсоплазма - *Toxoplasma gondii*. Жизненный цикл токсоплазмы проходит сменой хозяев. Основным хозяином токсоплазмы являются кошки. В кишечнике кошки паразит размножается путем шизогонии и половым путем с образованием ооцист (рис.17).

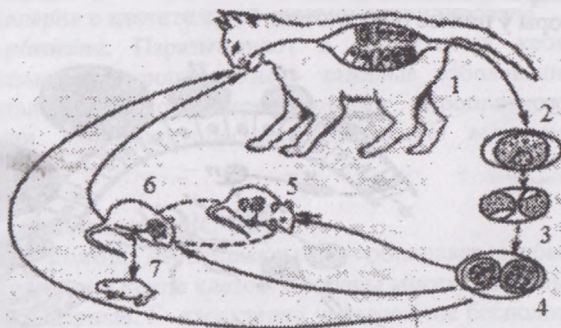
В кишечнике промежуточного хозяина оболочки ооцист и спор растворяются и из них выходят спорозоиты, которые попадают в кровь. Паразиты могут локализоваться в мышцах, печени, мозге, глазах и других органах. В промежуточном хозяине происходит бесполое размножение токсоплазмы путем эндодиогонии. При этом дочерние особи образуются внутри материнской клетки. Образовавшиеся скопления паразитов выделяют вокруг себя плотную оболочку и превращаются в цисты. Внутри цист находятся цистозоиты. Токсоплазма может через плаценту передаваться плоду

млекопитающих и человека (трансплацентарная инвазия) и может вызывать гибель зародыша.

Ооцисты во внешней среде в результате спорогонии образуют по две споры с 4 четырьмя спорозонтами. Промежуточным хозяином токсоплазмы являются птицы и млекопитающие, в том числе и человек. Промежуточный хозяин заражается при заглатывании цист, а основной хозяин заражается, поедая промежуточных хозяев.

Рис. 17. Жизненный цикл токсоплазмы.

1- спорогония внутри ооцисты, 2,3,4- формирование цисты, 5,6- размножение внутри цисты, 7- заражение.



Класс Кровяные споровики – Gematozoa

Кровяные споровики- внутриклеточные паразиты, поражают эритроциты в крови птиц, рептилий и млекопитающих. Виды рода *Plasmodium* вызывают малярию у человека. Жизненный цикл малярийного плазмодия *Plasmodium* происходит сменой хозяев и чередованием поколений с половым и бесполом размножением (рис.18). Переносчиками и окончательными хозяевами паразита являются малярийные комары рода *Anopheles*.

Заражение человека происходит при укусе комара, в слюне которого находятся спорозонты. Вначале спорозонты внедряются в клетки печени и размножаются, путем шизогонии, образуют многочисленные мерозониды, которые накапливаются в крови больного. В дальнейшем мерозониды проникают в эритроциты и проходят стадии трофозонта и многоядерного личинки. После разрушения эритроцитов мерозониды выходят в плазму крови и внедряются в здоровые эритроциты. Цикл шизогонии у *P.vivax* и *P.falciparum* длится 48 часов, *P.malariae* - 72 часа. Одновременный выход мерозонидов из эритроцитов в плазму крови сопровождается повышением температуры и лихорадкой у больного. Это связано с поступлением меланина и других продуктов обмена веществ паразита в кровь и интоксикаций организма. После нескольких циклов шизогонии развивается покоящаяся фаза гамонтов и человек становится носителем паразита.

Дальнейшее развитие гамонтов происходит в организме комара. Когда комар высасывает кровь, гамонты попадают в кишечник комара. В кишечнике

из микрогамонта образуются 4-8 мужских гамет, из макрогамонта формируется крупная макрогамета. После их копуляции образуется подвижная зигота - оокинета, которая внедряется в стенку кишечника и образует ооцисту. В ооцисте путем спорогонии образуются многочисленные спорозоиты. После разрыва клеток кишечника спорозоиты выходят в гемолимфу и попадают в слюнные железы комара. При укусе комара в кровь человека попадают спорозоиты. Таким образом, кровяные споровики распространяются трансмиссивно с помощью переносчика. По этой причине споры у них не образуются.

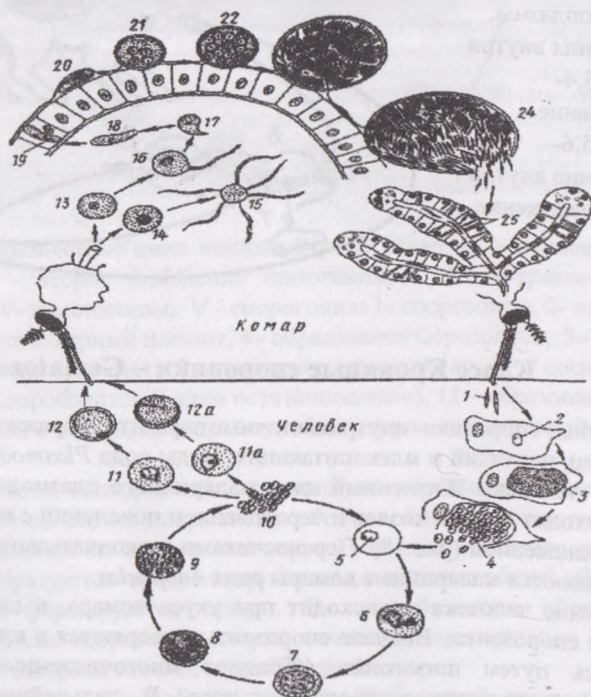


Рис18. Жизненный цикл малярийного плазмодия рода *Plasmodium*: 1 - выход спорозоитов из слюнной железы комара и внедрение их в клетки печени; 2 - экзоэритроцитарный трофозоит; 3- шизонт; 4 - выход мерозоитов из печени; 5, 6 - кольцевидные трофозоиты в эритроците; 7- юный трофозоит; 8, 9- незрелый и зрелый шизонт; 10 - эритроцитарные мерозоиты; 11-14 - гаметоцитогония; 15,16 - мужской и женский гаметоцит; 17 - женская гамета; 18 - образование мужских гамет; 19 - оплодотворение; 20 - зигота; 21 - оокинета; 22, 23 - развитие ооцисты; 24 - выход спорозоитов из ооцисты; 25 - спорозоиты в слюнной железе комара.

Поражение эритроцитов крови человека при малярии вызывает гемолиз, интоксикацию организма, увеличение селезенки и сопровождается лихорадкой. Течение болезни зависит от вида малярийного плазмодия. При трехдневных и тропических малярий вызванными *P. Vivax*, *P. falciparum*, приступы лихорадки повторяются через каждой 48 часов. Приступы 4-дневной малярии-через 72 часов.

Всемирной организацией здравоохранения были разработаны, а затем реализованы меры борьбы с малярией. В многих странах Европы, Средней Азии, Таиланда и США малярия в значительной степени ликвидирована.

Пироплазмы - *Piroplasma*. Паразитируют в эритроцитах крови различных животных и вызывают пироплазмозы - тяжелые заболевания, нередко вызывающие летальный исход. Переносчиками пироплазмозов являются иксодовые клещи. Особенно опасные заболевания вызывают пироплазмы рода *Babesia*.

Домашние задания: Апикомплексы (С=38)

1. Чем характеризуется подтип Апикомплексы. А- обладают особым комплексом органоидов на переднем конце клеток. Б- споры многоклеточные с порой. В - плазмодий многоядерный. Г- характерно чередование бесполого и полового поколения. Д - из зиготы образуется ооциста со спорами. Е- паразиты морских моллюсков.

2. Характерные черты микроспоридий: А- внутриклеточные паразиты. Б- тканевые паразиты. В-споры одноклеточные с амебовидным споробластом. Г- внутри споры спирально завернут стрекательный нит. Д-плазмодий с многоклеточным ядер. Е-споры многоклеточные. Ж- паразиты насекомых. З- наблюдается ядерный дуализм.

3. Характерные черты типа Микоспоридиев (смотрите задание 3).

4. Составьте парные ответы из групп и соответствующих им видов: А- Токсоплазмы. Б- ЭIMERIA. В- Кровяные споровики, Г- Грегарины: 1- паразит кишечника тараканов и жуков. 2- паразит кроликов. 3-паразит мышей и человека. 4-малярийный плазмодий.

5. Составьте парные ответы из паразитов и соответствующих им хозяина или мест обитаний: А.- Токсоплазма. Б- Кокцидия. В- Малярийный плазмодий. Г- Грегарины: 1- кишечник и полость тела позвоночных. 2-клетки эпителия кишечника насекомых, 3- клетки внутренних органов млекопитающих, 4- эпителий и эритроциты человека.

6. Определите жизненный цикл малярийного паразита, начиная укуса комара: А- через несколько циклов размножения мерозоиты в эритроцитах превращаются в гаметоциты. Б- в эритроцитах путем шизогонии трофозоиты образуют шизонтов. В- мерозоиты из эритроцитов выходят в плазму и проникают в другие эритроциты. Г- спорозоиты через кровь проникают в печень и размножаясь образуют мерозиты. Д- гаметоциты в кишечнике превращаются в микро- и микрогаметы, Е- спорозоиты из ооцитов проникают в слюнные железы комара. Ж- в ооцистах образуются спорозоиты, З- мерозоиты из

печени переходят в кровь. И- каждый шизонт образуют по 10-20 мерозоитов. К- мерозоиты в эритроцитах превращаются в трофозоиты. Л- слиянием гамет образуется зигота оокинета, М-оокинета превращается в ооцисту, Н- гаметоциты с кровью попадают в кишечник комара.

7. Составьте парные ответы из паразитов и их мест паразитирования: А- миксозома, Б- нозема шелковичного червя. В-нозема пчел: 1- эпителий кишечника. 2- все органы. 3-хрящевую ткань

ПОДТИП ИНFUЗОРИИ (CILIOPHORA)

Инфузории характеризуются наличием ресничек, ядерным дуализмом и своеобразным половым процессом - *конъюгацией*. Отличаются от других одноклеточных сложной системой орга-ноидов. Известно 7500 видов инфузорий, большинство из которых свободноживущие морские и пресноводные формы. Среди инфузорий встречаются паразиты животных и симбионты. Типичным представителем инфузорий является туфелька - *Paramecium caudatum* (рис.19) из класса *Oligohymenophorea*.

Строение. Пелликула инфузорий состоит из плазматической мембраны и уплотненного периферического слоя цитоплазмы. Под пелликулой располагается эктоплазма, в которую погружены *кинетосомы* - базальные тельца ресничек. От базальных телец отходят *кинетодесма* и два пучка *микротрубочек*. Они обеспечивают синхронность веслообразных движений ресничек. Совокупность пелликулы и эктоплазмы со всеми структурами образует опорный комплекс клетки - *кортекс* инфузорий (рис.20).

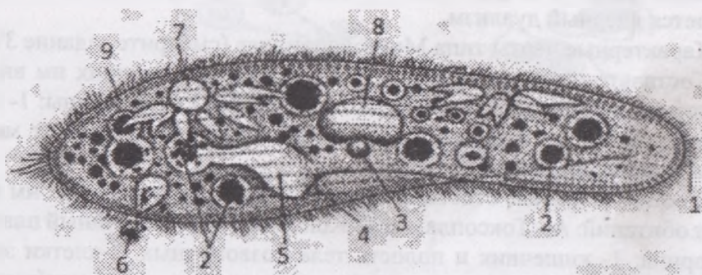


Рис.19. Инфузории туфелька *Paramecium caudatum* (по Полянскому и Стрелкову): 1-реснички, 2- пищеварительные вакуоли, 3-микронуклеусы, 4- ротовое отверстие (центральный резервуар и радиально расположенные приводящие каналы, 5- глотка, 6- удаление остатков пищи, 7- сократительная вакуоль, 8- макронуклеус, 9- трихоцисты.

Реснички инфузорий имеют сходное строение со жгутиками. В центре реснички имеются две микротрубочки (фибриллы), а по периферии - девять двойных групп микротрубочек. В кинетосоме центральные фибриллы исчезают, а периферические становятся тройными. Реснички у инфузорий

ринообразен. Склеиваясь в пучки, реснички могут образовывать *цирры* или пластинки – *мембранеллы*. Особо сложный ресничный аппарат имеется около рта. В зависимости от образа жизни инфузорий их форма тела и ресничный аппарат сильно варьируют. Многие плавающие инфузории имеют обтекаемую форму тела и равномерное распределение ресничек (туфелька-*Paramecium*). В цитоплазме инфузорий могут находиться сократительные волокна – *мионемы* или защитные органеллы – *трихоцисты*, которые при раздражении «выстреливают» и превращаются в упругую нить. Они способны поразить хищника, оказывая парализующее действие.

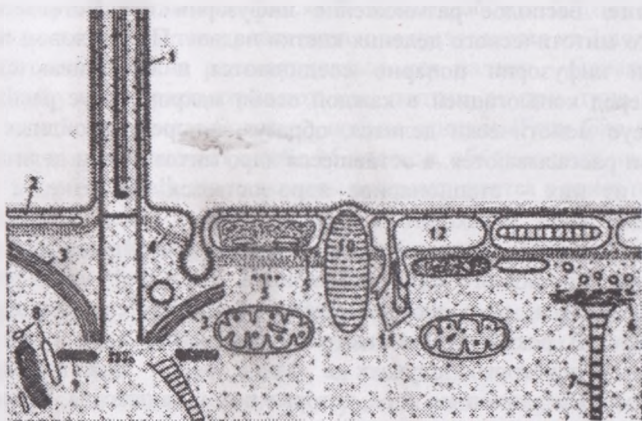


Рис. 20. Строение кортексаинфузорий (по Хаусману): 1 - ресничка, 2 - мембрана, 3- микротрубочки, 4 - эктоплазма, 5 - рибосомы, 6 - чехол из филаментов, 7- кинетодесмы, 8 - цистерны, 9 - чехол, 10 - трихоцисты, 11 - альвеолы, 12 – альвеолы.

Инфузории имеют сложную систему органоидов пищеварения. Рот расположен в перистоме (предротовое углубление). Перистоме окружена длинными ресничками, или мембранеллами. Реснички загоняют пищу в клеточный рот – цитостом. Нередко рот ведет в глотку – цитофаринкс, погруженный в эндоплазму. Пищевые комочки, попавшие в эндоплазму, окружаются мелкими пузырьками с ферментами, что приводит к формированию пищеварительных вакуолей. В начале пищеварения в вакуолях образуется кислая среда, а на последующих фазах – щелочная, что аналогично процессам пищеварения у высших животных. Не переваренные частицы выбрасываются из клетки через порошицы.

Хищная инфузория *Didinium* обладают ротовым «хоботком» для прокалывания покровы жертвы.

Пресноводные инфузории имеют сократительные вакуоли – органоиды осморегуляции и выделения, которые образуют сложную систему. Так, у туфельки две сократительные вакуоли с 5-7 приводящими канальцами каждая.

Жидкость из цитоплазмы по канальцам поступает в резервуар, затем из него выталкивается наружу.

Инфузориям свойствен ядерный дуализм. Макронуклеусы регулируют клеточный метаболизм, а микронуклеусы участвуют в половом процессе. У туфельки имеется один бобовидный макронуклеус и одно маленькое ядро - микронуклеус. У трубоча (*Stentor*) несколько макронуклеусов и микронуклеусов. Макронуклеусы богаты ДНК и они полиплоидные, а микронуклеусы диплоидные. В макронуклеусах происходит синтез РНК и репликация ДНК, а в микронуклеусах - репликация ДНК перед делением.

Размножение. Бесполое размножение инфузории осуществляется путем поперечного митотического деления клетки надвое. При половом процессе - конъюгации инфузории попарно соединяются и обмениваются ядрами (рис.21). Перед конъюгацией в каждой особи макронуклеус распадается, а микронуклеус мейотически делится, образуя четыре гаплоидных ядра, из которых три рассасываются, а оставшееся ядро митотически делится еще на два. Одно из них - стационарное ядро остается в клетке, а другое - мигрирующее ядро переходит в другую особь. После обмена ядрами происходит слияние стационарного ядра с мигрирующим ядром с образованием диплоидного ядра - синкариона. Затем инфузории расходятся. Синкарион делится, и в каждой клетке формируется макронуклеус и микронуклеус. В результате конъюгации образуется ядро с измененным генотипом. В некоторых случаях в одной особи может образоваться стационарное и миграционное ядра, которые потом сливаются. Затем из этого ядра образуется макро- и микронуклеус. Такой процесс называется автогамией.

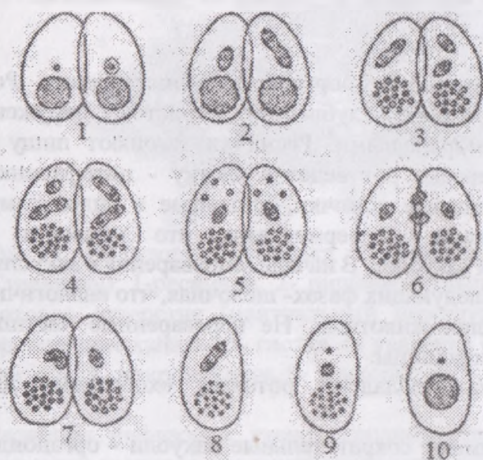


Рис.21. Конъюгация инфузорий. 1-начало конъюгации. 2- первое мейотическое деление макронуклеуса. 3- завершение первого деления и начало следующего деления микронуклеусов. 4- второе деление микронуклеуса. 5- распад трех микронуклеусов и деление оставшейся микронуклеуса. 6- обмен ядрами. 7- слияние ядер и образование синкариона. 8- деление синкариона. 9,10- формирование ядер из частей синкариона.

Инфузории - важная и очень разнообразная группа простейших, распространённых почти везде, где есть вода - в озерах, прудах, океанах, реках и почвах. Описано около 4500 уникальных свободноживущих видов, а потенциальное количество современных видов оценивается в 27 000-40 000.

Систематика инфузорий очень обсуждаемая проблема в последние 20-30 лет. Классическая система инфузорий была основана на морфологических признаках и включала 2 класса: ресничные инфузории- *Ciliata* и сосущие инфузории- *Suctorio*. Однако,

с появлением новых методов, в том числе молекулярно-генетических, система инфузорий существенно изменился. В одних работах подтип (subphylum) *Ciliophora* рассматривается в ранге типа и подразделяется на 2 подтипа. Тогда *Alveolata* должна рассматриваться как надтип. Однако, в других работах Инфузории рассматривают как подтип внутри типа *Alveolata* и разделена на 2 надкласса. Согласно новым данным (Feng Gao et al, 2016), подтип Инфузории включает в себе 15 классов, объединенных на 2 надкласса (в работе Feng Gao et al, эти надклассы рассматривается в ранге подтипа).

Класс Разноресничные инфузории -Heterotrichea

Свободноживущие инфузории. Имеют двух типов ресничек: мелких, покрывающих все тело, и крупных в околоротовой области, окружающих рот, используемых для передвижения и питания. Многие виды очень короткотелые и обычно имеют сжатую или коническую форму (рис.22). К ним относятся некоторые из самых крупных простейших, такие как *Stentor* и *Spirostomum*, а также многие ярко пигментированные формы, как некоторые *Balanophrys*.

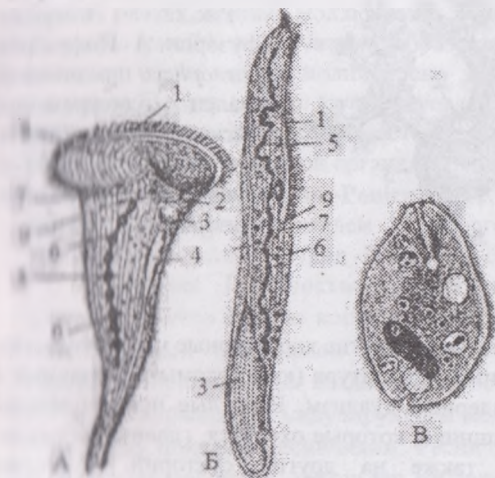


Рис.22. Различные инфузории. А-трубач (*Stentor*), Б-спиростомиум (*Spirostomum*), В- балантидий (*Balantidium*): 1-перетовая мембрана, 2-передние собиратель-ные каналцы, 3-сократительная вакуоль, 4-задние собирательные каналцы, 5-макронуклеус, 6- микронуклеус, 7- глотка, 8-перистом, 9- цитостом.

Класс Филофарингиды-Phyllopharyngea

Класс *Phyllopharyngea* включает разнообразных инфузорий и некоторые из них являются чрезвычайно специализированными. Подвижные клетки обычно имеют реснички, ограниченные вентральной поверхностью или некоторой ее частью, состоящих из монокинетид с характерной ультраструктурой. Однако, у представителей *Chootrichia* и *Suctoria* новообразованные клетки подвижные, но взрослые особи сидячие и сильно изменённой формой и внешнего вида.

В области цитофаринкса (глотки) находятся листообразные микротубулярные ленты, называемых «*phyllae*» (отсюда и название класса). У других рот часто видоизменяется, образуя растяжимое щупальце с токсичными экструсомами на конце. Они особенно характерны для сукторий (*Suctoria*), которые питаются другими инфузориями, и суктории уникальны тем, что имеют несколько ртов на каждой клетке. Похожее строение имеют также многие *Rhynchodia*, которые паразитируют в теле двустворчатых моллюсков.

Подкласс Сосушие инфузории-Suctoria. Суктории (сосушие инфузории) - сильно отклоняющиеся формы инфузорий (рис.23). Об их принадлежности к инфузориям свидетельствует лишь кратковременная стадия развития, имеющая реснички. Ресничные клетки отделяются от сидячей материнской клетки в результате внутреннего или наружного почкования, короткое время странствуют и потом прикрепляются на новом видоспецифичном субстрате.

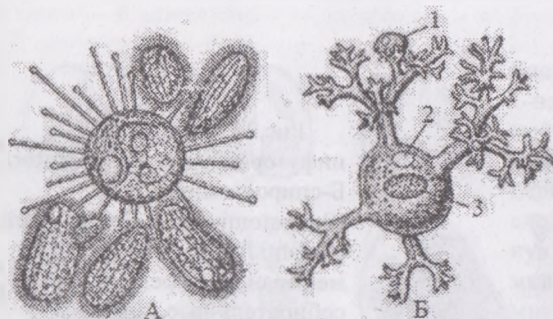


Рис.23. Сосушие инфузории. А- Инфузория *Sphaerophrya* при помощи щупалец одновременно высасывающая шесть инфузорий (по Дофлайну), Б-сосущая инфузория

У сукторий, однако, присутствуют и другие характерные цитологические признаки инфузорий, такие как инфрацилиатура (кинетосомы и связанные с ними структуры), альвеолы и ядерный дуализм. Взрослые прикрепленные стадии - специализированные хищники, которые охотятся, главным образом, на ресничных инфузорий, а также на других сукторий. Суктории характеризуются наличием щупалец для ловли добычи и её поглощения. Щупальца, предназначенные для приёма пищи, обычно утолщены на конце,

здесь имеются гаптоцисты, которые при контакте с жертвой обездвигивают её. В щупальцах находятся трубковидные конструкции из микротрубочек. С их помощью осуществляется транспорт пищи, который внешне напоминает акт сосания.

Класс Олигогеминофоры-Oligohymenophorea

Характеризуются наличием небольшого числа (не более трёх) оральных поликинетид, которые располагаются слева от ротового аппарата, и находящейся напротив них (справа от рта) ундулирующей мембраны, подобной плёнчатому парусу. Цитостом обычно располагается на дне более или менее глубокого вентрального впячивания поверхности клетки. Представители класса очень широко распространены и включает свободноживущих (пресноводные и морские), симбиотических и паразитических видов. Класс включает 6 подклассов-*Apostomatia*, *Astomatia*, *Hymenostomatia*, *Peniculia*, *Peritrichia* и *Scuticociliatia*.

Подкласс Кругоресничные инфузории - Peritrichia. Около 1000 видов кругоресничных инфузорий обладают околоротовым венцом из ресничек, который образован в форме поликинетид. Венец закручен в направлении левого винта от края ротового поля (перистома) к цитостому, и внутри ротовой воронки он расчленяется на три мембранеллы. Ресничный покров редуцирован, или сохранен в виде аборального пояса.

Подкласс Peritrichia включает 2 отряда: Sessilida и Mobilida

Отряд Сессилиды-Sessilida. Клетки, отвечающие за прием пищи (трофонты), обычно сидячие и живут на различных субстратах, в том числе на мелких рачках, водных моллюсках и жуках. Во многих случаях, например, у *Forticella* (рис.24) и *Carchesium*, образуется сократимый стебелёк, с помощью которого они могут молниеносно свёртываться при неблагоприятной ситуации. Наряду с ними, существует некоторое число форм с неподвижным стебельком, у которых сокращается только тело клетки (*Epistylis*). Стебелёк образуется из специальной органеллы - скопулы.

Подкласс Пенуцилии-Peniculia. К этому классу относится род *Paramecium*, представителем которого является инфузория-туфелька-*Paramecium caudatum* (отряд -Peniculida, семейство-Parameciidae).

Подкласс Гименостоматиды-Hymenostomatia. Реснички ротового аппарата обычно с тремя косыми мембранеллами, наполовину окружёнными ундулирующей мембраной (эндоральной мембраной или пароральной кишкой). Мембранеллы создают приносящий пищевые частицы ток воды, который направляется ундулирующей мембраной к области цитостома. Тело полностью покрыто ресничками. Реснички тела, в основном, однородные, иногда с несколькими длинными каудальными ресничками, и образован из поликинетид или из дикинетид в передней части. Большинство из них свободно обитают в пресной воде, например род *Tetrahymena*, но некоторые

паразитируют на рыбах или водных беспозвоночных. Среди них - важный вид *Ichthyophthirius multifiliis*, частая причина смерти рыб в аквариумах и рыбоводных хозяйствах.

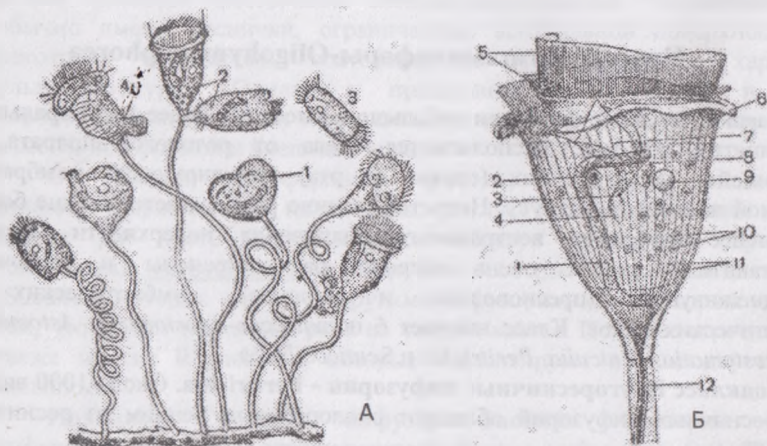


Рис.24. Сувойка (*Vorticella nebulifera*) из отряда Кругоресничных инфузий (по Натали): А-размножение: 1,2- размножение делением. 3- отделение «бродяжки», 4- конъюгация. Б-строение: 1-макронуклеус, 2-микронуклеус, 3-перистом, 4- цитофаринкс, 5-адоральная мембранелла, 6-край перистоста, 7-ундулирующая мембрана, 8-резервуар, 9-сократительная вакуоль, 10-пищеварительные вакуоли, 11-мионемы, 12-сократительный стебелек.

Класс Спиральноресничные инфузории - *Spirotricha*.

Соматический ресничный покров двух типов: (1) кинеты как линейно упорядоченные ди- или поликинетиды, все или только передние кинетосомы которых несут аксонемы; (2) цирры на вентральной стороне. В области рта находятся сериально расположенные поликинетиды, ряд которых тянется к цитостому и спирально закручен по ходу часовой стрелки (адоральные мембранеллы). Принадлежность организма к *Spirotrichea* может быть легко установлена по этому признаку даже под световым микроскопом. Питаются, загоняемой околоротовыми мембранеллами в рот пищи.

Одна из крупных классов инфузорий, включающий 7 подклассов: *Choreotrichia*, *Euplotia*, *Hypotrichia*, *Licinophoria*, *Oligotrichia*, *Phacodiniidea* и *Protohypotrichia*.

Подкласс Брюхоресничные инфузории - *Hypotrichia*. Тело уплощенное, имеют крупные цирры на нижней поверхности тела. При помощи цирр они могут передвигаться по субстрату (пример, стилонихия, рис.25). Распространены в пресной и соленой водах, в почве. Обладают сложными

цилиарными органеллами, называемыми «усиками», которые состоят из голстых пучков ресничек, редко расположенных на вентральной поверхности клетки. Множественные сросшиеся реснички, образующие циррус, действуют вместе как единое целое, позволяя организму ползать по твердым субстратам. Гипотрихи имеют ротовое отверстие, окаймленное с одной стороны венцом или воротником мембранелл.

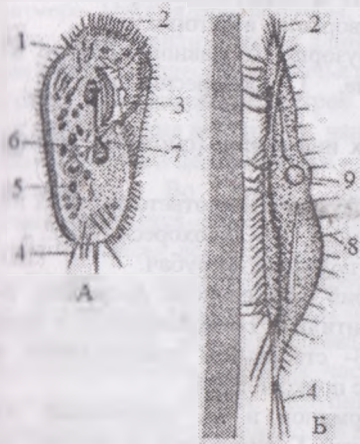


Рис.25. Стилоникия *Stylonichia mytilus* (по Ланге). А-вид с брюшной стороны, Б-вид шагающей стилоники с бока: 1,4- передние и задние цирры, 2- мембранеллы, 3-пери-стом, 5- пищеварительная вакуоль, 6- макро-нуклеус, 7- микронуклеус, 8- спинные щетинки, 9- сократительная вакуоль.

Подкласс Хореотрихи-Choreotrichia.

Хореотрихи представляют собой группу небольших морских инфузорий. Их название означает «танцующих инфузорий». Имеют отряды *Choreotrichida*

и *Tintinnida*. Тинтиниды производят характерные раковины. По характеристике раковины описано более 400 видов. Хореотрихи (в том числе тинтиниды) входят в состав микрозоопланктона. Они питаются мелкими водорослями и служат добычей для более крупных организмов планктона, таких как веслоногие рачки и личинки рыб.

Домашние задания: Инфузории (С=49)

1. Какие черты свойственны только инфузориям? А-органы движения реснички, Б –некоторые виды имеют жгутики, В- макронуклеусы несколько, Г- микронуклеусы несколько, Д- один макронуклеус, Е- микронуклеус один или несколько, Ж - размножение только бесполое, З- строение тела упрощено, И- образуют половые клетки, К- половое размножение конъюгация.

2. Какие черты, свойственные ресничным инфузориям: А- сидячие формы, Б -свободноживущие, В- взрослые инфузории не имеют ресничек и рот, Г- тело покрыто ресничками, Д-имеют отростки из присосок, Е- хищники, Ж- многие питаются бактериями и органическими частицами, З- имеют трихоцисты расположены под пелликулой.

3. Какие черты, свойственные сосущим инфузориям (смотрите задание 2).

4. Составьте парные ответы из паразитических инфузорий и мест их обитания: А- икhtiофтириус, Б- балантидий, В- офриосколицида: 1-толстая стенка человека. 2- желудок жвачных животных, 3- плавники и жабры рыб.

5. Определите последовательность конъюгации инфузорий: А- пелликула на месте соприкосновения туфелек растворяется, Б- три из них разрушается, В - микронуклеус делится в два раза, образуя 4 гаплоидные ядра, Г- две инфузории сближаются брюшной стороной, Д-четвертое ядро делаясь образует мигрирующее и стационарное ядро, Е - инфузории расходятся, Ж-инфузории поменяются мигрирующими ядрами, З -диплоидное ядро делится, снова образуя микронуклеус и микронуклеус, И- мигрирующее ядро сливается с стационарным ядром. К- макронуклеус растворяется в цитоплазме.

6. Определите подклассы ресничных инфузорий: А- равноресничные, Б- спиралоресничные, В - разноресничные, Г-брюхоресничные, Д - кругоресничные, Е- малоресничные.

7. Определите отряды спиралоресничных инфузорий (смотрите задание 6).

8. Составьте парные ответы из групп инфузорий и соответствующих им видов: А - равноресничные, Б- разноресничные, В - брюхоресничные, Г - кругоресничные: 1-стилонихия, 2-сувойка, 3-туфелька, 4-трубач.

9. Составьте парные ответы из инфузорий и их свойств: А-сувойка, Б-туфелька, В-трубач, Г-стилонихия, Д- балантидий: 1-макронуклеус в виде цепочки, 2- может бегать на субстрате, 3- стебельком прикрепляется к субстрату. 4- паразит свиней. 5- макронуклеус почковидный.

10. Составьте парные ответы из терминов и их содержаний. А- трихоиста, Б- мембранелла, В- ядерный дуализм, Г- синкарион, Д- кортекс, Е- перистом: Ж- ширры, З-конъюгация, 1-предротовое углубление, 2-способ размножения, 3-околотовые ряды ресничек, 4- вновь образованное ядро слиянием двух ядер, 5-крупные опорные реснички, 6- опорный комплекс клетки, 7- защитное тельце, 8-наличие двух типов ядер.

ТИП АМЕБООЗИ (АМОЕВОЗОА)

Амебозои - крупная группа (включает порядка 2400 видов) простейших, включающая в себя большинство одноклеточных, передвигающихся при помощи ложноножек (псевдоподий), и имеющих трубчатые митохондриальные кристы. Амoebozoa считаются вне ранговой супергруппой эукариот. Некоторые молекулярно-генетические исследования подтвердили, что эта группа является монофилетической.

Виды *Amoebozoa* могут иметь оболочку (раковину) или голые, а клетки могут иметь жгутики. Свободноживущие виды распространены как в соленой, так и в пресной воде, а также в почве, мхе и опавших листьях. Некоторые живут как паразиты или симбионты других организмов, а некоторые, как известно, вызывают болезни у людей и других организмов. Хотя большинство видов амебозойных являются одноклеточными, группа также включает несколько клад слизневых форм, которые имеют макроскопическую многоклеточную стадию жизни, во время которой отдельные амебозойные клетки остаются вместе после многоклеточного

деления, образуя макроскопический плазмодий или, в клеточных слизистых формах. Амебозоа сильно различаются по размеру. Некоторые из них имеют диаметр всего 10–20 мкм, в то время как другие относятся к числу самых крупных простейших. Хорошо известный вид *Amoeba proteus*, длина которого может достигать 800 мкм, часто изучается в школах и лабораториях как репрезентативная клетка или модельный организм, отчасти из-за его удобного размера. Многоядерные амебы, такие как *Chaos* и *Pelomyxa*, могут достигать нескольких миллиметров в длину, а некоторые многоклеточные амебы, такие как слизистая плесень «собачья рвота» *Fuligo septica*, могут занимать площадь в несколько квадратных метров.

Цитоплазма амёбозоев чаще всего разделена на зернистую массу, находящуюся в центре клетки - эндоплазму, и однородную наружную часть - эктоплазму. Во время передвижения по субстрату, эктоплазма концентрируется в псевдоподиях, а эндоплазма остаётся в центре клетки, «выдвигаясь» вслед за ложноножками, таким образом, что клетки многих амёбозоев в движении приобретают некоторую полярность. Некоторые представители данной группы образуют лишь одну псевдоподию, в которой сосредоточена вся эктоплазма. Часто имеется псевдоподия, в которой сконцентрирована большая часть эктоплазмы, играющая главную роль в передвижении клетки. Крупные псевдоподии амёбозоев могут иметь отходящие от них псевдоподии второго порядка, служащие для захвата пищи и передвижения. Псевдоподии амёбозоев могут образовывать перемычки.

Большая часть представителей *Amoebozoa* лишены каких-либо межклеточных оболочек вовсе, как известные роды *Amoeba* и *Chaos*, либо делают себе домики из частиц субстрата и микроскопического «мусора» (род *Cochliopodium*), тогда как некоторые виды имеют цельные минеральные или органические раковинки (*Arcella*, *Diffugia*).

Подавляющее большинство амёбозоев питается путем фагоцитоза. При таком питании клетка образует мембранный пузырёк, в который извне попадает пища. Путешествуя по цитоплазме, пузырёк сливается с лизосомами, образуя пищеварительную вакуоль, в нём происходит переваривание пищи. Для того чтобы избавиться от непереваренных остатков, пищеварительная вакуоль сливается с плазмалеммой. У большинства видов слияние пищеварительной вакуоли с мембраной клетки может происходить на любом участке.

При ухудшении условий внешней среды амёбозои образуют покоящиеся стадии - цисты, разносящиеся ветром в новые места обитания. В плесневых грибах эти структуры называются спорами и образуются на стеблях, называемых плодовыми телами или спорангиями. У большинства *Amoebozoa* отсутствуют жгутики и, как правило, они не образуют структур, поддерживаемых микротрубочками, кроме как во время митоза. Тем не менее, жгутики действительно встречаются среди архамеб, и многие слизневые формы производят двужгутиковые гаметы. Жгутик обычно закреплено конусом микротрубочек, что указывает на близкое родство с опистхонтами.

Для митохондрий амёбозой характерно разветвление трубчатой кресты. Однако среди архамёб, которые адаптированы к бескислородной или микроаэрофильной среде обитания, митохондрии были потеряны.

Образ жизни. Большинство амёб свободноживущие хищники или паразиты кишечника. Настоящие слизевики - сапрофиты или паразиты растений, по типу питания близкие к грибам, но свободноживущие формы также способны поглощать мелких животных и водоросли.

Происхождение. Так как у архамёб имеются нефункциональные жгутики, а споры миксомицетов при попадании в жидкость также дают начало нескольким одножгутиковым зооспорам, то считается, что предками амёбозоев были какие-то жгутиковые. Наиболее близкой к ним группой считаются опистоконты - группа, включающая истинные грибы, многоклеточных животных и ряд жгутиконосцев.

Роль в природе и жизни человека. Представители группы *Amoebozoa* используются человеком в его исследованиях: классическим модельным объектом биологии уже более двух веков являются амёбы типа *Amoeba proteus*, также в клеточной биологии, генетике и биологии развития в качестве модельного объекта используется слизевик вида *Dictyostelium discoideum*.

Некоторые амёбозои являются патогенами. *Entamoeba histolytica* вызывают амёбиаз человека. Цисты дизентерийных амёб распространяются фекально-оральным путём. Попадая в толстый кишечник человека, цисты переходят в просветные формы и внедряются в его ткани, вызывая появление язв и иногда их некроз. Просветные (эритроцитофаги) могут выходить в кровь и оседать в других органах (чаще в печени), вызывая абсцессы - вторичные заражения.

Классификация. Тип делится на классы или подтипы, состав которых поразному определяется разными исследователями. И в настоящий момент систематика Амёбозоа достаточно противоречиво, но в каждом случае тип делится на 2 подтипа: Лобоподиевые (*Lobosa*) и жгутиковые амёбы (*Conosa*).

Подтип Лобоподиевые амёбы - Lobosa

Большинство представителей Лобоподиевых амёб обладают широкими, тупо закругленными псевдоподиями, хотя один из родов этой группы, недавно обнаруженный *Saprocitrium*, имеет тонкие и нитевидные (филозные) псевдоподии. В современных классификационных схемах *Lobosa* - это подтип, состоящий в основном из амёб, которые имеют лопастные псевдоподы, но лишены ресничек или жгутиков. Подтип делится на 3 класса: *Discosea*, *Tubulinea* и *Cutosea*.

Класс Тубулины-Tubulinea

Класс *Tubulinea* являются основной группировкой амёбозоев, в том числе большинства из более привычных родов амёб, как *Amoeba*, *Arcella*, *Diffugia* и

Hartmannella. Название класса связано наличием трубчатых псевдоподий. Во время передвижения большинство Tubulinea имеют примерно цилиндрическую форму или образуют многочисленные цилиндрические ложноножки. Это отличает их от других амeboидных групп. Эта группа включает отряды лептомиксид (*Leptomyxida*), настоящих амёб (*Eumoebida*) и Арцеллы (*Arcellinida*).

Амёба обыкновенная (*Amoeba proteus*), или амёба протей - относительно крупный (0,2-0,5 мм) организм, характеризуется наличием многочисленных (до 10 и более) псевдоподий - лобоподий, цилиндрических шаростов с внутренними токами цитоплазмы (рис.26,А). Вследствие отсутствия твёрдых оболочек клетка имеет непостоянную форму и образует цитоплазматические выросты - псевдоподии (или ложноножки).

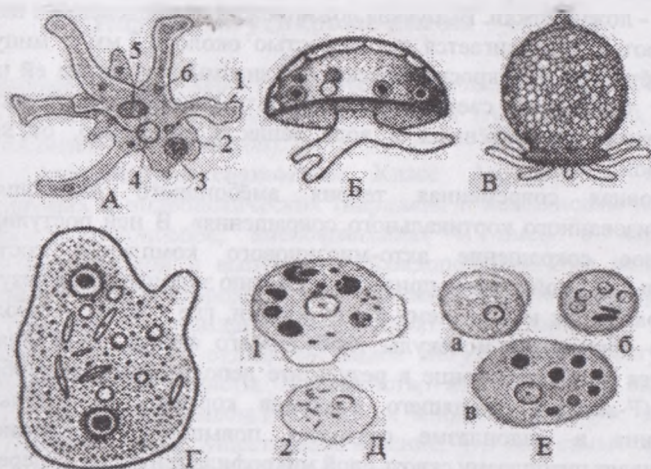


Рис.26. Разные Амoebozoa: А- обыкновенная амёба (1-эктоплазма, 2-эндоплазма, 3- процесс поглощения пищи, 4- сократительная вакуоль, 5- ядро, 6- пищеварительная вакуоля.), Б- арцелла (*Arcella sp.*), В- диффлугия (*Difflugia sp.*), Г- *Pelomyxa binucleate*, Д- Ротовая амёба (*Entamoeba gingivalis*, активная стадия, 2-циста), Е-Дизентерийная амёба (*Entamoeba histolytica*), в-мелкая вегетативная форма, 6-4 ядерная циста, в-большая вегетативная форма (фитотроф) с фагоцитированными эритроцитами).

Амёба протейс питается путём фагоцитоза, поглощая бактерии, одноклеточные водоросли и мелких простейших. Образование псевдоподий лежит в основе захвата пищи. На поверхности тела амёбы возникает контакт между плазмалеммой и пищевой частицей, в этом участке образуется «пищевая чашечка». Её стенки смыкаются, в эту область (с помощью лизосом) начинают поступать пищеварительные ферменты. Таким образом формируется пищеварительная вакуоль. Далее она переходит в центральную

часть клетки, где подхватывается токами цитоплазмы. Вакуоль с неперевавленными остатками пищи подходит к поверхности клетки и сливается с мембраной, таким образом выбрасывая наружу содержимое.

Кроме фагоцитоза, амёбе свойствен пиноцитоз - заглатывание жидкости. При этом образуются на поверхности клетки впячивания в форме трубочки, по которой поступает внутрь цитоплазмы капелька жидкости. Образующая вакуоль с жидкостью отшнуровывается от трубочки. После всасывания жидкости вакуоль исчезает. Осморегуляция заключается в том, что в клетке периодически образуется пульсирующая сократительная вакуоль, содержащая излишнюю воду и выводящая её наружу. У амёб такие вакуоли одна или два. У морских и паразитических амёб, живущих в изотонической среде сократительных вакуолей нет.

Движение и реакции на раздражение. Тело амёбы образует выступы - ложноножки. Выпуская ложноножки в определённом направлении, амёба протей передвигается со скоростью около 0,2 мм в минуту. Амёба распознаёт разные микроскопические организмы, служащие ей пищей. Она уплывает от яркого света, механического раздражения и повышенных концентраций растворённых в воде веществ (например, от кристаллика поваренной соли).

Основная современная теория амёбоидного движения - теория «генерализованного кортикального сокращения». В ней постулируется, что трёхмерное сокращение акто-миозинового комплекса, составляющего кортикальный слой клетки, приводит к сжатию эндоплазмы, в результате чего она направляется к переднему концу клетки, где кортекс наиболее тонкий. Туда же приносятся молекулы глобулярного актина (G-актина), который образуется на заднем конце в результате деполимеризации фибриллярного актина (F-актина), входящего в состав кортекса. В результате этого сокращения в эндоплазме создается повышенное давление, которое продавливает цитоплазму сквозь слой микрофиламентов на её переднем конце как сквозь сито. В результате этого мембрана переднего конца клетки отслаивается от кортекса и выпячивается наружу. Также сквозь филаментозное «сито» проходят и молекулы G-актина (в отличие от крупных включений цитоплазмы), которые затем попадают в пространство между цитоскелетом и мембраной в растущую лобоподию. На внутренней поверхности мембраны расположены специальные центры, полимеризующие G-актин обратно в F-актин, который становится основой для формирования нового цитоскелета. Вновь образованный слой филаментов начинает сокращаться, оказывая на цитоплазму давление, в связи с чем её ток направляется назад, таким образом прекращается рост лобоподии. В это же время происходит деполимеризация отслоившегося ранее слоя кортекса.

Обыкновенная амёба обитает на дне пресных водоёмов со стоячей водой, особенно в гниющих прудах и болотах, в которых есть много бактерий. Амёба при неблагоприятных условиях выделяет вокруг себя плотную оболочку и превращается в покоящуюся стадию - цисту. Циста устойчива к высыханию,

действию низких и высоких температур. Цисты могут переноситься течением или ветром на большие расстояния. В благоприятных условиях из цист выходят амёбы и начинают активную жизнь.

Обычно большинство амёб размножаются бесполом способом - путем митоза. При этом, сперва ядро, а затем материнская клетка делится на две или несколько дочерних клеток. Недавно был открыт половой процесс у амёбы *Amoeba marina*, обитающей в море. Эта многоядерная амёба обычно размножается бесполом путем. При этом ядра митотическим способом делятся. Вновь образованные ядра распределяются между двумя дочерними клетками. Суть такого процесса заключается в слияние двух амёб с полным набором ядер. При этом число ядер увеличивается в два раза. Затем эта особь вновь делится, образуя двух особей со смешанным набором ядер.

Подтип Жгутиковые амёбы – *Conosa*

Жгутиковые амёбы характеризуются наличием и псевдоподий, и жгутиков. Подтип включает классы: Архиамёбы (*Archamoebae*), Варнозы (*Varioseae*) и Слизовики (*Mycetozoa*).

Класс Архиамёбы-Archamoebae. Класс *Archamoebae* включают свободноживущих и эндобиотических (паразиты и комменсалы животных) амёбидных жгутиконосцев, амёбофлагеллат и амёб с характерной гиалиновой цитоплазмой и выпуклыми псевдоподиями. Они живут в безкислородной или мало кислородной среде обитания и являются анаэробами. У них отсутствует митохондрии и аппарат Гольджи, но имеется жгутик. Жизненные циклы отдельных видов могут включать жгутиковую стадию, стадию амёбы и цисты. Большинство из них имеют одно ядро и жгутик, но у гигантской амёбы *Pelomyxa* их много. Из-за того, что у них отсутствует митохондрии, существовало мнение, что они самые архаичные амёбозои (видимо, отсюда и название класса). Однако, последние исследования показывают, что отсутствие митохондрий у архиамёб является вторичным, то есть их предки имели митохондрий.

Представители отряда *Entamoebida* являются паразитами и комменсалами у людей и животных. В кишечнике человека и домашних животных обитает множество видов амёб. Часть из них не причиняют вреда хозяевам, так как являются их комменсалами (квартирантами). К таким безвредным сожителям человека относится кишечная амёба - *Entamoeba coli*, питающаяся содержимым кишечника и обитающими в нем бактериями. Опасным паразитом кишечника человека является дизентерийная амёба - *Entamoeba histolytica* (Рис.26, Е), которая может внедряться в стенку кишечника и вызывать – *амебиаз* (дизентерию и амёбные абсцессы печени). Заражение амёбой определяется анализом содержимого кишечника на наличие паразита или его цисты. Цисты *E. histolytica* отличаются от таковых *E. coli* тем, что у первой четыре ядра, а у второй восемь. Некоторые люди могут быть носителями дизентерийной амёбы, но не страдать от этого паразита.

ТИП ФОРАМИНИФЕРЫ (FORAMINIFERA)

Фораминиферы раковинные одноклеточные животные. Фораминиферы имеют минеральный скелет - ракушку. Однако часть периферической цитоплазмы находится вне раковины, и покрывает раковину снаружи тонким слоем. Таким образом, скелет фораминифер внутренний. У большинства фораминифер раковины известковые. Внутренняя полость раковины сообщается с окружающей средой через многочисленные поры, а также через устье раковины. Через устье и поры в стенках раковины наружу выдаются тончайшие ветвящиеся и соединяющиеся между собой ложноножки (ретикулоподии), которые служат для движения и захвата пищи, образуют вокруг раковинки сеточку, диаметр которой во много раз превосходит диаметр раковинки. В результате формируется сложная ажурная сеть, известная под названием ретикулоподиальная сеть. Каждая ретикулоподия содержит осевой тяж из микротрубочек, вдоль которого в обоих направлениях (к телу клетки и от него) перемещаются пузырьки. Из-за обилия пузырьков кажется, что ретикулоподия не гладкая, а имеет гранулированную структуру. Локомоция ползающих фораминифер осуществляется за счет «подтягивания»: участок ретикулоподиальной сети вытягивается в одном направлении, прикрепляется к субстрату, а затем сокращается, подтягивая клетку вперед. Движения ретикулоподиальной сети осуществляются в результате удлинения или укорачивания аксиальных микротрубочек. Для добывания пищи фораминиферы раскидывают обширные сети ретикулоподии по поверхности грунта, в толще воды или между песчинками. Когда диатомовая водоросль, бактерия или другая мелкая добыча вступает в контакт с сетью, она приклеивается к ретикулоподии и транспортируется по ней, как по эскалатору, к «телу» клетки, которое, как паук, ждет в центре паутины. Пищевые частицы, достигшие поверхности клетки, поглощаются ею путем фагоцитоза.

Фораминиферы - одиночные преимущественно морские протисты. Некоторые формы обитают в солоноватых и пресных водоемах, встречаются формы, обитающие на большой глубине в рыхлом жидком иле (до 16 м от поверхности дна). Фораминиферы были обнаружены на дне Марианской впадины на глубине более 10 тысяч метров.

Фораминиферы бывают как бентосными, так и планктонными. Раковины планктонных фораминифер являются наиболее распространенным компонентом биогенных отложений (фораминиферовый ил) океанов, но не глубже 4000 м, где известковые раковины фораминифер растворяются в толще воды, не достигнув дна. Эти илы в наше время покрывают не менее четверти поверхности планеты и состоят преимущественно из раковин фораминифер рода глобигерин (глобигериновый ил). А в прежние эпохи накапливались фузулиновые и нуммулитовые известняки.

Ископаемые фораминиферы используются для определения возраста пород мезозойских и кайнозойских отложений. Современные фораминиферы мелкие (0,1-1 мм), а некоторые вымершие виды достигали 20 см.

Основная масса раковин фораминифер имеет размер песчаной фракции - более 61 мкм. Концентрация фораминифер в морской воде максимальна в экваториальных и высокоширотных водах и может достигать 100 тыс. экземпляров на 1 кубический метр воды. По составу раковины фораминифер могут быть органическими; агглютинированными, состоящие из разнообразных частичек, порою с карбонатным цементом; секреторными известковыми, сложенные кальцитом (CaCO_3). Раковины могут быть однокамерными (у примитивных) или многокамерными. У многокамерных начальная камера обычно является самой маленькой, а самая молодая (последняя) - самой крупной.



Рис.27. Размножение фораминиферы (*Elfidium crista*) со сменой поколений. А-зигота, Б-микросферическая особь (агамонт), В- шизогония, Г,Д - формирование макросферических особей (гамонт), Е- образование гамет, Ж- копуляция гамет.

Жизненный цикл. Для фораминифер характерен гаплодиплофазный жизненный цикл. В особях гаплоидного поколения - гамонтах происходит интенсивное деление ядер и образуются однотипные двух жгутиковые гаметы, которые затем, попарно сливаясь, образуют зиготу (рис.27). Из нее развивается диплоидный агамонт. В агамонтах также происходит интенсивное деление ядер, большая часть из которых в дальнейшем претерпевает мейоз. Вокруг гаплоидных ядер обособляется цитоплазма и формируется раковина, в результате чего образуются аналоги спор - агаметы, из которых вновь развиваются гамонты. Фораминиферы - самая многочисленная группа: представлена 40 тыс. видами, 30 тыс. из которых вымершие. Преимущественно свободноживущие, реже прикрепленные морские донные организмы. На дне их может быть так много, что они напоминают «живой песок». Немногочисленные планктонные группы приобрели многочисленные адаптации к парящему образу жизни. Немногие виды встречаются в гиперсоленых водах устьев рек, в грунтовых водах повышенной солёности (в пустынях средней Азии и Африки).

Фораминиферы почти всеядны. Они питаются бактериями, дрожжами, водорослями, другими мелкими организмами, детритом, растворённой в воде органикой и др. Сами они редко становятся источником пищи, в основном как источник извести они заглатываются рыбами. Раковины фораминифер являются пороодообразующим элементом известняков. В меловом периоде фораминиферы благодаря своей активности стали основой известковых отложений⁴ в условиях недостатка углекислого газа. Из-за этого воды океанов оказались насыщенными карбонатом кальция, являющегося активным поглотителем углекислоты. Они спасли планету от парникового эффекта и перегрева. Фораминиферы - единственная группа организмов, остатки которых полно представлены на протяжении всей геологической истории Земли. Они помогают изучать условия жизни в прошлом, очертания палеоконтинентов, определять возраст осадочных пород.

ТИП АКТИНОПОДЫ- АСТИНОРОДЕА

Актиноподы - это преимущественно сферические планктонные организмы с длинными, упругими, похожими на иголки псевдоподиями, которые называются *аксоподиями*. Они радиально расходятся в разные стороны как шипы. По оси каждой аксоподии тянется опорная осевая нить, которая представляет собой пучок микротрубочек, берущий начало в теле клетки. Контакт с добычей и прикрепление последней к аксоподиям вызывает их сокращение. Аксоподии используются для ловли добычи, парения в толще воды и прикрепления к субстрату. Многие актиноподы заключены в органическую внеклеточную раковинку (центральную капсулу). Актиноподии и другие типы псевдоподий выходят через поры, которые пронизывают стенку раковинки. Псевдоподии актинопод постоянно выступают за пределы раковинки и, в отличие от других групп амёбозой, не втягиваются в нее. Псевдоподии, которые не являются актиноподиями (ретикулоподии, филлоподии, вакуолизованные псевдоподии) образуют толстый слой, целиком укрывающий раковинку. Этот покров из псевдоподий называется «кортексом», а тело клетки — медулой (центральной капсулой).

Таким образом, в клетки актинопод можно выделить две компартмента-медулу и кортекс. Кортекс взаимодействует с внешней средой, в нем переваривается захваченная добыча, через него осуществляется транспорт питательных веществ в медулу, он же обеспечивает парение в толще воды и часто содержит в себе фотосинтезирующих эндосимбионтов. В медуле находятся ядро и синтетический аппарат клетки, а также накапливаются запасные питательные вещества. Большинство актинопод имеет и минеральный скелет, обычно построенный из кремнезема. Все Actinopodea обитает в море, но среди солнечников есть не только морские, но и пресноводные.

Актиноподы полифилетическая группа и традиционно включал в себе Солнечников (*Heliozoa*) и Лучевиков (*Radiolaria*). Однако ранг этих таксонов

в разных источниках существенно различается (от класса до типа). Больше подходит для Actinopodea деление типа на 2 подтипа: Лучевики (*Radiolaria*) и Солнечники (*Heliozoa*).

Подтип Лучевики (*Radiolaria*)

Лучевики - одноклеточные планктонные организмы, обитающие в основном в тёплых океанических водах. Скелет состоит из хитина и диоксида кремния, реже - сернокислого стронция. У живой радиоларии скелет находится внутри клетки. Лучи служат для укрепления псевдоподий. Лучевики - сборная группа, которая содержит разные по происхождению формы простейших. Отмирая, радиоларии сначала накапливаются в виде радиолариевых илов, а затем в обширных территориях морского дна с глубиной от 4000 м и глубже происходит растворение остатков известковистого планктона, преобразуются в осадочные кремнистые породы - кремнь и радиолариты. Ископаемые радиоларии используются в геологии для определения возраста осадочных пород.

Радиоларии входят в состав планктона. Они пассивно парят в ней. Их студенистое тело по удельной массе близко к морской воде. Но тело снабжено каркасом - минеральным опаловым скелетом, утяжеляющим их клетку. Скелет находится внутри цитоплазмы и состоит из отдельных игл или имеет сложную, чаще симметричную, конструкцию. Цитоплазма, состоит из органического вещества, разделяется на экто- и эндоплазму, заключенную в центральную капсулу. Внешняя форма разнообразна. В большинстве случаев тело имеет форму шара и расходящиеся элементы скелета и псевдоподии. Одиночные формы имеют размеры от 10-40 мкм до 3000 мкм. Размножаются как половым путем, так и агамным. Питание гетеротрофное. Встречаются в отложениях всего фанерозоя, начиная с кембрия. Они являются породообразующими.

Цитоплазма Лучевиков отчетливо разделена на эндо- и эктоплазму. Характерной особенностью радиоларий является наличие особого хитинового образования - центральной капсулы. Она представляет собой органическую мембрану, заключая в себе эндоплазму. Скелет у радиоларий внутренний, поэтому не подвергается растворению в течение жизни клетки. Главное значение скелета для радиоларий в том, что они получают пассивную способность к парению в воде.

В составе типа Лучевики имеются классы Акантарии (*Acantharea*), Полицистины (*Polycystinea*) и Стихолонхии (*Sticholonchea*).

Класс Акантария (*Acantharia*)

Акантарии - морские планктонные многоядерные радиоларии. Диаметр 160-2500 мкм (чаще 200-700). Имеют минеральный скелет в виде 10 шимметральных или 20 радиальных игл, выходящих из центра клетки и

образованных сульфатом стронция (рис.28). Псевдоподии (аксоподии) тонкие, внутри них проходит осевая нить (аксонема) из микротрубочек. У многих Акантарий имеются сократимые фибриллы-мионемы, соединяющие кончики игл с внешним слоем цитоплазмы.

Размножаются бесполым (зооспорами) или половым способом. При половом размножении многоядерные клетки распадаются на одноядерные двужгутиковые гаметы с гаплоидным набором хромосом. Затем они сливаются попарно. Из зиготы развивается взрослая Акантария, содержащая до 100 и более ядер.

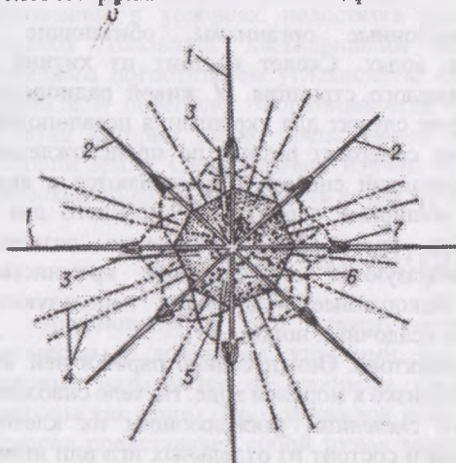


Рис. 28. Лучевик акантометра *Acanthometra elastic* (по Бюкли): 1-3-иголки, 4- псевдоподии, 5- внекапсулярная цитоплазма, 6- внутрикапсулярная цитоплазма и разбросанные в ней ядра.

В классе имеется около 150 видов. Распространены в тропических водах на глубине до 200 м и более. Питаются микроскопическими водорослями и простейшими.

Подтип Солнечники (*Heliozoa*)

Солнечники - большая полифилетическая группа, включающая хищных и всеядных амебоидных протистов. В группу *Heliozoa* принято включать сферических одноклеточных организмов с расходящимися от всего тела лучами-аксоподиями, снабжёнными стрекательными органеллами для ловли мелкой подвижной добычи (рис.29).

В отличие от радиолярий, солнечники лишены внутриклеточного минерального скелета и центральной капсулы. Занимая в экосистеме положение пассивного хищника, солнечники являются неотъемлемым звеном в пищевых цепях сообществ микробентоса и планктона. Солнечники - преимущественно пресноводная группа. В водоёмах населяют преимущественно приповерхностный слой донного осадка и заросли водных макрофитов.

Солнечники имеют достаточно крупный размер - до 1 мм. Они являются типичным компонентом микробентоса, как пресноводного, так и морского. Большинство солнечных представляют собой одиночные

свободноплавающие клетки. Однако некоторые виды способны формировать колонии из 5-6 клеток (иногда до 20), особи в которых соединены цитоплазматическими мостиками, или псевдоколонии, особи в которых окружены общим слизистым кожухом. У солнечников нередко наблюдаются так называемые агамные слияния. Слияния чаще происходят во время совместного переваривания несколькими клетками одной крупной добычи, но могут иметь место и при других обстоятельствах. Разделение клеток, слившихся в ходе «совместного переваривания», не сопровождается ядерными делениями или слияниями.

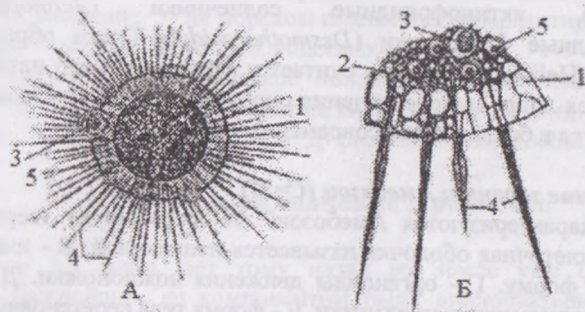


Рис. 29. Пресноводный солнечник *Actinospaerium eichhorni* (из Дофлайна). А - общий вид, Б - увеличенная часть тела: 1-эктоплазма, 2-эндоплазма, 3-пища, 4-аксоподии, 5-ядро.

Солнечники являются пассивными хищниками. Они питаются различными микроорганизмами, такими как бактерии, другие протисты, личинки беспозвоночных или сами мелкие беспозвоночные, такие как нематоды, коловратки или гастротрихи. Однако ведущую роль в их пищевом рационе играют диатомовые водоросли, инфузории и мелкие жгутиконосцы. Стрекательные органеллы, расположенные под мембраной аксоподии, играют ведущую роль в захвате добычи. Если аксоподия центрохелид касается вязкой добычи, она мгновенно иммобилизируется и прилипает к слизистому кожуху аксоподии, вызывая сокращение последней; формируется пучок из слившихся аксоподий, направляющихся к клеточному телу. В отличие от этого, выстреливание стрекательных органелл актинофридных солнечников лишь приклеивает добычу, которая продолжает двигаться, даже находясь в пищеварительной вакуоли. Пищеварительная вакуоль может сформироваться ещё и пучке аксоподий до достижения им плазматической мембраны. Медленно движущаяся добыча может быть поймана на одной аксоподией, которая начинает втягиваться по направлению к телу.

За время существования таксона Heliozoa его состав очень сильно варьировал. На настоящий момент слово «солнечник» используется в основном для обозначения определённого типа организации клетки. По мере накопления данных о морфологии солнечников, в том числе по

ультраструктуре клетки гетерогенность таксона *Heliozoa* становилась всё более и более очевидной. После применения молекулярно-филогенетических методов была окончательно доказана полифилетическая природа солнечников, которые оказались не родственны друг другу и образовали несколько независимых клад на эволюционном древе эукариотических организмов. Точное число независимых возникновений такого типа организаций клетки в эволюции пока неизвестно, так как молекулярно-филогенетические данные по целому ряду аберрантных представителей до сих пор отсутствуют. На настоящий момент достоверно показано существование трёх независимых линий: центрохелидные солнечники (*Centrohelea*), актинофриидные солнечники (*Actinophryida*) и десмоторацидные солнечники (*Desmothoracida*). Таким образом, таксон солнечники (*Heliozoa*) более не считается валидным и это название может употребляться лишь для обозначения определённого типа строения клетки, что признаётся в большинстве современных работ.

Домашние задания: Амебозои (С=57)

1. Чем характеризуются Амебозои? А- отсутствует твердая оболочка клетки. Б - клеточная оболочка называется пелликулой. В - клетка не имеет постоянную форму. Г - органоиды движения ложноножки. Д - органоиды движения ложноножки или жгутики. Е - форма тела веретеновидная.

2. Чем характеризуются амебы? А- тело без твердого покрова. Б- живут в пресной воде и почве. В- имеют многокамерную раковину. Г- живут в морях. Д- в жизненном цикле наблюдается чередование поколений. Е- большинство размножается бесполым путем.

3. Чем характеризуются фораминиферы? (смотрите задание 4)

4. Чем характеризуются Лучевики? А. имеют внутренний скелет. Б. пресноводные и морские формы. В- морские. Г- скелет внутрикапсулярный. Д- часто встречаются в болотистых почвах.

5. Составьте парные ответы из органоидов и их функций. А-цитоплазма. Б-ложноножки. В- пищеварительная вакуоль. Г-сократительная вакуоль. Д-ядро. Е клеточная мембрана: 1-пищеварение. 2-размножение. 3-регуляция осмотического давления и выделение, 4-перенос кислорода из воды в цитоплазму. 5- образование ложноножек. 6. захват пищи и движение.

6. Определите порядок бесполого размножения амебы начиная с первого деления: А- формируются две молодые амебы. Б- деление снова повторяется. В- клетка делится на две части. Г- клетки питаются и растут.

7. Изложите в порядке процессов, происходящих с амебой при наступлении неблагоприятных условий. А- в благоприятной среде циста лопается. Б- клетка округляется. В- циста распространяется ветром. Г- из цисты выходит амеба. Д- цитоплазма образует толстую оболочку. Е- жизнь амебы продолжается. Ж- формируется циста.

8. Составьте парные ответы из таксонов и соответствующим им признаков. А- фораминиферы. Б- лучевики. В- солнечники. Г- раковинные

амебы. Д- дизентерийная амеба: 1- ложноножки короткие и тупые. 2- тело внутри раковины из песка. 3- шаровидные, ложноножки отходят радиально. 4- тело внутри известковой раковины. 5- ложноножки отходят от эндоплазмы.

9. Составьте парные ответы из животных и соответствующих им признаков: А- дизентерийная амеба. Б- Лучевики. В - фораминиферы. Г- Кишечная амеба: 1- остатки образуют трепел. 2- остатки образуют известняк. 3- Питается бактериями. 4- Вызывает понос.

10. Составьте парные ответы из животных и их мест обитаний: А- дизентерийная амеба. Б- солнечники, В- лучевики. Г- фораминиферы. Д- Раковинные амебы: 1- обитают на морском дне и планктоне. 2- обитают в пресноводном планктоне. 3- на морском планктоне. 4- паразитирует на стенке толстой кишке. 5- обитает в пресных водоемах и болотах.

11. Определите систематическое положение обыкновенной амебы в порядке царство, подцарство, тип, подтип, класс, отряд, род, вид: А- Tubulinea. Б- Amoebozoa. В- Amoeba. Г- Protozoa. Д- proteus. Е- Euamoebida, Ж- Protista. З- Lobosa.

Филогения и значение Протистов

Примерно 3,5 млрд. лет тому назад на Земле уже существовали прокариоты. Важнейшим ее компонентом были цианобактерии - одни из наиболее сложно устроенных прокариот, обладающие способностью к фотосинтезу. С появлением фотосинтеза в группе цианобактерий связано накопление в атмосфере кислорода. Одноклеточные - примитивные эукариоты, произошли от прокариот, когда еще в атмосфере не было свободного кислорода. Это подтверждают ископаемые остатки их жизнедеятельности и способность прокариот существовать в бескислородной среде.

Имеются сукцессивная и эндосимбиотическая гипотезы происхождения эукариот. По первой гипотезе мембранные органоиды клетки (ядро, митохондрии, пластиды, аппарат Гольджи) возникли из мембраны клетки прокариот.

По второй симбиотической гипотезе в эволюции эукариотов большую роль сыграл симбиоз различных прокариот. Митохондрии и хлоропласты могли развиваться из симбиотических бактерий, живших в клетке хозяина.

Первые ископаемые эукариоты датируются возрастом примерно в 1,5 млрд лет. Их предками, по-видимому, были гетеротрофные прокариоты. Первым шагом на пути становления эукариотной организации должна была стать утрата жесткой клеточной стенки. Это позволило перейти к питанию посредством пино- и фагоцитоза, что кардинальным образом изменило способности организма по части использования источников питания. Симбиоз с бактерией, обладающей способностью к аэробному расщеплению простых органических соединений, давал протоэукариотной клетке несомненный энергетический выигрыш, поскольку аэробный метаболизм в энергетическом плане намного выгоднее анаэробного. Постепенно симбионт превратился в клеточную органеллу - митохондрию. Хлоропласты формировались сходным

способом, но симбионтом в этом случае были обладающие способностью к фотосинтезу цианобактерии.

Эукариотическая клетка формировалась в середине протерозоя на основе совершенствования организации прокариот. Митохондрии и хлоропласты были приобретены в результате симбиоза древних эукариот с бактериями.

А.Н.Опарин и другие ученые рассматривают в качестве первичной группы амёбовых. Примитивными признаками их считают отсутствие оболочки, непостоянство формы тела, наличие псевдоподий и гетеротрофное питание, что соответствует принципам теории происхождения жизни на Земле Опарина. Согласно этой теории, первые существа произошли от коацерватов, похожих на амёб. Однако, имеются доказательства вторичной упрощенности амёбоидных. Обнаружение в цитоплазме некоторых амёб остатки кинетосом в цитоплазме свидетельствует о возможной редукции жгутиков у взрослых простейших. Кроме того, имеются формы, имеющие псевдоподиями и жгутиками одновременно.

В настоящее время известно, что во многих группах зеленых жгутиконосцев наблюдается утрата автотрофности и переход к гетеротрофности. Возможно, разнообразие способов питания у жгутиковых явилось основой для их дивергенции на автотрофов и гетеротрофов. Эти данные подтверждают гипотезу Пашера о том, что предками простейших были древние жгутиковые с разнообразными способами питания и со жгутиками примитивного строения. От этих предковых форм могли развиваться другие таксоны одноклеточных.

Споровики *Apicomplexa* и инфузории имеют родство с жгутиковыми. В связи с паразитизмом у споровиков упростилось строение, но усложнилось жизненный цикл, что подтверждается наличием жгутиковых гамет и зиготическая редукция хромосом. У инфузорий происходит полимеризация органелл и возникает половой процесс - *конъюгация*. Паразитические простейшие (*Apicomplexa*) видимо, возникли после появления высших многоклеточных животных. Для выяснения наиболее примитивной группы среди простейших, которую можно было бы сопоставить с предками, следует обратиться к свободноживущим формам. Однако, по сложности строения определение наиболее древней группы эукариот невозможно.

Первичное расхождения эукариот связывали с присутствием в клетке митохондрий и группы протистов, не имеющих типичных митохондрий, считали «ранней ветвью» эукариот. Однако в течение первого десятилетия XXI века у всех современных эукариот были открыты митохондрии подобные органоиды. Некоторые авторы, принимая во внимание небольшие геномы и высокую скорость эволюции, характерную для тех групп протист, которые раньше считались рано отделившимися (архезоями), и их паразитический образ жизни, считают, что большинство, а может быть, и все они произошли от более сложных предковых форм путем редуктивной эволюции. Таким образом, нет оснований считать какую-либо группу эукариот примитивными, пресимбиотическими архезоями.

III ГЛАВА

ЦАРСТВО ЖИВОТНЫЕ (ANIMALIA)

Общие сведения о животных

Классическими признаками животных считаются: гетеротрофность (питаются готовыми органическими соединениями) и способность активно перемещаться. Впрочем, существует немало животных, ведущих оседлый образ жизни, а гетеротрофность свойственна грибам и некоторым растениям-паразитам. Русское слово «животное» образовано от «живота», в прошлом означавшего «жизнь, имущество».

В настоящее время описано более 1,6 млн видов животных, включая более 133 тыс. ископаемых видов (Zhang, 2013), большинство из которых составляют членистоногие (более 1,3 млн видов, 78 %), моллюски (более 118 тыс. видов) и позвоночные (более 42 тыс. видов).

Многоклеточный организм животных обладает более высоким уровнем организации, поскольку клетки их специализируются на выполнении различных функций, что отражается и в их строении. Клетки многоклеточных утратили способность к самостоятельному существованию и воспроизведению себе подобных. У них деление отдельной клетки приводит к росту многоклеточного организма, но не к его размножению. Онтогенез многоклеточных характеризуется процессом дробления оплодотворенной яйцеклетки на множество клеток-бластомеров, из которых в дальнейшем у многоклеточных формируется организм с дифференцированными тканями и органами. Многоклеточные организмы, как правило, крупнее одноклеточных. Увеличение размеров тела по отношению к их поверхности способствовало усложнению и совершенствованию процессов обмена, формированию внутренней среды и, в конечном итоге, обеспечило им высокую устойчивость к воздействиям окружающей среды (гомеостаз).

Важную роль в регуляции внутриклеточного обмена у многоклеточных играет компартментализация, т. е. разграничение метаболизма в разных пространственно разграниченных мембраной участках (компартаментах) клетки. Избирательная проницаемость мембран определяет судьбу ряда метаболитов. Скорость трансмембранного переноса веществ, их взаимодействие с мембраной служат сигналом для изменения состояния клетки, направленности в ней метаболических путей. Таким образом, многоклеточные обладают рядом преимуществ в организации по сравнению с одноклеточными и представляют собой качественный скачок в процессе эволюции. Дифференцировка клеток у многоклеточных приводит к формированию (кроме губок и кишечнополостных) тканей и органов.

Для животных характерны оогамия, тканевое строение, наличие двух или трех зародышевых листков, стадий бластулы и гастрюлы в зародышевом развитии. У большинства животных имеются мышцы и нервы. Возможно, что

способом, но симбионтом в этом случае были обладающие способностью к фотосинтезу цианобактерии.

Эукариотическая клетка формировалась в середине протерозоя на основе совершенствования организации прокариот. Митохондрии и хлоропласты были приобретены в результате симбиоза древних эукариот с бактериями.

А.Н.Опарин и другие ученые рассматривают в качестве первичной группы амёбовых. Примитивными признаками их считают отсутствие оболочки, непостоянство формы тела, наличие псевдоподий и гетеротрофное питание, что соответствует принципам теории происхождения жизни на Земле Опарина. Согласно этой теории, первые существа произошли от коацерватов, похожих на амёб. Однако, имеются доказательства вторичной упрощенности амёбоидных. Обнаружение в цитоплазме некоторых амёб остатки кинетосом в цитоплазме свидетельствует о возможной редукции жгутиков у взрослых простейших. Кроме того, имеются формы, имеющие псевдоподиями и жгутиками одновременно.

В настоящее время известно, что во многих группах зеленых жгутиконосцев наблюдается утрата автотрофности и переход к гетеротрофности. Возможно, разнообразие способов питания у жгутиковых явилось основой для их дивергенции на автотрофов и гетеротрофов. Эти данные подтверждают гипотезу Пашера о том, что предками простейших были древние жгутиковые с разнообразными способами питания и со жгутиками примитивного строения. От этих предковых форм могли развиваться другие таксоны одноклеточных.

Споровики *Apicomplexa* и инфузории имеют родство с жгутиковыми. В связи с паразитизмом у споровиков упростилось строение, но усложнилось жизненный цикл, что подтверждается наличием жгутиковых гамет и зиготическая редукция хромосом. У инфузорий происходит полимеризация органелл и возникает половой процесс - *конъюгация*. Паразитические простейшие (*Apicomplexa*) видимо, возникли после появления высших многоклеточных животных. Для выяснения наиболее примитивной группы среди простейших, которую можно было бы сопоставить с предками, следует обратиться к свободноживущим формам. Однако, по сложности строения определение наиболее древней группы эукариот невозможно.

Первичное расхождения эукариот связывали с присутствием в клетке митохондрий и группы протистов, не имеющих типичных митохондрий, считали «ранней ветвью» эукариот. Однако в течение первого десятилетия XXI века у всех современных эукариот были открыты митохондрии подобные органоиды. Некоторые авторы, принимая во внимание небольшие геномы и высокую скорость эволюции, характерную для тех групп протист, которые раньше считались рано отделившимися (архезоями), и их паразитический образ жизни, считают, что большинство, а может быть, и все они произошли от более сложных предковых форм путем редуктивной эволюции. Таким образом, нет оснований считать какую-либо группу эукариот примитивными, пресимбиотическими архезоями.

III ГЛАВА

ЦАРСТВО ЖИВОТНЫЕ (ANIMALIA)

Общие сведения о животных

Классическими признаками животных считаются: гетеротрофность (питание готовыми органическими соединениями) и способность активно перемещаться. Впрочем, существует немало животных, ведущих неподвижный образ жизни, а гетеротрофность свойственна грибам и некоторым растениям-паразитам. Русское слово «животное» образовано от «живота», в прошлом означавшего «жизнь, имущество».

В настоящее время описано более 1,6 млн видов животных, включая более 133 тыс. ископаемых видов (Zhang, 2013), большинство из которых составляют членистоногие (более 1,3 млн видов, 78 %), моллюски (более 118 тыс. видов) и позвоночные (более 42 тыс. видов).

Многоклеточный организм животных обладает более высоким уровнем организации, поскольку клетки их специализируются на выполнении различных функций, что отражается и в их строении. Клетки многоклеточных утратили способность к самостоятельному существованию и воспроизведению себе подобных. У них деление отдельной клетки приводит к росту многоклеточного организма, но не к его размножению. Онтогенез многоклеточных характеризуется процессом дробления оплодотворенной яйцеклетки на множество клеток-бластомеров, из которых в дальнейшем у животных многоклеточных формируется организм с дифференцированными тканями и органами. Многоклеточные организмы, как правило, крупнее одноклеточных. Увеличение размеров тела по отношению к их поверхности способствовало усложнению и совершенствованию процессов обмена, формированию внутренней среды и, в конечном итоге, обеспечило им большую устойчивость к воздействиям окружающей среды (гомеостаз).

Важную роль в регуляции внутриклеточного обмена у многоклеточных играет компартментализация, т. е. разграничение метаболизма в разных пространственно разграниченных мембраной участках (компартаментах) клеток. Избирательная проницаемость мембран определяет судьбу ряда метаболитов. Скорость трансмембранного переноса веществ, их взаимодействие с мембраной служат сигналом для изменения состояния клеток, направленности в ней метаболических путей. Таким образом, многоклеточные обладают рядом преимуществ в организации по сравнению с одноклеточными и представляют собой качественный скачок в процессе эволюции. Дифференцировка клеток у многоклеточных приводит к формированию (кроме губок и кишечнополостных) тканей и органов.

Для животных характерны оогамия, тканевое строение, наличие двух или трех зародышевых листков, стадий бластулы и гастролы в зародышевом развитии. У большинства животных имеются мышцы и нервы. Возможно, что

Пластинчатые, Мезозои, Книдоспоридии лишились их вторично. Животные - подвижные гетеротрофные организмы. Их тело состоит из большого числа клеток, разнообразных по строению и функциям, утративших свою самостоятельность, поскольку они составляют единый, целостный организм. Для них характерно индивидуальное развитие (онтогенез), начинающееся, за исключением вегетативного размножения, с деления одной клетки - зиготы.

Тело животных поляризовано, т.е. передний конец тела различается от заднего конца. Через этих концов можно проводить воображимую (продольную) ось тела. Как полагают, образование колоний одноклеточными эукариотами, являлось первым крупным эволюционным шагом в сторону настоящих многоклеточных растений и животных. Многоклеточность привела к радиации и расцвету животного мира, что обусловлено большим преимуществом многоклеточности по сравнению с одноклеточным строением.

Классификация. Раньше разделяли на два подцарства: одноклеточные (Protozoa) и многоклеточные - (Metazoa). Теперь название «животные» в таксономическом смысле закрепилось за многоклеточными. В таком смысле понятия «животные» (Animalia) и «многоклеточные» (Metazoa) становятся синонимами. По сложности организации различают Низшие и Высшие животные. Низшие животные отличаются от высших отсутствием дифференциации клеток, настоящих зародышевых листков (эктодермы, энтодермы и мезодермы), нервной и мышечной системы, первичным отсутствием рта и кишечника. К ним относятся тип Губки (Spongia). Иногда к ним причисляют и Пластинчатых (Placozoa). У Низших многоклеточных имеются двигательные клетки со жгутиками (кинобласты) и пищеварительные (фагоцитарные) клетки - фагоцитобласты. Пищеварение происходит внутри клеток. Их клетки легко взаимопревращаются. Все остальные типы животных являются настоящими многоклеточными животными.

В приведённой классификации животных насчитывается 32 типа современных животных

Подцарство Низшие животные (Prometazoa)

Тип Губки (Porifera или Spongia)

Тип Пластинчатые (Placozoa)

Подцарство Настоящие многоклеточные (Eumetazoa)

Радиаально симметричные

Тип Гребневики (Ctenophora)

Тип Стрекающие (Cnidaria)

Двусторонне-симметричные (Bilateria)

Тип Xenacoelomorpha

Первичноротые (Protostomia)

Тип Щетинкочелюстные (Chaetognatha)

Тип Дициемиды (Dicyemida)

Тип Ортоктектиды (Orthonectida)

Тип Плоские черви (Plathelminthes)

- Тип Брюхоресничные черви (Gastrotricha)
- Тип Гнатостомулиды
- Тип Micrognathozoa
- Тип Скребни или акантоцефалы (Acanthocephala)
- Тип Коловратки (Rotatoria или Rotifera)
- Тип Внутрипорошицевые (Entoprocta)
- Тип Циклиофоры (Cycliophora)
- Тип Мшанки (Bryozoa или Ectoprocta)
- Тип Форониды (Phoronida)
- Тип Плеченогие или брахиоподы (Brachiopoda)
- Тип Немертины (Nemertina или Nemertini)
- Тип Сипункулиды (Sipuncula)
- Тип Кольчатые черви, или кольцецы (Annelida)
- Тип Моллюски или мягкотелые (Mollusca)
- Тип Scalidophora
- Тип Нематоды или круглые черви (Nematoda)
- Тип Волосатики (Nematomorpha или Gordiacea)
- Тип Тихоходки (Tardigrada)
- Тип Онихофоры или первичнотрахейные (Onychophora)
- Тип Членистоногие (Arthropoda)
- Вторичноротые (Deuterostomia)
 - Тип Иголкожие (Echinodermata)
 - Тип Полухордовые (Hemichordata)
 - Тип Хордовые (Chordata).

Питание. Животные — *гетеротрофы*, питающиеся готовыми органическими веществами, содержащие углеводы, белки, жиры и другие соединения. Молекулы этих веществ не растворимы в воде и не проходят через клеточную мембрану. По этому эти вещества в организме под действием ферментов предварительно расщепляются на более простые молекулы и затем всасываются кишечником. Этот процесс называется пищеварением. Усвоенные вещества поступают в клетки. Из них в клетках синтезируются органические молекулы, свойственные животным. Пищеварительные органы выделяют пищеварительные ферменты на пищу; расщепляют и высасывают пищу; удаляют не переваренных остатков. У низших животных, так же как и у одноклеточных пищеварение происходит внутри клеток.

Животные отличаются по способу питания. Животные, питающиеся растениями, называется фитофагами. *Фитофаги*, причиняющие ущерб посевам, пищевым и промышленным продуктам называется вредителями. Животные, питающиеся за счет других животных, называют зоофагами. *Зоофаги* так же делятся на хищные и паразиты. Хищные животные сразу убивают свою жертву. Паразиты используют других животных в течение всей жизни. Животных, питающие органическими остатками, называют сапрофагами. *Сапрофаги* делятся на *копрофагов* - потребители экскрементов животных и *некрофагов* - потребители трупов животных.

Пищеварение сложный процесс, при котором происходит химическая, и механическая обработка пищи, переваривание и её усвоение клетками. В ходе пищеварения с помощью пищеварительных ферментов происходит превращение органических макромолекул пищи в более мелкие молекулы, в частности, расщепление биополимеров пищи на мономеры. Расщепление крупных частиц пищи на более мелкие необходимо для ее транспорта внутри цитоплазмы клеток через клеточную мембрану, для последующего синтеза из мономеров специфических для данного вида биомолекул и для всасывания сквозь стенки желудочно-кишечного тракта в транспортную систему (кровь, лимфу). Различают внеклеточное, внутриклеточное, полостное, внекишечное и пристеночное пищеварения.

Внеклеточное пищеварение характерно для гетеротрофных организмов, имеющие клеточную стенку (бактерии, археи, грибы, некоторые животные, хищные растения). При этом способе пищеварения пищеварительные ферменты секретируются во внешнюю среду или на клеточной стенке. Переваривание пищи происходит вне клетки, образовавшиеся мономеры всасываются с помощью белков-транспортёров клеточной мембраны.

Внутриклеточное пищеварение тесно связано с эндоцитозом и характерно для большинства животных. При этом пищеварительные ферменты поступают в лизосомы, а пищеварение происходит во вторичных эндосомах. Внутриклеточное пищеварение характерно для многих простейших. Поглощая маленькие частички пищи, они окружают их полой оболочкой мембраной, образуя, таким образом, пищеварительные вакуоли, и задерживающие эти частицы в цитоплазме. Внутриклеточное переваривание пищи происходит в самой пищеварительной вакуоли или в лизосомах клеток. Такое обособление органелл клетки предотвращает ее самопереваривание.

Похожий на фагоцитоз тип захвата пищи происходит и в организме животных. У кишечнополостных и ряда других беспозвоночных животных клетки могут покидать стенку пищеварительной полости и включиться в ее содержимое. Там захватив питательные частицы, возвращаются в состав тканей стенки тела. Эти блуждающие клетки очень похожи на обычных простейших - амёб, которые также постоянно меняют форму своего тела, образуя ложноножки. За это эти клетки называют амёбоцитами. Они циркулируют в крови и тканевой жидкости, передвигаясь по межклеточным промежуткам, захватывая по пути такие инородные тела, как бактерии. Их называют фагоцитами. К ним относятся лейкоциты, которые являются частью защитной системы организма.

Внутрикишечное (полостное) пищеварение характерно для животных, имеющих желудочно-кишечный тракт, и происходит в полости кишечника. Внекишечное пищеварение характерно для некоторых животных, которые обладают кишечником, но вводят пищеварительные ферменты в тело добычи, всасывая затем полупереваренную пищу (пауки и личинки жуков-плавунцов). У большинства животных внутрикишечное пищеварение сочетается с внутриклеточным. Только внутриклеточное пищеварение присутствует у

губок. Преимущественно внутрикишечное пищеварение характерно для ресничных, нематод и позвоночных. У некоторых животных кишечник отсутствует (губки, плакозои, книдоспоридии, дициемиды и ортоктеиды, погонофоры, ленточные черви, спороцисты трематод, взрослые стадии карциноловых раков и другие). Такие животные используют внутриклеточное пищеварение (губки, плакозои), внекишечное наружное или пристеночное пищеварение (плакозои, ленточные черви) или питаются за счет симбионтов, которых могут переваривать внутриклеточно (погонофоры, некоторые двусторчатые моллюски).

Пристеночное пищеварение происходит в слое слизи между эпителиоцитами тонкого кишечника и непосредственно на их поверхности (в гастронектисе) у позвоночных и некоторых других животных.

У части животных (книдарии, немертодерматиды, ксенотурбеллиды и многие плоские черви) кишечник слепо замкнут (в него ведет только ротовое отверстие). При этом часто развита мускулистая глотка, у турбеллярий в нее открываются глоточные железы, выделяющие пищеварительные ферменты.

У большинства животных пищеварительный тракт сквозной. В нем выделяют переднюю, среднюю и заднюю кишку. Передняя и задняя кишка развиваются из эктодермы, средняя - из энтодермы. Часто пищеварительный тракт подразделяется на функциональные отделы - ротовую полость, глотку, пищевод, желудок и кишечник. В пищеварении у моллюсков и большинства членистоногих участвуют пищеварительные железы - гепатопанкреас, протоки которого открываются в желудок, и часто также слюнные железы. У членистоногих в передней кишке (желудке) имеются пищеварительные образования, служащие для перетирания твердой пищи. Ротовой аппарат образован видоизмененными конечностями.

Обмен веществ. При питании и дыхании в организме животного поступают питательные вещества, вода и кислород. В результате биохимических реакций в клетках из этих веществ синтезируются новые вещества, необходимые для организма животных. А в результате распада органических веществ в клетках освобождается энергия, углекислый газ и азотистые соединения. Энергия расходуется в жизнедеятельности животных, углекислый газ и азотистые соединения, как ненужные продукты обмена веществ удаляются из клетки.

В обмене веществ низших животных основное значение имеет диффузия через покровы тела. Дальнейшее усложнение строения и увеличение размеров тела животных приводит к появлению органов, выполняющих функции транспорта веществ в организме. Этот процесс у кишечнополостных осуществляется полостью тела; у плоских, круглых и кольчатых червей, членистоногих и высших животных - пищеварительная система, полостная полость и кровь. В обмене веществ важную роль играет кровеносная система.

Домашние задания. Общие сведения о многоклеточных (С=72).

1. Чем отличается клетка животных от других клеток? А- крупная. Б- покров тонкий. В- содержит миофибрилл. Г- многоядерный. Д- ядро с двойной мембраной. Е- может иметь нервные волокна. Ж - имеет центросому. З- имеет митохондрий.

2. Составьте парные ответы из тканей животных и их функций: А- соединительный. Б- эпителий. В- мышечный. Г- нервный: 1-защита, секреторный. 2- сокращение. 3- регуляция работ органов. 4-транспорт, опора, внутренняя среда.

3. Какие животные имеют радиальной симметрии тела? А - солнечники. Б- Гидроидные. В- Плоские черви. Г- Иглокожие. Д- Членистоногие. Е - Гребневики. Ж-первичноводные, пассивно двигающие, З- активно двигающие водные и наземные.

4. Какие животные имеют билатеральной симметрии тела (смотрите задание 3).

5. Составьте парные ответы из органов и их функций: А- трахеи. Б- кровь. В- мальпигиевы сосуды. Г- скелет и мышцы. Д- нервная система. Е- гонады: 1- двигательная и опорная. 2- выделение. 3- дыхание. 4- транспорт. 5- формирование половых клеток. 6- чувство, регуляция работы органов.

6. Составьте парные ответы из следующих понятий и соответствующих им содержаний. А - симметрия, Б- ось симметрии, В- центр симметрии. Г- плоскость симметрии: 1- плоскость, проходящая через ось симметрии и рассекающая тело на зеркальные части, 2- расположение схожих частей тела животного вокруг центра симметрии, 3- точка, вокруг которой вращается тело. 4- условная линия, проходящая через тела животных и делящего его на одинаковые части.

7. Укажите черты радиальной симметрии: А- одинаковые части тела и органов расположены по радиусам, Б- одна плоскость разделяет тело на две равные половины, В- различается левая и правая половины, передний и задний концы тела, Г- тело одинаковое со всех сторон, Д-характерно для подвижным животным, Е- характерно планктонным и прикрепленным животным.

8. Укажите характерных черты билатеральной симметрии (см. задание 5)

9.. Составьте парные ответы из группы животные и соответствующих им обмен и транспорта веществ: А- Одноклеточные, низшие многоклеточные. Б- круглые черви, многоклеточные. В- кольчатые черви. Г-членистоногие: 1- полость тела, 2- пищеварительная система и полостная жидкость, 3- диффузия через покровы тела, 4- пищеварительная система и покров тела.

10. Составьте парные ответы из типов питания и их содержаний: А - фитофаги. Б- некрофаги. В - сапрофаги. Г - копрофаги. Д-паразиты. Е- вредители. Ж-хищники. З-зоофаги: 1-Потребители экскрементов. 2- Потребители гниющих остатков. 3- всю жизнь питаются за счет животных. 4- питаются за счет других животных. 5- причиняют ущерб растениям. 6- Питаются растениями. 7- Мертвоеды. 8-сразу съедают свою жертву.

11. Составьте парные ответы из групп животных и соответствующих им отделительных органов. А- Плоские черви. Б- Одноклеточные. В- морские и паразитические одноклеточные. Г- Кольчатые черви. Д- Насекомые. Е - типичные позвоночные: 1- протонефридии, 2- почки, 3- мальпигиевые сосуды. 4- отсутствует. 5- сократительные вакуоли, 6- метанефридии.

12. Составьте парные ответы из групп животных и соответствующих им органов движений. А- Одноклеточные. Б- Плоские черви. В- Кишечнополостные. Г- паразитические черви. Д- Многощетинковые кольчатые черви. Е - Малощетинковые черви, Ж- Членистоногие, Е- одноклеточные животные: 1- пароподии, 2- передвигаются сокращением мышц тела, 3- большинство неподвижные. 4- реснички, жгутики, ложноножки. 5- реснички. 6-парные конечности. 7-органы движения отсутствует.

13. Составьте парные ответы из групп животных и соответствующих им нервной системы. А- Одноклеточные. Б- Низшие многоклеточные. В- Плоские черви. Г- Кольчатые черви. Д- Членистоногие. Е- позвоночные. Ж- Моллюски: 1- надглоточный ганглий и брюшная нервная цепочка. 2- головной мозг и брюшная нервная цепочка. 3-отсутствует. 4-нервные клетки разбросаны. 5- нервные ганглии разбросаны. 6-головной и спинной мозг. 7- продольные и поперечные нервные стволы.

Размножение и развитие многоклеточных

Бесполое размножение. Животные размножаются половым и бесполом способом. Бесполое размножение связано с наличием слабо дифференцированных клеток, способных образовать всех тканей и органов организма. Бесполое размножение свойственно относительно низкоорганизованным беспозвоночным животным и происходит двумя путями: делением и почкованием. Путем деления размножаются одноклеточные организмы. При этом различают простое деление клетки на две части и множественное деление, или шизогония - деление клетки на множество частей. При этом из каждой части формируется самостоятельный организм.

Почкование встречается у примитивных многоклеточных животных. Оно начинается появлением маленького бугорка на материнском организме. Из бугорка вырастают почки, а из почки - новый организм. Если новый организм не отделяется от материнского организма, то формируется колония. Плоские и кольчатые черви могут размножаться поперечным почкованием. При этом материнское тело распадается на множество поперечные части. Эти почки не отделяются от материнского организма и образуют временную колонию. В дальнейшем почки могут отделиться и сформировать самостоятельный организм.

Половое размножение. Половое размножение состоит из образования гаплоидных мужских и женских половых клеток - сперматозоидов и яйцеклеток, их оплодотворения с образованием зиготы. Половые клетки

созревают в половых органах - гонадах. Мужские клетки мелкие, но очень подвижны и снабжены одним или двумя жгутиками. Женские клетки сравнительно крупные, но не подвижны, содержат все необходимые для развития эмбриона питательные элементы. Оплодотворение состоит из проникновения семенной клетки в яйцеклетку, слияния их цитоплазмы и ядер и образования из двух гаплоидных клеток одной новой клетки - зиготы с диплоидным набором хромосом. Из зиготы в результате эмбрионального развития развивается новый организм. Половые клетки, образующие в разных организмах, различаются по генному набору. Поэтому, зигота по сравнению с родительскими организмами имеет другой набор генов. Это повышает выживаемость организма.

Многие животные раздельнополые, у них имеются мужские и женские особи. Такие организмы обычно подвижны и у них разные полы легко находят друг друга. У малоподвижных животных затрудняется нахождение особей другого пола. И у них развивается двуполость, т.е. гермафродитизм. Гермафродитный организм при необходимых случаях может оплодотворить самого себя. Однако такие случаи очень редки в природе. Обычно наблюдается оплодотворение двух гермафродитных особей друг друга.

Оплодотворение яйцеклетки во внешней среде называется наружным оплодотворением. Оплодотворение яйцеклетки в половых путях самки называется внутренним оплодотворением. Наружное оплодотворение происходит в водной среде и свойственно только первично водным животным. У наземных животных и у животных, вторично перешедших в водную среду свойственно внутреннее оплодотворение яйцеклетки. При наружном оплодотворении животные откладывают очень много яиц, но их большая часть гибнет во внешней среде. Животные с внутренним оплодотворением отличаются сложным строением половых органов.

Среди беспозвоночных имеются виды, размножающихся без оплодотворения, т.е. путем партеногенеза. При благоприятных условиях партеногенез создает возможность очень быстрого увеличения численности особей вида за короткое время. Некоторые беспозвоночные состоят только из партеногенетических самок. В природе партеногенетическое поколение обычно сменяется двуполым поколением.

Онтогенез. Развитие оплодотворенной или партеногенетической яйцеклетки до взрослого организма вплоть до смерти называется онтогенезом или индивидуальным развитием. Онтогенез состоит из эмбрионального и постэмбрионального развития. Эмбриональное развитие яйцекладущих животных завершается с выходом эмбриона из яйца; у живородящих животных - с рождением детеныша. Постэмбриональное развитие животных протекает двумя путями. У хордовых и некоторых беспозвоночных животных (пресноводные гидроидные полипы и брюхоногие моллюски, ракообразные, малощетинковые черви, нематоды, многие паукообразные) эмбрион развивается в организм, сходный с взрослым животным. Такой тип развития называется развитие без превращения, или прямое развитие. У других

животных (морские кишечнополостные, многощетинковые черви, ракообразные, двусторчатые и морские брюхоногие моллюски, многие насекомые, иглокожие) в результате эмбрионального развития появляется молодой организм, отличающийся от взрослого животного по строению и образу жизни. В период постэмбрионального развития такой организм приобретает черты, свойственные взрослым животным. Такой тип развития называется развитие с превращением или метаморфозом.

Филогенез (от греч. *phylon* - род, племя и *genēs*-происхождение)-процесс развития органического мира в целом или отдельных его форм с момента возникновения жизни. Термин предложен немецким эволюционистом Э.Геккелем (1866). Позднее термин получил более широкую трактовку. Можно говорить о филогенезе признаков: отдельных органов тканей, биохимических процессов, биологических молекул и таксонов от видов до царств. Цель филогенетических исследований - реконструкция прохождения последовательных эволюционных преобразований изучаемых структур и таксонов.

Филогенез-эволюция в прошлом, его невозможно непосредственно наблюдать, а филогенетическую реконструкцию невозможно проверить при помощи эксперимента. Поэтому их можно только уточнять и исправлять по мере накопления новых данных. Процесс филогенеза и его закономерности изучает филогенетика. Основной задачей изучения филогеники является реконструкция эволюционных преобразований организмов и их таксонов, установление на этой основе их происхождения и родственных связей между таксонами, к которым относятся изученные организмы. Для этой цели Э.Геккель разработал метод «тройного параллелизма», позволяющий путём сопоставления данных трёх наук – морфологии, эмбриологии и палеонтологии – восстановить ход исторического развития изучаемой систематической группы. Казалось бы, филогенез можно проследить, пользуясь данными палеонтологии, непосредственно выстраивая ряды организмов от предков к потомкам. Но палеонтологическая летопись очень неполна, так как число известных ископаемых видов составляет не более 3% от биоразнообразия, существовавшего в течение 3,5 миллиардов лет истории биосферы Земли (рис.30). Сведения о вымерших формах жизни представлены очень неравномерно для разных организмов.

Остатки крупных организмов сохраняются лучше, чем мелких. Поэтому, например, динозавры изучены несравненно лучше, чем современные млекопитающие. Твердые ткани (кости, панцири, раковины) окаменевают и сохраняются лучше, чем мягкие ткани, отпечатки которых находят крайне редко. Это резко ограничивает количество признаков, доступных для сравнения вымерших форм между собой и ныне живущими организмами. Сравнивая только обломки костей или раковины, невозможно найти для каждой новой палеонтологической находки надлежащее ее место в филогенетической реконструкции. Так же чрезвычайно редки находки, которые можно считать переходными между вымершими и ныне

2. Гипотеза «плакулы» О.Бючли (1884). Согласно этой гипотезы предком была пластинчатая колония одноклеточных животных. Путем расщепления пластинки на два слоя возникает плакула, а гастрема образуется путем прогибания двухслойной пластинки.

3. Гипотеза «фагоцителлы» И.И.Мечникова (1882). Многоклеточные возникли из колониальных жгутиконосцев. Образование внутреннего пласта происходило вследствие вползания отдельных клеток стенки колонии в ее внутреннюю полость, что связан с внутриклеточным пищеварением. Этот организм напоминает паренхимулу губок.

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

5. А.В.Иванов (1967) за основу принимает гипотезу фагоцителлы (рис.32). Предком многоклеточных является колония воротничковых жгутиконосцев с голозойным способом питания. Моделью фагоцителлы является трихоплакс. Фагоцителла дала начало двум типам: губкам и пластинчатым животным.

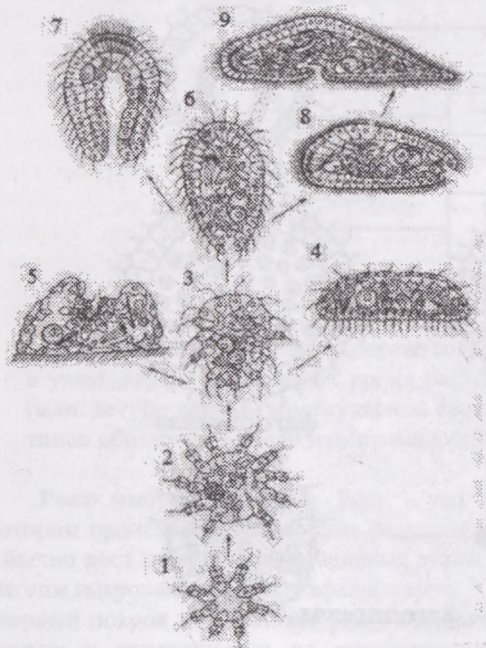


Рис. 32. Происхождение низших многоклеточных (по Иванову):

1- колония воротничковых жгутиконосцев типа *Sphaeroeca* с монотомическим размножением, 2- колония воротничковых жгутиконосцев типа *Proterospongia* с палинтомическим размножением и половым процессом, 3-ранняя фагоцителла без рта, 4-пластинчатые (*Placozoa*) без рта, 5 - губки (*Spongia*) без рта и кишечника, 6-поздняя фагоцителла со ртом, 7- первичные кишечнополостные типа гастрей (двухслойные со ртом), 8- первичные турбеллярии (тип *Plathelminthes*) – паренхиматозные со ртом, смещенным к брюшной стороне, трехслойные, 9- бескишечные турбеллярии с дальнейшей дифференциацией клеток и смещением рта на брюшную сторону.

6. Полиэнергидная гипотеза «целлюляризации» И.Хаджи. По этой гипотезе многоклеточные животные возникли из одноклеточных полиэнергидных (многоядерных) животных (типа инфузорий) путем образования клеточных границ вокруг ядер и прилегающих к ним участков цитоплазмы.

Процветание группы многоклеточных животных связан с усложнением их строения и физиологических функций. Так, увеличение размеров тела привело к развитию пищеварительного канала, что позволило им питаться крупным пищевым материалом, поставляющим большое количество энергии для осуществления всех процессов жизнедеятельности. Развившиеся мышечная и скелетная системы обеспечили передвижение организмов, поддержание определенной формы тела, защиту и опору для органов. Способность к активному передвижению позволила животным осуществлять поиск пищи, находить укрытия и расселяться. С увеличением размеров тела животных возникла необходимость в появлении внутри транспортных циркуляторных систем, доставляющих удаленным от поверхности тела тканям и органам питательные вещества, кислород, а также удаляющих конечные продукты обмена веществ. Укрупнение размеров особей, которая позволяет более успешно противостоять хищникам, а также поглощать и переваривать более крупную жертву. Однако условия для массового появления многоклеточных появились только тогда, когда уровень кислорода в атмосфере достиг величины, позволяющей покрывать увеличивающиеся энергетические расходы на поддержание многоклеточности.

Домашние задания. Размножение и развитие животных (С=45).

1. Чем характеризуется бесполое размножение? А – не участвуют половые клетки. Б- участвуют мужские и женские гаметы. В- происходит путем митоза. Г- происходит путем деления клеток на две части. Д- у одноклеточных участвуют микрогаметы и макрогаметы. Е- завершается образованием зигота. Ж- характерно для простейших и низших многоклеточных. З- характерно для большинства низших и почти всем высокоорганизованных животным.

2. Чем характеризуется половое размножение? (см. задание 1)

1. Составьте парные ответы из терминов и их значений. А- гермафродитизм. Б- партеногенез. В- оплодотворение. Г- шизогония. Д- зигота. Е- гонада: 1- половая железа, 2- бесполое размножение путем амитоза, 3-обоеполость, 4-слияние мужской половой клетки с женской, 5- оплодотворенная яйцеклетка. 6- половое размножение без оплодотворения.

4. Составьте парные ответы из терминов и их значений. А-биоценоз, Б- биотоп, В- стенотоп, Г- эвритоп, Д- экологическая ниша: 1- организмы широко приспособленные к условиям обитания, 2- место обитания вида с определенными условиями, 3- сообщество взаимосвязанных живых

организмов, 4-организмы приспособленные к определенным условиям. 5- среда с однотипными условиями существования.

5. Составьте парные ответы из терминов и их содержаний. А-онтогенез, Б-эмбрион, В- жизненная форма, Г-гамета, Д-микрогамета, Е- эмбриональное развитие: 1- развитие в утробе матери или в яйцеклетке, 2- мужская гамета, 3- зародыш, 4- индивидуальное развитие, 5- внешний облик вида, 6- половая клетка.

6. Расположите таксоны в порядке, начиная самого крупного: А- Класс, Б-Семейство, В-Вид, Г-Тип, Д-Отряд, Е-Род, Ж - Царство.

7. Составьте парные ответы из терминов и их содержаний: А- Метаморфоз, Б- нейстон, В- нектон, Г- планктон, Д- бентос, Е - постэмбриональное развитие: 1- Развитие с превращением, 2- развитие после рождения, 3-организмы, пассивно передвигающиеся или «парящие» в толще воды, 4- обитатели поверхности воды, 5- активно плавающие животные, 6- обитатели дна.

8. На какие царства делятся живые существа? А-Клеточные, Б- Животные, В-Вирусы, Г-Многоклеточные, Д - Протисты, Е - Растения, Ж- Споровые, З - Семенные, И-Грибы, К-Бактерии, Л-Неклеточные, М- Простейшие, Н-Билатеральные, П-Радиальные.

РАЗДЕЛ НИЖНИЕ МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ (PROMETAZOA)

Нижние многоклеточные животные в отличие от настоящих многоклеточных, не имеют настоящих тканей, зародышевых листков, нервной и мышечной системы. У них отсутствуют первичный рот и кишечник. К ним относятся типы губок и пластинчатых. По некоторым данным прометазои являются полифилетическим таксоном. Имеются молекулярные и эмбриологические данные, указывающие на то, что плакозои - сестринский таксон книдарий, а губки - сестринский таксон гребневилов.

ТИП ГУБКИ (PORIFERA ИЛИ SPONGIA)

Губки - неподвижные прикрепленные преимущественно морские, реже пресноводные животные. Они одиночные животные, но часто образуют колонии. Их тело в форме наростов, бокалов или напоминают ветвящиеся стебли растений. Р.Эллис (1765) впервые обнаружил фильтрации воды через тело губок (голозойный тип питания). Р.Грант (1836) выделил губок в самостоятельный тип. Известно 5000 видов губок. Губки - древняя группа животных, известных с докембрия.

Общая характеристика типа губок. Губки - примитивная группа многоклеточных животных. Примитивными чертами губок являются

отсутствие тканей, органов, высокая регенерационная способность и аэзопренращаемость многих клеток, отсутствие нервных и мышечных клеток. Им свойственно внутриклеточное пищеварение.

Имеем с тем губки несут черты специализации к неподвижному образу жизни. У них имеется минеральный, роговой или смешанный скелет, защищающий тело от механических повреждений. Основным компонентом скелета является роговое вещество - спонгин. Отсюда и название типа Spongia. Тело губок пронизано порами. Отсюда другое название типа Пористые (Porifera, pori - поры, fera - несущие). Через поры вода с пищевыми частичками поступает внутрь тела. С током воды пассивно осуществляются питание, дыхание, выделение и размножение.

Строение губок. Одиночные губки, например Sycon имеют форму бокала. У них различают подошву, при помощи которой они прикрепляются к субстрату и устье (оскулум) на верхнем полюсе. Через поры вода поступает в тело губок, а из устья выходит. Направление тока воды в губке определяется движением жгутиковых воротничковых клеток.

Стенка тела губок состоит из наружных покровных клеток — пинакоцитов и внутренних жгутиковых воротничковых клеток — хоаноцитов (рис.33).

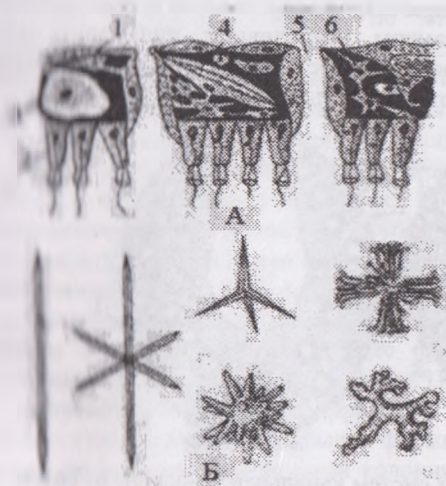


Рис. 33. Строение губок.

А- поперечный разрез стенки тела, Б- формы скелетных игл, 1- клетки выстилающие наружную стенку тела и стенки поровых канальцев, 2- хоаноциты, 3,4- яйцеклетка в мезоглее, 4-склеробласт с развивающейся спикулой, 5-пора, 6- звездчатые клетки в мезоглее

Вокруг основания жгутика хоаноцитов имеется воротничок в форме воронки. Хоаноциты выполняют функцию фильтрации воды. Между наружными и внутренними слоями клеток имеется студенистое вещество - мезоглея, в которой расположены звездчатые опорные клетки - колленциты, скелетообразующие клетки - склероциты, недифференцированные клетки - археоциты и подвижные амeboидные клетки - амeboциты. Иногда среди этих клеток могут быть слабо сокращающие клетки - миоциты. Археоциты могут давать начало всем другим, в том числе и половым клеткам. Среди

пинакоцитов различают особые клетки - пороциты, снабженные порами. Пороциты сокращаясь, открывают и закрывают поры.

Морфологически различают три типа губок: аскон, сикон, лейкон (рис.34). Асконоидные губки - мелкие одиночные, у которых вода поступает через поры и поровые каналы, пронизывающие стенку тела, в парагастральную полость, выстланную хоаноцитами, и через оскулум выходит наружу.

Сиконоидные губки крупнее, с более толстыми стенками, в которых имеются жгутиковые камеры. Вода через поры, поровые каналы и жгутиковые камеры поступает в парагастральную полость, а оттуда через оскулум выходит наружу. У сиконоидных хоаноциты выстилают не парагастральную полость, а многочисленные жгутиковые камеры расположены в мезоглее. Парагастральная полость у сиконоидных губок выстлана пинакоцитами.

Лейконоидные губки имеют наиболее сложный тип строения. Это колониальные животные. В мощном слое мезоглеи у них находятся скелетные элементы. Стенка тела пронизана сетью каналов, связывающих многочисленные жгутиковые камеры. Вода в лейконоидной губке через поры на стенке тела проникает в поровые каналы, а оттуда через жгутиковые камеры и выносящие каналы поступает в парагастральную полость и через оскулум выходит наружу. Жгутиковые камеры увеличивают пищеварительную поверхность губки и повышает эффективность фагоцитоза. Наибольшая пищеварительная поверхность имеют лейконоидные губки.

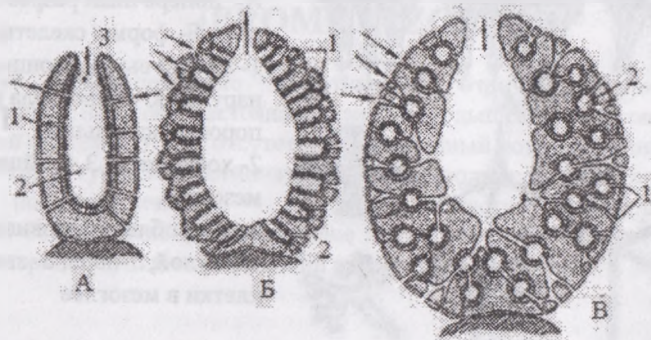


Рис.34. Типы строения губок и систем канальцев. А-аскон, Б- сикон, В-лейкон (по Гессе): 1- поры, 2- жгутиковые камеры, 3-оскулум. Стрелки показывают направление тока воды в теле губки.

Тип строения не отражает их систематического родства. В разных классах губок имеются представители с разным морфологическим строением. Преимущество усложнения строения губок оказалось в том, что с увеличением размеров тела губок увеличивалась пищеварительная поверхность слоя хоаноцитов и усиливалась интенсивность фильтрации.

Скелет губок внутренний и образуется в мезоглее. Скелет может быть минеральным - известковым или кремниевым, роговым или смешанным -

кремневогом. Минеральный скелет представлен иглами - спикулами 1-, 3-, 4- и 5-осными. В состав скелета входит органическое рогоподобное вещество - спонгин. В случае редукции минерального скелета остаются лишь спонгиновые нити. Губка лейкандра (*Leucandra*) обладает известковым скелетом; стеклянная губка (*Hyalonema*) - кремниевым; губка бадяга (*Spongilla*) - кремневогом, а туалетная губка (*Euspongia*) - роговым, или спонгиновым.

Минеральные иглы образуются за счет клеток - склероцитов, при этом известковые иглы образуются внеклеточно за счет выделений нескольких склероцитов, а кремниевые иглы формируются внутриклеточно. Крупные кремниевые иглы формируются за счет нескольких склеробластов или интраклеточного синцития с несколькими ядрами. Спонгиновые волокна образуются внеклеточно за счет выделения фибриллярных нитей клетками - спонгиоцитами. В составе кремневого скелета спонгин цементируют иглы.

Физиология губок. Губки неподвижны. Однако пороциты могут медленно сужаться и расширяться за счет сокращений клеток - миоцитов. Подвижны амебоциты, выполняющие транспортную функцию в мезоглее. Они переносят пищевые частицы от хоаноцитов к другим клеткам, удаляют экскреты, переносят спермии по мезоглее к яйцеклеткам в период размножения. В постоянной активности находятся жгутики хоаноцитов. Благодаря синхронному движению жгутиков создается постоянный ток воды в губке, доставляющий пищевые частицы и свежие порции воды с кислородом. Хоаноциты захватывают пищу псевдоподиями и переваривают сами или передают амебоцитам, которые выполняют основную пищеварительную и транспортную функции в теле губок.

Размножение и развитие губок. Бесполое размножение губок осуществляется наружным или внутренним почкованием. При наружном почковании на теле губки образуется выпячивание, на вершине которого прорывается оскулум. У одиночных губок почки отделяются от материнского тела и образуют самостоятельные организмы, а у колониальных губок почкование приводит к росту колонии. Пресноводные губки бадяги способны к внутреннему почкованию. При этом в мезоглее образуются внутренние почки - геммулы (рис.35). Обычно формирование геммул начинается осенью перед отмиранием материнской колонии. При этом археоциты образуют в мезоглее скопления, вокруг которых склероциты образуют двойную спонгиновую оболочку с кремневыми иглами или скелетными элементами - амфидисками.

Весной из геммулы выходят археоциты, которые начинают делиться. В дальнейшем из них формируются все типы клеток губки. Из множества геммул в материнской колонии формируется новая дочерняя колония. Геммулы выполняют также функцию расселения, так как они разносятся течениями. При пересыхании пресных водоемов геммулы могут переноситься ветром в другие водоемы.

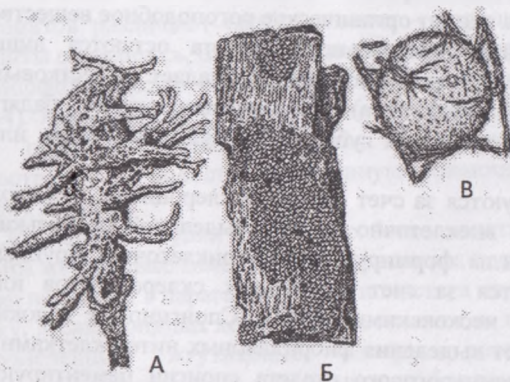


Рис. 35. Пресноводная губка бодяга *Spongilla* (по Резвому). А- общий вид, Б- зимующие почки- (геммулы), В- отдельная геммула (увеличено).

Обычно губки гермафродиты, реже раздельнополые. Половые клетки формируются в

мезоглее из недифференцированных клеток - археоцитов. Оплодотворение перекрестное. Сперматозоиды из мезоглеи через полость тела выходят наружу и с током через поры попадают в тело другой губки, а затем проникают в мезоглею, где происходит оплодотворение. В результате дробления зиготы формируется личинка, которая выходит в воду, затем оседает на дно и превращается во взрослую губку.

Особенности эмбриогенеза и типы личинок у губок различны. У некоторых известковых губок в результате дробления зиготы образуется личинка целобластула, состоящая из одинаковых клеток со жгутиками. Целобластула выходит в воду, а затем у нее происходит иммиграция части клеток в бластоцель (рис.36). Они теряют жгутики, приобретают амебоидную форму. Так формируется двухслойная личинка паренхимулы с жгутиковыми клетками на поверхности и амебоидными внутри. Она оседает на дно, после чего снова происходит процесс иммиграции клеток: жгутиковые клетки погружаются внутрь, давая начало хоаноцитам, а амебоидные клетки выходят на поверхность, образуя покровные клетки - пинакоциты. По окончании метаморфоза образуется молодая губка.

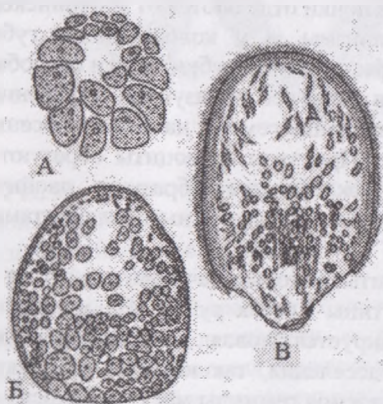


Рис. 36. Развитие *Muxilla*, идущее по типу кремневых и роговых губок (по Маасу). А - дробление яйца; Б - образование личинки; В - закладка элементов скелета (спикул) внутри паренхимулы.

Процесс смены положения клеточных пластов в эмбриогенезе губок получил название инверсии пластов. Наружные жгутиковые клетки, выполнявшие двигательную функцию у личинок, превращаются во внутренний слой клеток хоаноцитов, Обеспечивающих ток воды внутри губки и захват пищи. Внутренние фагоцитарные клетки у личинок в последующем образуют слой покровных клеток.

У других известковых и кремнегубовых губок развитие происходит по образованию личинки амфибластулы (рис.37). Так, у известковой губки *Leucosolenia* в результате неравномерного дробления яйцеклетки формируется сначала однослойный зародыш стомобластулы. По краям зародыша расположены крупные клетки, а остальная часть стомобластулы состоит из мелких клеток со жгутиками, направленными внутрь полости зародыша. В дальнейшем стомобластула выворачивается «наизнанку» через отверстие, после чего он смыкается. Процесс выворачивания зародыша называется экскурвацией. Образуется однослойная шаровидная личинка амфибластулы. Одна половина этой сферы образована мелкими жгутиковыми клетками - микромерами, а другая - крупными клетками без жгутиков - макромерами.

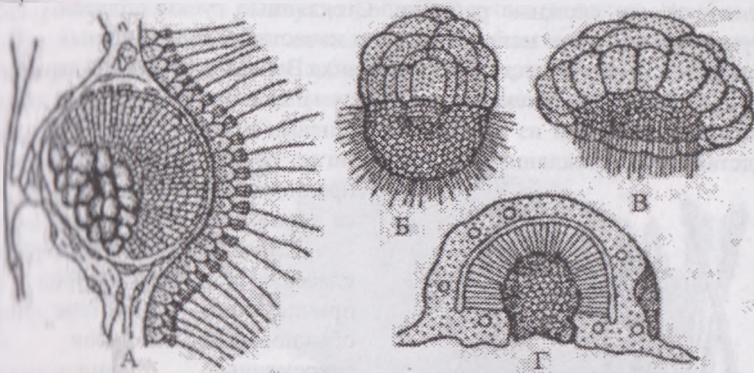


Рис.37. Развитие известковой губки *Sycon garphanus* (по Шульце). А- зародыш стомобластулы в теле материнской особи губки крупные клетки впятились в полость бластоцеля, Б-свободноживущая амфибластула (крупные клетки вновь выпятились, В- впячивание мелких клеток с жгутиками и образование стомобластулы (гастроуляция), Г- начало метаморфоза прикрепшей личинки.

После экскурвации амфибластула испытывает временную гастрюляцию - выпячивание микромеров внутрь. Перед выходом личинки во внешнюю среду микромеры обратно выпячиваются, и она снова приобретает шаровидную форму. Амфибластула плавает с помощью жгутиков, затем оседают на дно и у них начинается вторичная гастрюляция. Только теперь внутрь выпячиваются жгутиковые клетки, которые потом преобразуются в хоаноциты, а из крупных

макромеров формируются покровные клетки и клеточные элементы в мезоглее. Метаморфоз завершается образованием губки. В развитии этой губки наблюдается общее для всего типа губок явление инверсии пластов.

По зависимости от структуры скелета тип губки принято делить на четыре самостоятельные классы: класс Известковые губки (*Calcispongiae*), класс Стекланные губки (*Hyalospongiae*=*Hexactinellida*), класс Гомосклероморфа (*Homoscleromorpha*) и класс Обыкновенные губки (*Demospongiae*).

Класс Известковые губки (*Calcispongiae*, или *Calcarea*) - морские губки с известковым скелетом. Скелетные иглы бывают трехосными, четырехосными и одноосными. Среди них встречаются одиночные бокаловидные или трубчатые формы, а также колониальные. Их размеры не превышают 7 см в высоту. Представителями этого класса могут служить бокаловидная губка *Sycop* и колониальная *Leucandra*.

Класс Стекланные губки (*Hyalospongiae*, или *Hexactinellida*). Класс объединяет в основном крупных и глубоководных морских форм с кремниевым скелетом из шестиосных игл. Иногда отдельные иглы редуцируются, а в ряде случаев иглы спаиваются между собой и образуют амфидиски или сложные решетки. Стекланные губки обладают красивым ажурным скелетом и используются в качестве коллекционных объектов и сувениров. Очень ценится губка - корзинка Венеры (*Euplectella asper*) в форме ажурного цилиндра, стеклнная губка - гиалонема (*Hyalonema*) с длинным хвостовым стержнем из толстых кремниевых игл (рис.38). Тело некоторых представителей стекланных губок достигает около 1 м в длину, а пучок игл,

при помощи которых губка закрепляется в мягком грунте, может быть до 3 м.

Класс *Homoscleromorpha*. Губки класса *Homoscleromorpha* раньше причислялись в составе подкласса обыкновенных губок. Однако, современные филогенетические исследования показывают, что это - чётко ограниченная группа губок, независимая от обыкновенных губок. К данному классу относится один отряд *Homosclerophorida* с двумя семействами и 6 родами. Представители класса - небольшие гладкие губки с формой тела от корковой до комковидной, обитающие в морях на небольших глубинах. Водоносная система - лейконоидная. Может иметься неорганический кремнезёмный скелет, представленный



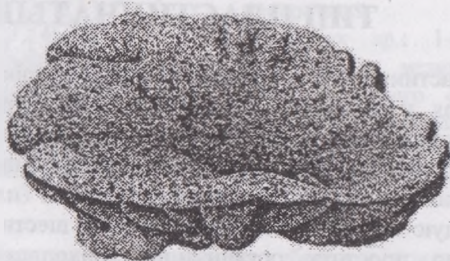
Рис. 38. Стекланные губки.
А - корзинка венеры (*Euplectella*),
Б- гиалонема (*Hyalonema*).

мелкими четырёхосными спикулами и их производными, причём лучи спикул могут петлиться и изгибаться. Базальная часть клеток хоанодермы и пинакодермы подстигается базальной пластинкой, сами клетки соединяются специализированными контактами. Базальная пластинка содержит коллаген типа IV, тенасцин и ламинин. Такое строение хоанодермы и пинакодермы соответствует строению эпителия эуметазоев. В период размножения базальная пластинка покрывает сперматоцисту и имеется у личинок. Экзо- и эндопинакочиты снабжены жгутиками. Характерно незначительное разнообразие клеточных типов. Входящие в класс губки являются многоклеточными, личинка цинктобластула. Бесполое размножение - в форме почкования и фрагментации.

Класс Обыкновенные губки (Demospongiae) включает подавляющее большинство современных видов губок. У них скелет кремниевый в сочетании со спонгиозными нитями. У некоторых видов кремниевые иглы редуцированы и остается лишь спонгиозный скелет. Кремниевые иглы - четырехосные или шестигранные.

Обыкновенные губки разнообразны по форме, размерам и окраске. В природе прироста губки обычно имеют форму наростов, ковриг, подушек. В морях часто встречаются морские губки геодии (*Geodia*) шаровидной формы, морские апельсины (*Tethya*), пробковые губки (*Subrites*). На больших глубинах губки могут быть ветвистыми или трубчатыми, бокаловидными. Среди них выделяется красивая губка кубок Нептуна (*Potterion neptuni*). К промысловым губкам относится туалетная губка (*Spongia zimocca*) с мягким спонгиозным скелетом (рис.39).

Рис.39. Туалетная губка зимокка (*Spongia zimocca*).



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

Пресноводные губки представлены несколькими десятками видами бадяг (*Spongilla lacustris*) комковатой или кустистой формы. Они поселяются на камнях, корягах, кусках древесины. Ранее бадяги использовали в медицине как средство при ревматизме, ушибах.

Большинство губки - активные биофильтраторы, освобождающие воду от взвешенных органических и минеральных частиц. Например, губка бадяга размером в палец за сутки профильтровывает 3 л воды. Губки имеют значение в биологической очистке морских и пресных вод. В некоторых губках обнаружены биологически активные вещества, которые могут быть использованы в фармакологии.

Филогения и экология губок. Губки - примитивная группа без дифференцированных тканей и органов. Клетки губок легко взаимопревращаются, изменяя свою функцию. Пищеварение внутриклеточное. Существовало несколько гипотез о происхождении губок. Считают, что губки происходят от колониальных воротничковых жгутиконосцев.

В настоящее время наиболее аргументированной признана гипотеза Мечникова о происхождении губок от гипотетического предка - фагоцителлы. Паренхимула губок является живой моделью фагоцителлы. По строению тела паренхимула очень близка к древним многоклеточным животным, к которым относится и *Trichoplax*. Можно предположить, что предок губок был свободноплавающим организмом, подобно паренхимуле, или трихоплаксу. С переходом предков губок к сидячему образу жизни произошла инверсия слоев клеток. В результате чего жгутиковые клетки погрузились внутрь и начали выполнять функции обеспечения тока воды через тело губок, а внутренние клетки вышли на поверхность и стали покровными. В связи с неподвижным образом жизни у губок развились защитные приспособления, в частности, скелет.

ТИП ПЛАСТИНЧАТЫЕ (PLACAZOA)

Пластинчатые, в который включают как минимум 2 вида: *Trichoplax adhaerens* и *Hoilungia hongkongensis* - маленькие бесцветные организмы, распространённые в спокойных морских водах на небольших глубинах в тропиках и субтропиках; кроме того, их выращивают в лабораториях.

Тело *Trichoplax* представляет собой пластинку диаметром 2-3 мм, состоящую из трёх клеточных слоёв и шести типов клеток. Несмотря на крайнюю простоту организации трихоплакса, в его ядерном геноме обнаружено множество генов, кодирующих белки, необходимые для развития и функционирования высших животных (например, белки, необходимые для развития и работы нервной системы). Эволюционные связи *Trichoplax* и природа его простоты (первичность или вторичность) в настоящее время не ясны. *Hoilungia hongkongensis* по строению и физиологии не отличается от трихоплакса, однако генетический анализ выявил существенные различия между двумя организмами, а также показал наличие между ними репродуктивной изоляции.

Впервые трихоплакс был обнаружен австрийским зоологом Францем Шульце в 1883 году на стенках морского аквариума при Зоологическом институте университета Граца.

Строение. Уплощённое, лишённое симметрии тело *Trichoplax* достигает 2-3 мм в диаметре и всего лишь 25 мкм в толщину. В теле *Trichoplax* выделяют всего 6 типов клеток, организованных в три слоя: верхний и нижний слой клеток, а также разделяющая их соединительная ткань. Наружный слой клеток очень похож на эпителий из-за наличия типичных клеточных контактов между соседними клетками (ленточных десмосом в апикальной области клеток, связанных с пучками актиновых филаментов, а также контактов, похожих на септированные десмосомы), поэтому он больше напоминает эпителий Metazoa, чем пинакодерму губок. Однако его не подстилает базальная пластинка, как все настоящие эпителии. Клетки верхней (дорсальной) поверхности плоские, несут по одной ресничке, их ядросодержащие части вдаются вглубь тела. В верхнем слое клеток располагаются так называемые блестящие шары которые представляют собой сильно преломляющие свет липидные тельца и являются остатками дегенерировавших клеток. Реснички располагаются на дне структурно оформленного углубления. От базального тельца каждой реснички отходят микротрубочки и пучки поперечно-печерченных фибрилл, обеспечивающих опору реснички (рис.40).

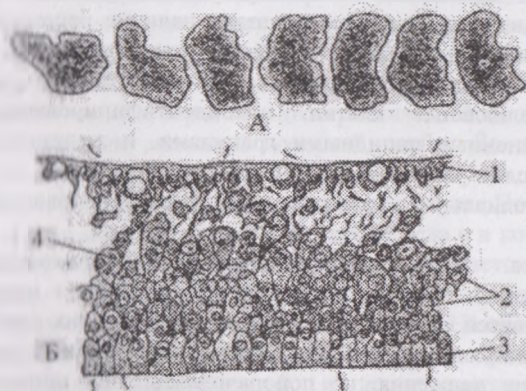


Рис.40. Строение трихоплакса. А- *Trichoplax adhaerens*. Изменение формы тела трихоплакса при движении через каждые 10 мин. (по Шульце), Б – поперечный разрез *Trichoplax sp.*: 1-спинной эпителий, 2- мезенхимные клетки среднего слоя, 3- брюшной эпителий, 4- пищеварительная вакуоль в мезенхимной клетке (по Иванову).

Нижняя (вентральная) поверхность обращена к субстрату, покрывающие ее клетки представлены безжгутиковыми железистыми клетками и клетками, несущими по одной ресничке. Прочное прикрепление к субстрату (отсюда название эпителий *adhaerens*) обеспечивается выростами ресничных клеток, напоминающими микроворсинки. Эти клетки высокие и узкие, поэтому реснички располагаются близко друг к другу, благодаря чему на нижней поверхности тела животного образуется плотный ресничный покров, обеспечивающий локомоцию. Пространство, между верхними и нижними слоями клеток, заполнено соединительной тканью. Она представлена желеобразным синцитием, образующим сложную трёхмерную сеть; он залегает в водной составляющей, близкой по составу к морской воде из-за более слабых межклеточных контактов, чем у других низших многоклеточных.

Многочисленные ядра мезенхимного волокнистого синцития отделяются друг от друга не мембранами, а внутриклеточными перегородками (септами). Аналогичные септы имеются в синцитиях стеклянных губок и грибов. Впрочем, по последним данным синцитиальное строение сети волокнистых клеток чётко не подтверждается.

Ядра этих клеток (клеток синцития) тетраплоидны, в отличие от диплоидных ядер клеток верхнего и нижнего эпителиев. Их митохондрии связаны в единый комплекс, расположенный вблизи ядра; этот комплекс включает также пузырьки неизвестной природы. Кроме того, волокнистые клетки содержат эндосимбиотические бактерии и, в отличие от клеток верхнего и нижнего слоев, способны к фагоцитозу. Считается, что волокнистый синцитий сократим, он содержит актин, микротрубочки и миозин. Вероятно, волокнистые клетки функционально соответствуют как мышечным, так и нервным клеткам. Кроме волокнистого синцития, в промежуточном слое залегают половые клетки.

Рост тела. При росте тела трихоплакса митозы происходят во всех трёхклеточных слоях. При этом клетки каждого типа, кроме железистых, образуются из себе подобных (железистые клетки образуются от ресничных). Эксперименты по регенерации у трихоплакса показали наличие некоторой степени дифференцировки клеток. Согласно новейшим представлениям, в теле трихоплакса выделяют 6 типов соматических клеток: в вентральном слое клеток - ресничные эпителиальные клетки, новоидентифицированные липофильные клетки, заполненные липидными гранулами, и железистые клетки; в промежуточном слое - волокнистые клетки; в дорсальном слое клеток - дорсальные эпителиальные клетки, новоидентифицированные кристаллические клетки.

Движение трихоплакса. По способу перемещения трихоплакс напоминает амёбу: он медленно скользит по субстрату, постоянно меняя очертания за счёт наличия связей между клетками верхних и нижних слоёв. Постоянные передний и задний концы тела не выражены, поэтому трихоплакс может изменять направление движения, не поворачиваясь. При попытке начать ползти в двух противоположных направлениях одновременно, тело трихоплакса может разорваться на две части. Сужение и разрыв перетяжки при делении также происходит за счёт контактов между клетками в верхнем и нижнем слоях.

Питание. *Trichoplax adhaerens* питается водорослями и другими пищевыми частицами, находящимися на субстрате. Пищеварение внеклеточное, происходит вне тела трихоплакса, между его вентральной поверхностью и субстратом. Во время питания трихоплакс изгибается, приподнимая над субстратом центральную часть, и в образовавшемся замкнутом кармане происходит переваривание пищи; этот процесс иногда называют «временной гастрულიей», причём вентральный эпителий трихоплакса функционально соответствует гастродермису стрекающих. Пищеварительные ферменты, вероятно, выделяются железистыми клетками.

Продукты пищеварения поглощаются ресничными клетками, которые могут образовывать эндоцитозные окаймлённые везикулы. По-видимому, маленькое плоское тело делает возможным транспорт путём обычной диффузии, поэтому необходимости в циркуляторной системе у трихоплакса нет.

Волокнистые клетки содержат конкрементные (пищеварительные) вакуоли, в которых можно обнаружить пищевые частицы на разных стадиях переваривания. Вероятно, отростки волокнистых клеток проникают сквозь верхний слой клеток и там фагоцитируют пищевые частицы. Чем больше водорослей оказалось в пищевом кармане трихоплакса, тем больше апофильные клетки выделяют свой секрет наружу, заставляя клетки водорослей лизироваться. Кроме того, разряжаются только те липофильные клетки, которые находятся на расстоянии 10-20 мкм от пищевой частицы. Механизмы обеспечения такой точной регуляции неизвестны.

Размножение и развитие. *Trichoplax adhaerens* размножается преимущественно бесполым путём (фрагментацией или почкованием). При фрагментации тело трихоплакса с помощью образующейся перетяжки разделяется на две примерно равные половинки. При почковании округлые почки (бродяжки) диаметром 40-60 мкм образуются на дорсальной поверхности, они содержат все типы клеток, в том числе вентральные ресничные клетки и соединительную ткань. Зачаток почки формируется во внутреннем слое тела из клеток, которые выселяются внутрь из верхнего и нижнего слоёв, теряя при этом реснички. В дальнейшем эти клетки образуют вентральный эпителий дочерней особи. До отделения почки эти клетки формируют реснички, направленные внутрь полости и, таким образом, меняют полярность на противоположную. По мере роста почка образует выпячивание на дорсальной стороне тела и в конце концов отшнуровывается от неё вместе с частью дорсального слоя клеток. Процесс почкования длится около 24 часов. Отделившись, покрытые ресничками почки уплывают, плавают около недели и оседают на дно. На обращённой к субстрату стороне образуется отверстие, которое постепенно расширяется, так что бродяжка становится чашеобразной, а после расплывается по субстрату и прикрепляется к нему вентральным эпителием.

Достоверного описания полового процесса у трихоплакса пока нет, однако в лабораторных условиях у него были описаны яйца, а на ультраструктурном уровне - и спермии. Существование полового процесса также подтверждается распределением одноклеточных полиморфизмов. Яйцеклетки образуются из клеток нижнего слоя, которые дифференцируются и погружаются в слой соединительной ткани. Клетки вилочкового синцития играют роль кормящих, часть их отростков вместе с эндосимбиотическими бактериями фагоцитируют яйцеклетки. Половые клетки у трихоплакса образуются нерегулярно; к факторам, запускающим половое размножение, можно отнести увеличение плотности популяции, недостаток пищи и повышение температуры воды до 23 °C и более. И яйцеклетки, и спермии могут формироваться на одной особи. Характер мейоза

неизвестен. Яйцеклетка оплодотворяется по достижении размера в 70-120 мкм. После этого яйцо покрывается так называемой защитной «оболочкой оплодотворения» и претерпевает полное равномерное дробление. Зародыш развивается внутри материнского организма, пока последний полностью не разрушится и новый организм не выйдет наружу. В лабораторных условиях зародыши разрушаются на стадии 64 бластомеров по неизвестным причинам (материнская особь тоже гибнет), так что эмбриональное развитие трихоплакса не изучено.

Хромосомный набор *T.adhaerens* $2n=12$. Митохондриальный геном содержит более 43 тыс. пар нуклеотидов, у него имеется наибольший размер среди Metazoa. В то время число митогеномов других Metazoa обычно лежат в пределах от 15 до 24 тыс. пар нуклеотидов. Несмотря на относительную простоту строения, генетический материал *Trichoplax adhaerens* содержит множество генов, присущих животным с более высоким уровнем организации. Ядерная ДНК трихоплакса содержит гены белков, необходимых для дифференцировки различных типов клеток, развития и функционирования нервной системы, обособления клеток зародышевой линии и других аспектов развития билатерального организма. У трихоплакса обнаружен особый мембранноактивный антимикробный пептид - трихоплаксин, который может быть использован для разработки нового ряда антимикробных препаратов широкого спектра действия.

Распространение *Trichoplax adhaerens*. Долгое время вид *Trichoplax adhaerens* считался единственным представителем типа Placozoa, поскольку в световой микроскоп все пластинчатые из разных частей мира выглядят одинаково. Ряд недавних исследований опроверг это представление. Выяснилось, что среди пластинчатых имеет место значительное генетическое разнообразие, и по состоянию на 2015 год таксон *Trichoplax* в действительности включает 19 видов. Описание отдельных видов в случае трихоплакса представляется чрезвычайно сложным из-за однообразной морфологии этих животных.

В 2018 году был выделен новый вид пластинчатых - *Hoilungia hongkongensis*. Было проведено секвенирование генома этого организма, и его геном был сравнен с геномом *T.adhaerens*. Оказалось, что у *H.hongkongensis* имеется много инверсий и транслокаций, отсутствующих в геноме *T.adhaerens*, что указывает на глубокое разделение между двумя видами. Анализ дивергенции последовательностей также указал на большое эволюционное расстояние между двумя видами пластинчатых.

Экология. Пластинчатые обнаруживаются только в спокойных прибрежных водах и избегают глубоководий, а также вод с сильными течениями. Они были найдены и в стоячих водах на глубине до 20 м. Пластинчатые были обнаружены в тропических и субтропических водах Индийского, Тихого и Атлантического океанов. Чаще всего встречаются в местах со спокойными водами на твердых субстратах (камнях, коралловых рифах, корнях мангровых деревьев). Разнообразие сред обитания

пластинчатых может лежать в основе их большого видового разнообразия. Они часто ассоциированы с сидячими фильтраторами- инфузориями и многощетинковыми червями.

Домашние задания. Происхождение многоклеточных, низшие многоклеточные (С=46).

1. Чем отличается клетка многоклеточных от одноклеточных? А- строением. Б-более крупными размерами. В-выполнением строго определенной функции. Г- мелкими размерами. Д- является частью целого организма. Е- выполнением разной функции. Ж- способностью образовывать ткани. З- неспособностью к самостоятельной жизни.

2. Стадии эмбрионального развития многоклеточных расположите в правильном порядке: А-дробление, Б-гастрюляция, В- развитие тканей, Г- трехслойный зародыш, Д - формирование органов, Е- зигота, Ж- бластула З- оплодотворение стенки бластулы в бластоцель.

3. Составьте парные ответы из учений и их авторов: А- гастрей, Б- фагоцителла, В- плакула, Г- Целлюлиризация, Д- Синзооспора, Е- гастрей веретеничковых жгутиковых: 1- Иован Хаджи, 2- И.И.Мечников, 3- Э. Геккел, 4- А.В.Иванов, 5-А.А.Захваткин, 6- О.Бючли.

4. Составьте парные ответы из разделов многоклеточных и соответствующим им типов: А-Фагоцителлообразные. Б- Паразиты, В- настоящие многоклеточные. Г- целомические. Д- вторичноротые: 1- губки. 2- кишечнополостные. 3- пластинчатые. 4- иглокожие. 5- кольчатые черви.

5. Составьте парные ответы из клеток трихоплакса и соответствующих им функций: А- амебовидные. Б- одножгутиковые. В- веретенновидные: 1- фагоцитоз. 2- гонение пищи. 3- сокращение.

6. Составьте парные ответы из названий клеток губок и соответствующих им функций: А- звездчатые. Б- склеробласты, В- хоаноциты. Г- археоциты, Д- плоские: 1- гонение воды, питание, 2- скелетообразование. 3-опора, 4- защита. 5- образование других клеток.

7. Составьте парные ответы из форм строения губок и соответствующих им признаков: А-аскон, Б- сикон, В- лейкон: 1-хоаноциты расположены углубленных в мезоглий камерах. 2- мезоглий толстой, хоаноциты расположены в сильно углубленных в мезоглее камерах. 3-мезоглей тонкий, хоаноциты расположены на стенке парагастральной полости.

8. Составьте парные ответы из терминов и их значений: А- парагастрал, Б- хоаноциты, В- оскулум, Г- зигота, Д-онтогенез, Е- мезоглей, Ж- регенерация: 1- индивидуальное развитие, 2- жгутиковые клетки, 3- полость тела, 4- восстановление утраченной части тела, 5- промежуточное вещество. 6- неподготовленная яйцеклетка, 7- "ротовое" отверстие.

9. Составьте парные ответы из групп животных и соответствующим им типов: А- Пластинчатые. Б- стеклянные губки, В- обыкновенные губки: 1- фагоцителла, 2- бадяга, 3- трихоплакс.

IV ГЛАВА

НАСТОЯЩИЕ МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ (EUMETAZOA)

Общие сведения

Ткани. У животных клетки сходных по строению, происхождению и выполняющих одинаковые функции вместе с межклеточным веществом образуют ткани. У животных различают эпителиальные (покровные), соединительные, мышечные, и нервные ткани (рис.41). Различают простые ткани, состоящие из клеток одного типа, и сложные, состоящие из нескольких типов клеток. Например, эпителий состоит из собственно покровных клеток.

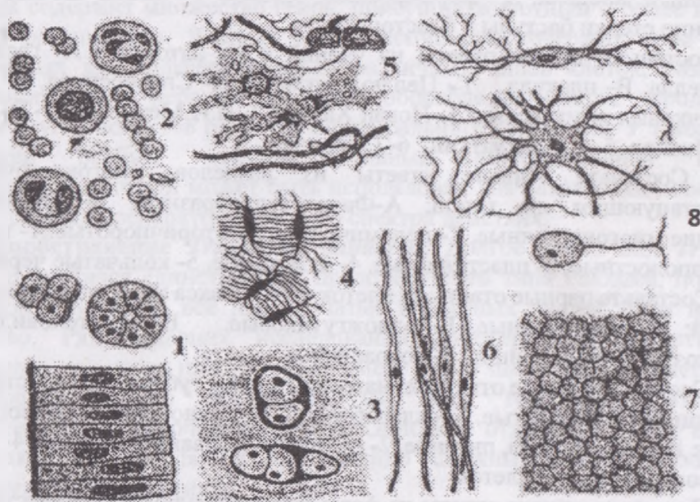


Рис.41. Клетки и ткани настоящих многоклеточных животных: 1- эпителий, 2-кровяные клетки, 3- хрящевая ткань, 4- костная ткань, 5- соединительная ткань, 6-волокна гладкого мышца, 7- мезотелий, 8- нервные клетки.

Эпителиальные ткани покрывают организм снаружи, выстилают полости тела и стенки полых органов, входят в состав большинства желез. В эпителиальной ткани межклеточное вещество не развито, клетки плотно прилегают друг к другу. В эпителиальной ткани могут быть различные железы, выделяющие секреты. Например, в эпителии кожи есть сальные и потовые железы, в желудке -пищеварительные железы. Она выполняет защитную, секреторную, всасывающую, выделительную и другие функции.

Эпителиальная (покровная) ткань есть в полости желудка, в кишечнике, ротовой полости, легких, мочевом пузыре и на коже.

Соединительные ткани характеризуются хорошо развитым межклеточным веществом, в котором поодиночке или группами располагаются клетки. Межклеточное вещество, как правило, содержит большое количество волокон. Соединительная ткань - самая разнообразная по строению и функциям группа тканей внутренней среды.

Различают костную, хрящевую, жировую, плотную, рыхлую, волокнистые и жидкую соединительные ткани. Основные функции тканей внутренней среды - опорная, защитная, трофическая. Соединительная ткань животных образует кости, хрящи, связки, сухожилия, жировые отложения. Кровь также относится к соединительной ткани. Особенностью соединительной ткани является большое количество межклеточного вещества. Клетки разбросаны в этом веществе. Соединительная ткань выполняет в организме животного опорную, защитную, связывающую различные системы органов функции. Например, кровь переносит кислород от легких к тканям. От тканей уносит углекислый газ в легкие. Вредные вещества кровью выносятся в выделительную систему. Питательные вещества, всасываясь в кровь, разносятся по всему организму.

Мышечные ткани характеризуются наличием сократительных элементов - миофибрилл, расположенных в цитоплазме клеток и обеспечивающих сократимость. Мышечные ткани выполняют двигательную функцию. Мышечная ткань животных отвечает за движение как самого организма в пространстве, так и за механическую работу его внутренних органов. Клетки мышечной ткани способны сокращаться и расслабляться в ответ на сигналы нервной системы. Существуют три вида мышечной ткани: гладкая (входит в состав внутренних органов), скелетная поперечно-полосатая, сердечная поперечно-полосатая.

Нервная ткань состоит из нервных клеток (нейронов) и клеток глии. Нейроны способны возбуждаться в ответ на действие различных факторов, генерировать и проводить нервные импульсы. Глиальные клетки обеспечивают питание и защиту нейронов, формирование их оболочек. Клетки нервной ткани животных имеют тело, короткие и длинные отростки, которыми они соединены между собой. По этим клеткам передаются сигналы, имеющие электрическую и химическую природу. От рецепторов и органов чувств сигналы идут в спинной и головной мозг животного, где обрабатываются. В ответ идут обратные сигналы, сокращающие определенные мышцы. Нервная ткань обеспечивает согласованную работу всех органов и систем организма, отвечает за реакцию на воздействие окружающей среды.

Скелет. Скелеты обычно делят на три типа: внешние (экзоскелет), внутренние (эндоскелет) и жидкостные (гидроскелет). Экзоскелет характерен для большинства беспозвоночных, у которых он представлен в виде раковины (например простейшие, моллюски) или кутикулы (хитиновый панцирь членистоногих). Характерной особенностью этих образований является то,

что они не содержат каких-либо клеточных элементов. Их называют наружным скелетом.

Эндоскелет (или просто скелет) позвоночных представляет собой комплекс плотных образований, развивающихся из мезенхимы. Состоит из отдельных костей, соединённых между собой при помощи хрящевой, костной или фиброзной ткани, вместе с которыми составляет пассивную часть опорно-двигательной системы.

Гидроскелет - система поддержания формы тела (иногда также и движения) некоторых животных, основанная на сжатии полостной жидкости путём сокращения мышечных волокон. Примером гидроскелета может служить образование в виде заполненной жидкостью гастральной полости у восьмилучевых полипов, которое поддерживает форму полипа.

Для всех позвоночных характерно наличие внутреннего скелета (эндоскелет), хотя и встречаются виды, у которых эндоскелет дополнен в той или иной степени развитым наружным скелетом (экзоскелет), возникающим в коже (например, костная чешуя у некоторых видов рыб). Появление твёрдого скелета (наружный скелет беспозвоночных) позволило защитить организм от вредных внешних влияний окружающей среды.

Появление эндоскелета у позвоночных стало каркасом (опорой и поддержкой) для мягких тканей, а превращение отдельных частей скелета в рычаги, приводимые в движение с помощью мышц, дало новую функцию скелету - локомотивную. Таким образом, механическая функция скелета проявляется способностью осуществлять опору (прикрепление мягких тканей и органов к костной ткани), движение (определённое строение длинных трубчатых костей, соединённых подвижными сочленениями и приводимых в движение мышцами, управляемыми импульсами из нервной системы) и защиту (образование из отдельных костей канала, коробки, костной клетки или костного вместилища). Позвоночный канал и черепная коробка защищают ткани и органы нервной системы, грудная клетка - жизненно важные органы грудной полости (сердце и лёгкие), а таз - репродуктивные органы и мочевой пузырь. Наряду с механической функцией скелет позвоночных осуществляет и биологическую функцию - участие в обмене веществ в организме, особенно минеральном (скелет является вместилищем фосфора, кальция, железа и других веществ), а также выполняет кроветворную функцию, не только являясь защитой для костного мозга, но и представляя его органическую часть.

Органы тела. В организме настоящих многоклеточных животных из тканей формируются органы, которые, в свою очередь, объединяются в системы органов. У позвоночных животных и человека различают: костную, мышечную, пищеварительную, дыхательную, мочевыделительную, половую, кровеносную, лимфатическую, иммунную, эндокринную и нервную системы органов. Кроме того, у животных имеются различные сенсорные системы (зрительная, слуховая, обонятельная, вкусовая, вестибулярная и др.), с

помощью которых организм воспринимает и анализирует разнообразные раздражители внешней и внутренней среды.

Любому живому организму свойственно получение из окружающей среды строительного и энергетического материала, обмен веществ и превращение энергии, рост, развитие, способность к размножению и т. п. У многоклеточных организмов разнообразные процессы жизнедеятельности (питание, дыхание, выделение и др.) реализуются благодаря взаимодействию определенных тканей и органов. При этом все процессы жизнедеятельности проходят под контролем регуляторных систем. Благодаря этому сложный многоклеточный организм функционирует как единое целое.

У животных к регуляторным системам относятся нервная и эндокринная системы. Они обеспечивают согласованную работу клеток, тканей, органов и их систем, обуславливают целостные реакции организма на изменения условий внешней и внутренней среды, направленные на поддержание гомеостаза. У растений жизненные функции регулируются с помощью различных биологически активных веществ (например, фитогормонов).

В состав органа входит несколько типов тканей, но обычно один из них преобладает. Например, сердце образовано в основном мышечной, а головной мозг - нервной тканью. Каждый орган приспособлен к выполнению определенной функции. Неразрывно связанные друг с другом и выполняющие общую функцию в организме органы соединяются в систему органов. Например, ротовая полость, пищевод, желудок, кишечник вместе образуют пищеварительную систему. У животных, занимающие более высокую ступень эволюционного развития имеют пищеварительную, выделительную, дыхательную, опорно-двигательную, кровеносную, нервную и другие системы органов.

Органы движения. Многие животные имеют специальные органы движения. Функции движения у одноклеточных животных выполняют ложноножки, жгутики и реснички, образованные из выростов цитоплазмы. Низшие многоклеточные не имеют органы движения. Они двигаются путем сокращения и удлинения тела. Первичные органы движения впервые появляются у кольчатых червей и называются пароподиями. Они являются выростами тела, расположенными по одной паре на каждом сегменте тела. В процессе эволюции с выходом животных на сушу развиваются органы движения нового типа, называемой опорно - двигательной системой. Такая система одновременно является органом движения и выполняет опорную функцию.

Движение животных связано сокращением мышечных тканей. У одноклеточных животных жгутики и реснички связаны с мышечными волокнами. У кишечнополостных мышцы расположены в эктодерме; а у плоских, круглых и кольчатых червей - под кожей. Усложнение органов движения приводит к концентрации мышц вокруг органов движения. В результате чего усиливается сила их сокращения. Одновременно с органами

движения развиваются органы опоры: хитиновый покров у беспозвоночных и скелет у позвоночных.

Пищеварительная система у более высоко организованных, чем плоские черви животных имеет вид трубки, и на переднем конце тела открывается ротовым отверстием, а на заднем конце - заканчивается анальным отверстием, через которое из организма удаляются непереваренные остатки пищи. Очевидно, эффективность процесса пищеварения повышается тогда, когда он разделен на последовательные стадии, сменяющие друг друга, и каждый из которых совершает один какой-нибудь орган, специализированный для выполнения отдельной функции. Поэтому трубчатую пищеварительную систему многоклеточных животных и делят на три последовательно расположенные отдела: передний, средний и задний. К переднему относятся глотка, пищевод и желудок, к среднему - тонкая кишка, а к заднему - толстая кишка.

Дыхательная система. У всех живых существ происходит постоянный обмен газами между организмом и внешней средой. Из внешней среды в организм поступает кислород, а из организма удаляется продукт расщепления - углекислый газ. У микроскопических животных газообмен осуществляется через всю поверхность тела. У животных, имеющих полость тела (Кишечнополостные, Плоские черви, Круглые черви) газообмен происходит через полостную жидкость. У кольчатых червей газообмен осуществляется через кожу, густо покрытую кровеносными капиллярами. С усложнением строения и повышением активности животных газообмен через покров тела становится не достаточным. По этой причине у них появляются специальные органы дыхания. У наземных животных, дышащих атмосферным кислородом, органами дыхания являются трахеи или легкие. Типичные водные животные дышат жабрами, и при их помощи получают растворенный в воде кислород.

Выделительная система. Многие животные имеют специальные органы выделения. У одноклеточных животных эту функцию выполняют сократительные вакуоли. Паразитические и морские одноклеточные не имеют сократительных вакуол. Выделительная система плоских и круглых червей образована из множества терминальных клеток и выделительных канальцев, открывающихся в общий выделительный канал. Их называют протонефридиями. По мере развития полости тела и кровеносной системы происходит усложнение выделительных органов. У кольчатых червей выделительная система представлена сегментарными органами - метанефридиями, состоящими из парных трубочек, открывающиеся одним концом в полость тела, с другим - на поверхность кожи. У многих членистоногих выделительные органы сходны с кольчатыми червями. Насекомые и многоножки имеют мальпигиевы сосуды, открывающиеся в полость задней кишки. Выделительные органы позвоночных животных очень сложно устроенные почки, связанные с кровеносной системой.

Нервная система и органы чувств. Нервная система способствует приспособлению животных к условиям обитания и их выживанию. Эти

функции выполняют нервные клетки и органы осязания. У низших животных нервные клетки разбросаны и не образуют нервного центра. В процессе эволюции усложнение организма, повышение активности животных приводит к усложнению нервной системы. У сравнительно низкоорганизованных животных нервная система состоит из нервных узлов,

расположенных на передней части тела и отходящих от них вперед и назад нервных стволов. У кольчатых червей и членистоногих центральная нервная система образует

подглоточный ганглий и брюшную нервную цепочку. У позвоночных животных центральная нервная система состоит из головного и спинного мозгов.

Одноклеточные животные реагируют на состав и температуры воды. Некоторые зеленые жгутиконосцы имеют светочувствительный пигментный глазок. Более сложно организованные животные имеют органы зрения, слуха, вкуса, чувств, запаха, осязания.

Симметрия животных. Симметрия (*sim* - вместе; *metr* - часть) - расположение схожих частей тела животного вокруг центра симметрии (точка, прямая линия или плоскость) в соответствии определенному геометрическому порядку. Симметрия, как результат длительного эволюционного развития, неразрывно связана со средой обитания животного (рис.42).

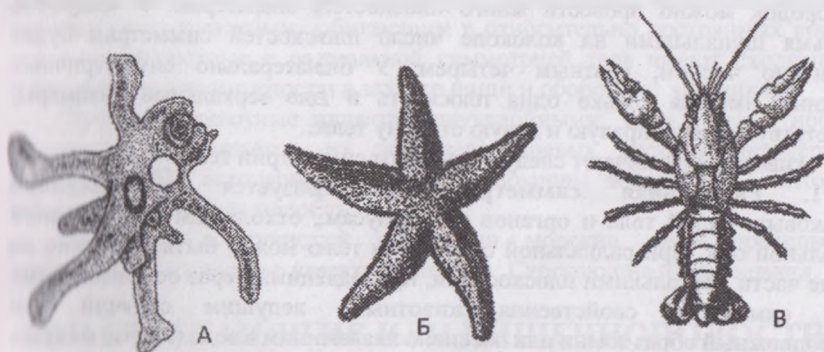


Рис.42. Формы симметрии животных. А- асимметрия (амеба), Б- радиальная симметрия (морская звезда), В- билатеральная симметрия (речной рак).

Симметрия косвенно или прямо отражает функциональную морфологию, образ жизни и поведение животного. В зоологии, симметрии обычно используются как один из критериев деления животных на крупные таксономические отделы. Для установления симметрии используется элемент симметрии: центр симметрии, ось симметрии и плоскость симметрии. Центр симметрии - точка, вокруг которой вращается тело. При

этом контуры тела непрерывно совпадают на любой угол в любом направлении. Идеальной фигурой с центром симметрии может служить шар. Из живых объектов примером может условно служить шаровидное яйцо с ядром, расположенным в центре. Близкую форму имеют колониальные жгутиковые вольвоксы.

Ось симметрии - ось вращения или условная линия, проходящая через тела животных и делящего его на одинаковые части. В этом случае отсутствует центр симметрии. Тогда вращение может происходить только вокруг оси. При этом ось чаще всего имеет разнокачественные полюса. У кишечнополостных, например у гидры или актинии, на одном полюсе расположен рот, а на другом - подошва, которой эти неподвижные животные прикреплены к субстрату. В этом случае ось симметрии морфологически совпадает с переднезадней осью тела.

Плоскость симметрии - плоскость, проходящая через ось симметрии, совпадающая с ней и рассекающая тело на две зеркальные половины. Такие половины, расположенные друг против друга, называют антимерами (anti - против; мер - часть). У гидры плоскость симметрии проходит через ротовое отверстие и подошву. Антимеры противоположных половин имеют равное число щупалец, расположенных вокруг рта. У гидры можно провести несколько плоскостей симметрии, число которых будет кратно числу щупалец. У актиний с очень большим числом щупалец и гастральных перегородок можно провести много плоскостей симметрии. У медузы с четырьмя щупальцами на колоколе число плоскостей симметрии будет ограничено числом, кратным четырем. У билатерально симметричных животных имеется только одна плоскость и две зеркальные антимеры, соответствующие на правую и левую сторону тела.

У животных различают следующие виды симметрии тела:

1. **Радиальная симметрия** характеризуется расположением одинаковых частей тела и органов по радиусам, отходящим от срединной продольной оси. При радиальной симметрии тело может быть разделено на равные части несколькими плоскостями, проходящими через ось симметрии. Такая симметрия свойственна животным, ведущим сидячий или малоподвижный образ жизни или пассивно плавающим в воде (гидры, медузы, морские звезды).

2. **Двухсторонняя, или билатеральная симметрия** отличается тем, что только одна плоскость может разделить его на две равные половины. У билатерально симметричных животных можно различить левую и правую половины, передний и задний концы тела. Данная симметрия присуща преимущественно самостоятельно передвигающимся животным. При билатеральной симметрии, обычно организм животного внешне более или менее правильно симметричен, т.е. левая и правая половина его тела почти одинаковы, но в расположении многих внутренних органов наблюдается явная асимметрия. Так, например, у человека сердце лежит в левой части грудной клетки, у птиц яичник расположен в левой части таза и т. д.

Некоторые животные не имеют симметрии тела. Им относятся одноклеточные ложноножки и брюхоногие моллюски. Асимметричное строение брюхоногих моллюсков имеет вторичный характер. Она связана с появлением спиральной раковины и поворотом тела животного в одну сторону. Характер симметрии тела служит важным систематическим признаком различных типов животных. У иглокожих животных наблюдается смена симметрии тела в течение жизни. Их плавающие личинки имеют двустороннюю, а взрослые радиальную симметрию.

РАЗДЕЛ. ЛУЧИСТЫЕ МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ (RADIATA)

Характерными чертами лучистых животных являются лучевая симметрия, двухслойное строение тела, наличие гастральной полости и диффузная нервная система. У них имеются оральный (ротовой) и аборальный (подошвенный) полюсы. Ось симметрии проходит через эти полюсы. Вокруг этой оси располагаются повторяющиеся части тела в радиальном порядке. Через ось симметрии можно провести 2,4,6,8 и более плоскостей симметрии, которыми тело делится на одинаковые симметричные части. Количество симметрии зависит от числа повторяющиеся комплексов органов. Обычно радиальная симметрия свойственна малоподвижным или неподвижным животным, обитающим в относительно постоянных внешних условиях. Животные с радиальной симметрией тела имеют сходные простейшие возможности в захвате пищи и обороне от хищников.

Лучистые животные являются двухслойными. Тело у них в процессе онтогенеза формируется из двух зародышевых листков: эктодермы и энтодермы. Из эктодермы образуются покровы животных, а энтодерма выстилает кишечную полость.

Животные с лучистой симметрии морские, реже пресноводные организмы. В их составе имеются два типа: Стрекающие и Гребневики.

ТИП СТРЕКАЮЩИЕ ИЛИ КИШЕЧНОПОЛОСТНЫЕ (CNIDARIA ИЛИ COELENTERATA)

Стрекающие сидячие и плавающие животные. Всего известно около 11 тыс. видов стрекающих. Обитают, главным образом, в морях, реже в пресноводных водоемах. Общими признаками кишечнopolостных являются наличие стрекательных клеток, выполняющие органов защиты и нападения. Все морские кишечнopolостные развиваются с метаморфозом. Для них характерна пелагическая двухслойная личинка - планула. Развитие пресноводных полипов прямое, без превращения. Стрекающие сочетают в себе признаки примитивной организации с чертами специализации к малоподвижному или неподвижному образу жизни. Они обладают радиальной

симметрией, двухслойным строением, наличием кишечной полости и нервной системы. Название типа (кишечнополостные) связано с развитием у них кишечной, или гастральной полости.

Стенка тела образована двумя эпителиальными пластами-внешним, или эпидермисом и внутренним - гастродермисом. Гастродермис выстилает гастроваскулярную полость, которая выполняет и пищеварительную функцию, и обеспечивает циркуляцию веществ по телу животного. Гастроваскулярная полость сообщается с внешней средой отверстием, выполняющим одновременно функции и ротового отверстия, и ануса. В состав эпителиальных пластов входят эпителиально-мышечные, чувствительные, нервные, железистые и стрекочущие (нематоциты) клетки, а также недифференцированные интерстициальные клетки. В гастродермисе имеются эпителиально-мышечные и железистые клетки. Между эпителиальными пластами расположен внеклеточный матрикс - мезоглея, степень развития которой сильно варьирует у разных видов. У Scyphozoa в мезоглее имеется самоподдерживающаяся популяция амебоцитов.

Эпителий стрекочущих архаичен, поскольку его клетки слабо дифференцированы. Например, у гидры наружный эпителий может возникать за счет дедифференцировки железистых клеток гастральной полости и их последующей дифференцировки в покровные клетки. У стрекочущих также широко распространены эпителиально-мышечные клетки. Их части, несущие ядра, образуют пласт на поверхности тела, а вытянутые базальные части содержат сократимые филаменты. По этой причине таких клеток называют эпителиально-мышечными клетками.

Для стрекочущих характерны два типа организации - полипоидная и медузоидная. У многих видов из классов Hydrozoa или Scyphozoa, происходит закономерное чередование этих стадий, или метатенез. В этом случае половое размножение связано с медузоидным поколением, тогда как для полипоидного поколения характерно бесполое размножение. Медузоидная фаза может быть редуцированной или полностью отсутствовать (например, у представителей семейства Hydrida). Стадия медузы отсутствует и у кораллов, у которых и половое и бесполое размножение обеспечивается полипами. Однако есть формы, представленные только медузами. Так, в жизненном цикле животных из отряда Trachylida нет полипоидной фазы.

Часто полипы образуют колонии с общей гастроваскулярной полостью. В колонии Hydrozoa имеются разные типы полипов, или зооидов. Большая их часть представлена гастрозооидами, или питающими полипами. У некоторых видов образуются дашпилозоиды, выполняющие благодаря обилию книдоцитов (от греч. - крапива) защитную функцию. Репродукцию осуществляют гонозоиды, или медузоидные почки, производящие гаметы. Медузоиды либо отделяются от колонии и превращаются в медуз, либо остаются в составе колонии в виде гонофоров.

Размножение. Половые клетки образуются из интерстициальных клеток. Как показали исследования, выполненные на гидрах, у этих клеток имеется

особая популяция, коммитированная как линия половых клеток. В процессе оплодотворения важную роль в снабжении ооцита питательными веществами играют фитоцитоз и слияние клеток. Для представителей данного типа характерны временные гонады, хотя у Scyphozoa образуются постоянные гонады. Оплодотворение у стрекающих обычно наружное. Однако во всех классах стрекающих имеются виды с внутренним оплодотворением, вплоть до своеобразной копуляции, описанной у актинии *Sagartia*. В последнем случае половые диски родительских особей образуют общую камеру, в полость которой выводятся гаметы и там оплодотворенные яйца развиваются до стадии личинки.

Разнообразие форм дробления сказывается и на структуре бластулы. У стрекающих описано несколько типов бластул: полая целобластула, образованная одним рядом клеток, которые окружают обширный бластоцель; пластинчатая стерробластула, также образованная одним рядом клеток, но не имеющая бластоцеля; морула; и наконец, перибластула, для которой характерно расположение внешнего слоя клеток на поверхности желточной массы. Клетки целобластулы снабжены жгутиками, которые обеспечивают ее движение. На следующем этапе развития происходит гастрюляция, в ходе которой у стрекающих образуются два основных пласта тела: наружный - эктодерма, и внутренний - энтодерма.

У стрекающих животных описаны разнообразные клеточные механизмы формирования пластов тела. Широко распространена ингрессия (от лат. *ingressus* - вступление, вхождение), или иммиграция клеток. При ингрессии некоторые клетки стенки целобластулы утрачивают жгутики, приобретают амфибондную подвижность и вселяются в полость бластулы, заполняя ее полностью. Заселение полости бластулы отдельными клетками может происходить и в результате ориентированных делений клеток стенки бластулы. Этот процесс называют деламинацией (от лат. *de* - отделение, *lamina* - пластинка, пласт). Клетки, попадающие после деления в полость бластулы, формируют энтодерму. Погружение клеток стенки бластулы может происходить и в составе эпителиального пласта. Такой тип эпителиального морфогенеза называют впячиванием, или инвагинацией (от лат. *invaginatio* - впячивание).

Образование эктодермы и энтодермы у морулы происходит в результате репринжировки клеток. Клетки, занимающие внутреннюю область зародыша, дают энтодерму, клетки внешнего слоя - эктодерму. Это разделение пластов называют морульной, или вторичной деламинацией. Наконец у многих видов описана эпибolia (от греч. - облачение, покров), или обрастание крупных микромеров делящимися микромерами. Широко представлены также и смешанные типы обособления пластов.

В результате процесса гастрюляции возникает обычно радиально-симметричная двуслойная личинка планула (от греч. - блуждающий). Наружный эктодермальный слой планулы образован ресничными клетками. Между эктодермой и энтодермой различается тонкий слой внеклеточного

матрикса - мезоглея. На стадии планулы происходит дифференциация клеточных пластов. Так, в составе эктодермального эпителия появляются эпителиально-мышечные, железистые и сенсорные клетки. В промежутках между эпителиальными располагаются интерстициальные клетки и их производные, в том числе стрекательные клетки. Местом образования интерстициальных клеток служит энтодерма, где и происходит их коммитирование. В энтодермальном эпителии образуются пищеварительные и железистые клетки. Планула имеет удлинненную форму и слегка расширена на переднем конце, который является приемником вегетативной области дробящегося зародыша. Обычно планулы лецитотрофны и необходимое для их жизни питание в виде желточных зерен, запасенных в период оогенеза, находится в их клетках. У некоторых Anthozoa описаны планктотрофные планулы, у которых после завершения инвагинации на месте бластопора образуется ротовое отверстие.

Преобразование личинки во взрослую форму носит название метаморфоз. В ходе этого процесса личинка прикрепляется к субстрату передним концом или боковой поверхностью. Обычно тело планулы сплющивается в продольном направлении и превращается в диск, на котором вырастает полип, соединенный с диском стебельком. У этого первичного гидранта в родоначальника колонии, образуются щупальцы и ротовое отверстие. В других случаях планула превращается в гидроризу - распластанное по субстрату нитевидное тело, на поверхности которого формируются полипы. Колониальные формы возникают в результате почкования первичных гидрантов.

У стрекочущих широко распространено бесполое размножение, которое может происходить как у полипов, так и у медуз. В результате бесполого размножения первичного полипа возникают колониальные формы. При бесполом размножении гидроидных медуз резко возрастает численность популяции животных, способных к половому размножению.

Систематика Книдарий достаточно хорошо разработана. Но в разных источниках количество таксонов и их ранг (классы, подклассы и отряды) немного различаются. Ниже приводится наиболее широко распространенная система типа.

Класс Гидрообразные полипы - Hydrozoa

Подкласс Гидроидолины - Hydroidolina

Отряд Антоатекаты - Anthoathecata

Отряд Лептотекаты - Leptothecata

Отряд Сифонофоры - Siphonophorae

Подкласс Трахилины - Trachylinae

Отряд Актинулиды - Actinulidae

Отряд Лимномедузы - Limnomedusae

Отряд Наркомедузы - Narcomedusae

Отряд Трахимедузы - Trachymedusae

Класс Настоящие медузы - Scyphozoa

Подкласс Коронамедузы-Coronamedusae

Подкласс Дискомедузы-Discomedusae

Класс Кубомедузы - Cubozoa

Класс Стебельчатые медузы или ставромедузы - Staurozoa

Класс Коралловые полипы - Anthozoa

подкласс Трубочатые кораллы-Ceriantharia

подкласс Шестилучевые кораллы-Hexacorallia

подкласс Восьмилучевые кораллы-Octocorallia

Класс Миксозои- Мухозоа

Класс Гидрообразные полипы (Hydrozoa)

Гидрообразные полипы объединяют низших кишечнополостных. Они в основном морские, реже пресноводные гидроидные полипы. Нередко они образуют колонии. У многих полипов в жизненном цикле имеется смена полового поколения - гидроидных медуз и бесполого поколения - полипов. Характерными чертами строения гидрополипов являются наличие гастральной полости без перегородок, нервной системы без ганглиев. Половые железы развиваются в эктодерме. Радиальные каналы гастральной системы гидроидных медуз неветвящиеся. Всего к гидроидным относится около 4 тыс. видов. Класс подразделяется на два подкласса: подкласс Гидроидолины (Hydroidolina) и подкласс Трахилины (Trachylinae).

Подкласс Гидроидолины или Гидроиды (Hydroidolina)

Гидроидолины включают большинство гидрозой - 3300 видов. Большинство представителей обитает в море, очень немногие перешли к жизни в солоноватых и пресных водах. Представитель гидроидов - пресноводная гидра (Hydra). Одиночный полип, имеющий вид стебелька, прикрепленного подошвой к субстрату (рис.43). На верхнем конце тела (анальном полюсе) расположен рот, окруженный щупальцами. Гидры обычно неподвижно, то вытягивая, то сокращая свое тело и щупальца, могут и передвигаться, шагая или кувыркаясь. Тело гидры двуслойное. Между эктодермой и энтодермой располагается базальная мембрана, или мезоглея. Основу эктодермы составляют эпителиально-мышечные клетки, переходящие к примитивным клеткам многоклеточных с двойной функцией: эпителиальной и сократительной. Это эпителиальные цилиндрические клетки, на базальном конце которых имеется сократительный отросток, расположенный перпендикулярно продольной оси тела. При сокращении таких отростков тело гидры и его щупальца укорачиваются; при расслаблении - вытягиваются. В промежутках между эпителиально-мышечными клетками имеются мелкие недифференцированные интерстициальные клетки. Из них формируются клетки эктодермы, в том числе и половые. В эктодерме имеются также клетки звездчатой формы, они располагаются под эпителиально-

мышечными клетками, контактируют своими отростками и образуют нервное сплетение. Такая нервная система называется диффузной.

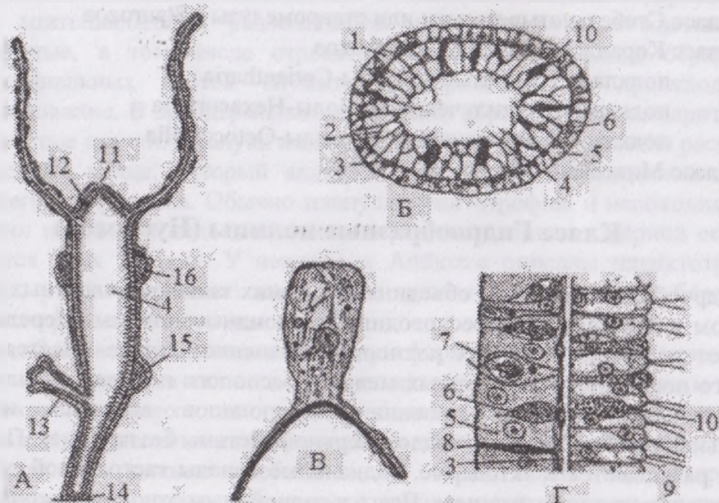


Рис.43. Строение гидры *Hydra oligactis*. А- продольный разрез (из Бриана), Б- поперечный разрез (по Полянскому), В- участок стенки тела (по Кестнеру), Г- эпителиально-мышечная клетка (по Роскину): 1- эктодерма, 2- энтодерма, 3- базальная мембрана, 4- гастральная полость, 5- клетка эпителия, 6- промежуточная клетка, 7-стрекательная клетка, 8- нервная клетка, 9- клетка энтодермального эпителия, 10- железистая клетка, 11- рот, 12- ротовой конус, 13- почка, 14- подошва, 15- яйцеклетка, 16- мужская гонада.

Для гидроидов характерно наличие особой группы стрекательных клеток, служащих для защиты и нападения. Такие клетки сосредоточены на щупальцах и образуют выпуклые скопления - своеобразные стрекательные «батареи» (рис.44). Стрекательные клетки бывают нескольких типов: пенетранты, вольвенты, глютинанты (рис.45). Из них только пенетранты обладают крапивными свойствами. Клетка-пенетрант - грушевидной формы. В ней расположена крупная стрекательная капсула со спирально закрученной стрекательной нитью. Полость капсулы заполнена едкой жидкостью, которая может переходить и в нить.

На внешней поверхности клетки имеется чувствительный волосок - книдоциль. Он представляет собой жгутик, сходный по устройству со жгутиком простейших, но в отличие от них, неподвижный. Книдоциль окружен пальцевидными выростами цитоплазмы- микроворсинками, которых можно увидеть только с помощью микроскопа. Малейшее прикосновение к книдоцилю вызывает возбуждение стрекательной клетки, проявляющееся в стремительном, подобно выстрелу, выворачивании стрекательной нити. У

пинетрантов стрекательная нить снабжена шипами. Вольвенты выстреливают короткую ловчую нить, обвивающуюся вокруг отдельных волосков и выступов тела жертвы. Глютинанты выбрасывают клейкие нити. После выстреливания стрекательные клетки отмирают.

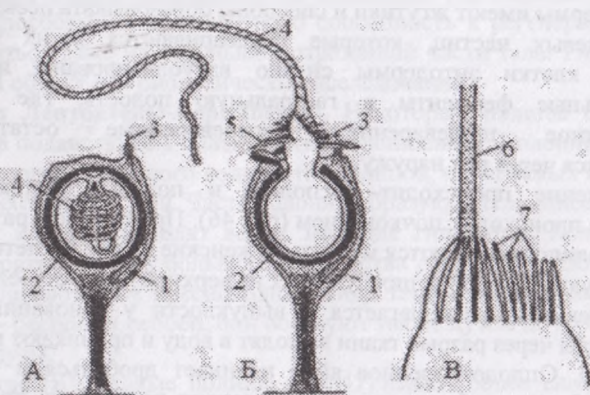


Рис.44. Строение стрекательной клетки гидры. А-состояние покоя, Б- с выброшенной стрекательной нитью (по Кюну), В- строение книдоциля (по Спунтербаку): 1- ядро, 2- стрекательная капсула, 3- книдоциль, 4- стрекательная нить с шипиками, 5-шипы, 6- жгутик, 7-микроворсинки.

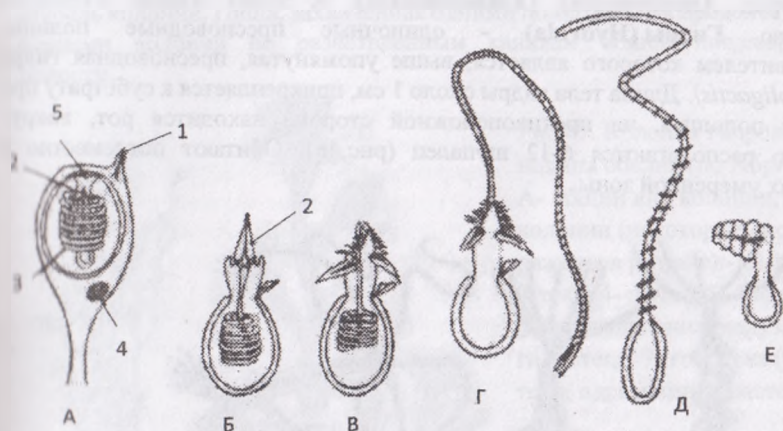


Рис. 45. Типы стрекательных клеток гидроидных полипов (по Хадорну): А-Г — гидрант в процессе выстреливания стрекательной нити, Д-Глютинант, Е- вольвент: 1-книдоциль, 2-стилеты, 3- стрекательная нить, 4-ядро, 5- основание нити.

В состав энтодермы входят несколько типов клеток: эпителиально-мускульные, пищеварительные и железистые. Эпителиально-мускульные способны к фагоцитозу. Благодаря сокращению мускульных отростков тело полипа сужается, а при расслаблении расширяется. Эпителиально-мускульные клетки энтодермы имеют жгутики и способны образовывать псевдоподии для захвата пищевых частиц, которые перевариваются в их цитоплазме. Железистые клетки энтодермы сильно вакуолизированы и выделяют пищеварительные ферменты в гастральную полость, где происходит внутриполостное пищеварение. Непереваренные остатки пищи выбрасываются через рот наружу.

Размножение происходит бесполым и половым путем. Бесполое размножение происходит почкованием (рис.46). При половом размножении в эктодерме полипов образуются мужские и женские половые клетки. Мужские клетки образуются в небольших бугорках на верхней части стебелька гидры, а крупная яйцеклетка располагается в выпуклости у основания стебелька. Сперматозоиды через разрыв ткани выходят в воду и проникают в яйцеклетку другой особи. Оплодотворенное яйцо начинает дробиться и покрывается оболочкой, образуя эмбриотеку, которая может переносить промерзание и высыхание водоема. При благоприятных условиях в эмбриотеке развивается молодая гидра, которая выходит через разрывы оболочки.

Подкласс гидроидолинов включает 3 отряда: 1. Антоатекаты - Anthothecata; 2. Лептоатекаты - Leptothecata; 3. Сифонофоры - Siphonophora.

Отряд Антоатекаты (Anthothecata). К этому отряду относится семейство Гидры (Hydrida) - одиночные пресноводные полипы, представителем которого является, выше упомянутая, пресноводная гидра (*Hydra oligactis*). Длина тела гидры около 1 см, прикрепляется к субстрату при помощи подошвы, на противоположной стороне находится рот, вокруг которого располагаются 6-12 щупалец (рис.46). Обитают повсеместно в водоемах умеренной зоны.

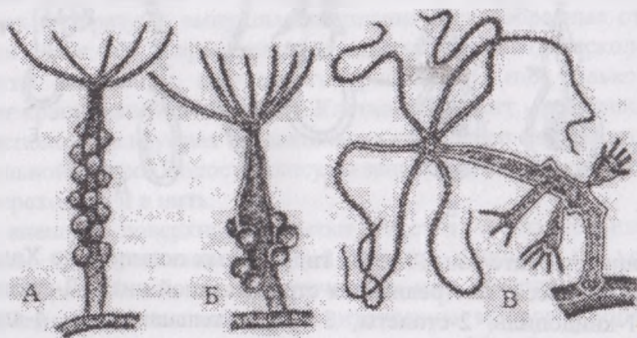


Рис.46. Гидра (*Hydra oligactis*). А- мужские гонады, Б- женские гонады, Б' - почкующая гидра (по Полянскому).

Гидры живут на небольшой глубине. Прикрепляется к различным неподвижным предметам. Они являются хищниками и питаются инфузориями, малощетинковыми червями, планктонными ракообразными, мелкими мальками рыб. Добычу парализует стрекательными клетками. В весенне-летний сезон гидры размножаются бесполым (почкование), а осенью - половыми способами. Имеет высокую способность к регенерации. Способна восстанавливаться даже из небольшой отрезанной части тела. Гидра - удобный модельный объект для биологических исследований.

Отряд Лептоатеки-Leptothecata. Некоторые полипы одиночны, как гидры, но в подавляющем большинстве колониальны. Колонии разрастаются путем почкования большого количества полипов, называемых гидрантами, не отделяющихся от колонии. Часто колонии образуют стелющиеся по субстрату ветви, от которых отходят ветви, несущие гидрантов. Колонии полипов могут состоять из очень большого количества особей. Морские гидроидные полипы отличаются от пресноводных гидр тем, что, помимо полипов, или гидрантов - бесполой особей, они образуют также путем почкования половые особи - медузы.

Морские гидроидные полипы (рис.47) имеют более сложное развитие, обычно образуют колонии. Колонии гидроидов нередко диморфны и состоят из полипов 2 типов. У полипа обелии (*Obelia*) большая часть особей - гидранты почкуют на гидру. Отличается гидрант от гидры тем, что рот расположен на выступающем ротовом стебельке, вокруг которого располагается множество щупалец без полости внутри, а его гастральная полость продолжается в общий стебелек колонии. Пища, захваченная одними полипами, распределяется между остальными колонии по разветвленным каналам общей пищеварительной системы.



Рис.47. Колония гидроидного полипа обелии (по Абрикосову). А- общий вид колонии, Б- часть колонии (некоторые особи изображены в разрезе): 1,2-гидрант, 3-тека, 4- почка, 5- бластостиль с развивающимися медузами, 6- гидротека, 7- гонотека (участок теки, одевающий бластостиль).

Клетки эктодермы колонии гидроидов выделяют скелетную органическую оболочку - перидерму. На стебельках колонии эта оболочка образует поперечные складки,

обеспечивающие гибкость ветвей. Вокруг гидрантов перидерма образует защитный колокол или гидротеку. Вторая группа особей в колонии - бластостили в форме стебелька без рта и щупалец. На бластостиле отпочковываются медузы. Размножение почкованием морских гидроидных полипов приводит к росту колонии. Половое размножение связано с развитием полового поколения - гидроидных медуз. На бластостилих колонии отпочковываются медузы, которые затем отрываются и ведут плавающий образ жизни. Медузы растут, развиваются, и в них образуются половые железы - гонады. Обычно медузы раздельнополые, хотя половой диморфизм у них не выражен.

У гидромедуз по сравнению с полипами более сложная гастральная полость, имеются примитивные органы чувств и приспособления к активному движению. Медуза имеет форму зонтика или колокола. По краю зонтика свешиваются щупальца со стрекательными клетками. На вогнутой стороне тела в центре - рот, который иногда располагается на длинном ротовом стебельке. Щупальцами медуза ловит добычу (мелких рачков, личинок беспозвоночных), которая подхватывается ротовым стебельком и затем проглатывается. Из рта пища попадает в желудок, расположенный в центре тела под куполом. От него отходят прямые неветвящиеся радиальные канальцы, впадающие в кольцевой канал, опоясывающий край зонтика медузы. Пища переваривается в желудке, распадается на мелкие частицы, которые транспортируются по каналам гастральной полости и поглощаются клетками энтодермы. Сложная гастральная полость медуз называется гастроваскулярной системой. Двигутся медузы «реактивно» при помощи сократительной кольцевой складки эктодермы по краю зонтика, называемая «парусом». При расслаблении паруса вода заходит под купол медузы, а при его сокращении вода выталкивается, и медуза движется толчками куполом вперед. Нервная система медуз диффузного типа, но имеются скопления нервных клеток по краю зонтика, которые иннервируют «парус», щупальца и органы чувств. У многих гидромедуз присутствуют органы равновесия - статоцисты - впячивание покровов с образованием замкнутого пузырька, выстланного чувствующими клетками со жгутиками. Имеется также глазки (рис.48).

У обелии происходит чередование бесполого полипоидного и полового медузоидного поколений (рис.49). На колонии полипа на бластостилих отпочковываются медузы, которые затем продуцируют половые клетки. Из оплодотворенных яйцеклеток путем дробления возникает вначале стадия бластулы - однослойного зародыша с ресничными клетками.

Затем путем иммиграции клеток бластулы в бластоцель формируется личинка паренхимула, соответствующая подобной личинке у губок. В дальнейшем часть клеток внутри паренхимулы разрушается, и образуется двуслойная личинка - планула с гастральной полостью внутри. Планула плавает при помощи ресничек, а затем оседает на дно, у нее прорывается рот, и она превращается в полип. Полип путем почкования образует колонию.

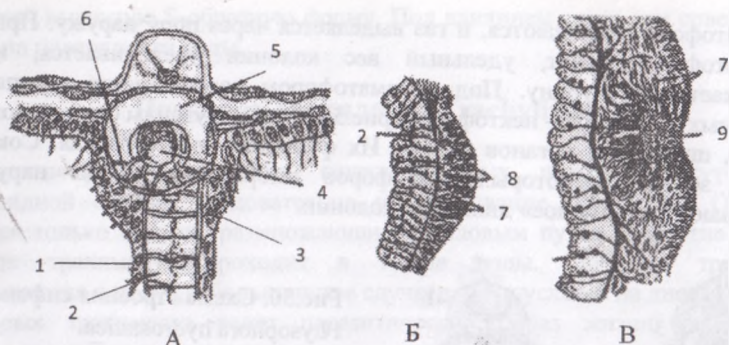
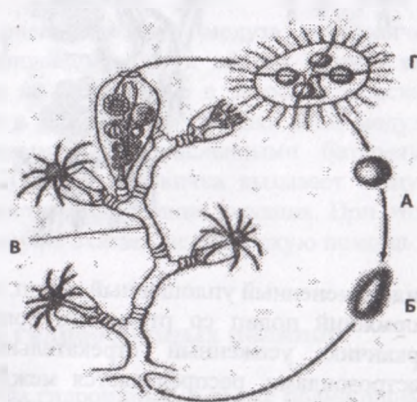


Рис.48. Органы чувств гидроидных медуз. А- орган равновесия обелии у основания шупальца (по О.и Р.Гертвигам), Б- глазное пятно медузы (из Хейман), В- глаз медузы (по Линко): 1- эктодерма шупальца, 2- эндодерма, 3- основание шупальца, 4- статолит, 5-полостьстатоциста, 6- чувствительные клетки, 7-ретинальные клетки, 8-пигментные клетки, 9- хрусталик.

Рис, 49. Жизненный цикл гидроидного полипа Obelia (по Наумову):

А - яйцо; Б - планула;
В - колония полипов с бластостилем, на котором видны развивающиеся медузы;
Г - отделившаяся медуза



Отряд Сифонофоры – Siphonophora. Сифонофоры - полиморфные колониальные гидроиды, отличающиеся от подобных морских гидроидов тем, что у них в колонии функционально дифференцированы полипоидные и медузоидные особи. Они морские, разнообразные, плавающие колониальные гидроиды. Наиболее крупные формы достигают 2-3 м, мелкие около 1 см в длину.

Колония сифонофор состоит из ствола, на котором располагаются отдельные особи, выполняющие разные функции. Полый ствол колонии соединяет гастральные полости всех особей. На вершине колонии располагается воздушный пузырь пневматофор, выполняющий функцию плавка, паруса и гидростатического аппарата. Особые клетки пневматофора выделяют газ, заполняющий его полость. Во время шторма стенки

пневматофоры сокращаются, и газ выделяется через пору наружу. При этом пневматофор спадает, удельный вес колонии увеличивается, и она погружается в глубину. Под пневматофором располагается группа плавательных колоколов – нектофоров (рис.50). Эти медузоиды без ротового стебелька, щупалец и органов чувств. Их функция - двигательная. Сокращая парус, зонтики некоторых нектофоров выбрасывают воды наружу и совершают «реактивное» движение колонии.



Рис.50. Схема строения сифонофоры *Physophora hydrostatica*.

1-пневматофор, 2- отверстие пневматофора, 3-плавательный колокол - нектофор, 4- кроющая пластинка, 5- арканчик, 6-кормящий полип гастрозоид, 7- цистозоиды, 8- половые индивиды - гонофоры, 9- тело колонии.

На остальной части ствола располагаются кормидии с разными функциями. В их состав входит крышечка, гастрозоид, пальпона, цистозоид, гонофор. Крышечка - видоизмененный уплощенный полип, прикрывающий кормидий. Гастрозоид - кормящий полип со ртом. Его сопровождает полип, видоизмененный в арканчик, усаженный стрекательными клетками. Пища, захваченная гастрозоидами, распределяется между всеми членами колонии. Пальпона представляют собой видоизмененных полипов без ротового отверстия. В последнее время выяснилось, что они выполняют функцию внутриклеточного пищеварения. Цистозоиды особи с выделительной функцией. Наконец, постоянными членами кормидия являются половые особи - гонофоры, представляющие видоизмененных медузоидов с половыми продуктами. Колонии могут быть разнополыми и обоеполыми. Оплодотворение наружное. Половые клетки выходят в воду. Из оплодотворенных яиц развиваются планулы, которые преобразуются вначале в одиночную особь, а затем почкованием в колонию.

Типичный представитель сифонофор португальский кораблик - физалия - крупный вид из теплых морей с пневматофором до 30 см и длинными щупальцами до 2-3 м. Физалия относится к ядовитым кишечнорастворимым. Ожоги от физалии опасны и для человека. Пневматофоры физалии розового или голубого цвета. На пневматофоре расположен гребень или парус.

выпуклую S-образную форму. Под влиянием ветра они совершают дрейф на поверхности воды.

Подкласс Трахилины-Trachylinae

Отличаются от морских гидроидных полипов отсутствием личиночной стадии, следовательно и чередование поколений. Обычно встречаются только медузы, размножающиеся половым путем. Развитие яиц и личинок трахимедуз проходит в толще воды. Личинки трахилид превращаются в медуз, в большинстве случаев, не опускаясь на дно. Личинки некоторых трахимедуз ведут паразитический образ жизни на других трахимедузах. Трахимедузы почти исключительно морские животные. Однако известны и несколько пресноводных форм. Трахимедуза *Craspedacusta sowerbii* обитает в пресных водоемах Северной и Южной Америки. Трахимедузы также появляются в бассейнах ботанических садов и в аквариумах. Жизненный цикл *Craspedacusta* очень сложен. Она имеет, кроме медузоидной стадии, две генерации полипов.

Среди трахимедуз встречается очень ядовитая медуза крестовичок (*Pelecanodonta vertens*), обитающая в Японском море и вблизи Курильских островов. Крестовички размножаются на мелководье в зарослях морских водорослей. Иногда они появляются в массе. Край зонтика этой медузы окружен 80 щупальцами, снабженными многочисленными батареями стрекательных клеток и присосками. Ожог крестовичка вызывает общую слабость, падение сердечной деятельности и нарушение дыхания. При этом пострадавший может погибнуть, если ему не оказать медицинскую помощь.

Экология и эволюция гидрообразных полипов

Медузные стадии жизненного цикла гидроидных, а также полипоидные стадии сифонофор являются в большинстве планктонными организмами. Они встречаются сезонно, часто в больших скоплениях, которые переносятся течениями. Некоторые медузы и сифонофоры, впрочем, являются бентическими. Полипоидные стадии обычно относятся к бентосу, и ведут прикрепленный образ жизни, но и здесь есть исключения, известно несколько планктонных гидроидных полипов. В частности, именно планктонным свободноплавающими полипами являются так называемая медуза-парусник (*Velella velella*) и португальский кораблик. Полипоидные стадии многих видов свободно прикрепляются к другим организмам: рыб, оболочников, полихет, моллюсков, ракообразных, губок, кишечнополостных, водорослей, диатомовых и др. С ними они вступают в отношения, которых можно считать как комменсализм, мутуализм или паразитизм.

Большинство гидроидных являются хищниками, использующими особенности своего образа жизни для ловли добычи. Планктонные стадии, транспортируемые по течению, часто способны также и к активному движению в поисках пищи. Расположение прикрепленных форм определяется тем где оседает планула. Колонии полипов обычно возникают в местах, где обеспечен постоянный поток воды, что увеличивает поступление потенциальной пищи. Колонии же гидроидных полипов, особенно полиморфные, по уровню специализации отдельных полипов и согласованности их действий сравнимы с единым организмом. Полипы в колонии обычно являются потомками единой планулы.

Эволюция Гидрообразных полипов. Ископаемые остатки гидроидных известны с ордовика. Последние исследования гидроидных медуз свидетельствуют о наличии у них трёх зародышевых листков. Подзонтическая полость гидромедузы и слой полосатой мышцы, который её устилает, образуются из морфологической структуры, очень напоминающей шизоцел. В этом случае между эктодермой и энтодермой формируется третий (аналог мезодермы) слой, который превращается в полость. Также сейчас имеются молекулярно-биологические данные, показывающие, что гены, которые кодируют формирование структур мезодермы у двусторонне-симметричных животных (Bilateria), присутствуют также и у гидроидов.

Предполагается, что стадия полипа у гидроидов имеет два зародышевых листка (то есть является двухслойной), а стадия медузы — три зародышевых листка (то есть является трехслойной). Если эти данные будут подтверждены доказательствами ещё и из других источников, будет решён один из крупнейших вопросов эволюции животных - переход от Diploblasta (животных с двумя зародышевыми листками) к Triploblasta (животных с тремя зародышевыми листьями).

Колонии сифонофор наиболее сложная по строению и полиморфна. У них отдельные особи подобны органам у других многоклеточных организмов. Некоторые ученые считают их единым организмом. Однако большинство исследователей рассматривают сифонофор как сложную и совершенную колонию многоклеточных. Доказательством тому служит плавный переход в классе гидроидных от одиночных полипов к колониальным, от мономорфных колоний к диморфным и полиморфным. Здесь имеют место эволюционные явления полимеризации и олигомеризации.

Домашние задания. Гидроидные полипы (С=74).

1. Характерные черты многоклеточных животных: А- тело состоит из одинаковых клеток. Б- отдельные клетки могут жить самостоятельно. В- размножаются половым путем. Г- тело состоит из различных клеток. Д- клетки выполняют неодинаковую функцию. Е- отдельные клетки не могут жить самостоятельно.

2. Строение кишечнoplостных: А-радиально симметричные. Б- билатерально симметричные. В-тело из трех слоев клеток. Г- двуслойные

животные. Д- внутренние органы расположены в полости тела. Е- полость тела выполняет функции кишечника. Ж- ткани и органы развиты. З- особые органы и ткани не развиты.

3. Составьте парные ответы из терминов и их значений: А- полип, Б- эпидерма, В- эндодерма, Г- мезоглий, Д- регенерация. Е- метагенез. Ж- цисты. З- бластоцель: 1- восстановление утраченной части тела. 2- переживание поколений. 3- половой индивид колонии. 4- наружный слой клеток. 5- сидячие кишечнополостные. 6- внутренний слой. 7- промежуточный слой. 8- бесполой индивид колонии.

4. Какие клетки находятся в эктодерме? А- кожно-мышечные. Б- стрекательные. В- чувствительные. Г- железистые. Д- промежуточные. Е- железистые. Ж- нервные. З- волокнистые.

5. Какие клетки имеются в эндодерме? А- яйцо. Б. железистые. В. железистые. Г. чувствительные.

6. Характерные черты строения кожно-мышечных клеток гидры? А- имеют стрекательную нить. Б- основание расширенное. В- имеет чувствительный волосок. Г- в капсуле имеется стрекательная нить. Д- имеют чувствительные полочки у основания. Е- клетки расположены плотно. Ж- в капсуле имеют донитая жидкость. З- клетки соприкасаются расширенными основаниями.

7. Черты строения стрекательных клеток (смотрите 6-задание).

8. Черты строения нервных клеток: А- форма амебовидная. Б- форма звездчатая. В- разбросаны по всему телу. Г- расположены в плотном ряду. Д- раздражители образуют сеть. Е - имеют мелкие поры.

9. Составьте парные ответы из клеток и их функций: А- стрекательные. Б- кожно-мышечные. В- промежуточные. Г- нервные. Д- железистые. Е- железистые: 1- сокращение. 2- регенерация. 3- раздражение. 4- защита, ловля добычи. 5- создание тока воды. 6- выделение пищеварительного сока.

10. Определите порядок бесполого размножения гидры: А- развивается молодая гидра. Б. На теле появляется выступ. В- выступ превращается в почку. Г- молодая гидра отделяется от материнского организма. Д- гидра начинает самостоятельную жизнь.

11. Определите порядок полового размножения гидры? А- зигота покрывается оболочкой. Б- весной из цисты выходит молодая гидра. В- развиваются яйцеклетка и семенные клетки. Г- гидра зимой погибает. Д- образуется циста. Е- происходит оплодотворение яйцеклетки.

12. Чем характеризуются морские гидрополипы? А- живут колониями. Б- одиночные животные. В - колония состоит из гидрантов и бластоцелей. Г- живут на бентосе. Д- живут на планктоне. Е - индивиды чашевидные. Ж - шаровидные. З- индивиды сходные с гидрой. И- колонии нитевидные. К- колонии древовидные.

13. Укажите порядок жизненного цикла обелии начиная размножения: А- медуза размножается половым путем. Б- планула оседает и превращается в полип. В- бластоцель путем почкования образует медуз. Г- из

зиготы развивается планула. Д- полип почкуясь образует гидрантов и бластоцель. Е- медузы образуют половых клеток. Ж- происходит оплодотворение.

14. Определите систематическое положение гидры от типа до вида: А- *Gidrida*, Б-*Hydrozoa*, В-*Oligactus*, Г- *Hydra*. Д- *Coelenterata*. Е-*Hydroidea*.

15. Составьте парные ответы из колоний сифанофор и их функций: А- пневматофор. Б-нектофор. В-кроющая пластинка. Г-арканчик. Д- гастрозонд. Е- цистозонд. Ж- гонозид: 1-кроющая, 2-ловля добычу. 3- активное плавание. 4- плавание по ветру. 5-половое размножение. 6- выделение. 7- пищеварение.

Класс Сцифоидные (Настоящие) медузы – *Scyphozoa*

Сцифоидные медузы - морские кишечнополостные, приспособленные к плавающему образу жизни. Основная часть их жизненного цикла проходит в форме медуз. Фаза полипа в жизненном цикле кратковременна или отсутствует. Общий план строения сцифомедуз совпадает с строением гидромедуз. В отличие от гидроидных, сцифоидные медузы имеют: 1) более крупные размеры; 2) сильно развитую мезogleю; 3) более развитую нервную систему с восемью обособленными ганглиями; 4) энтодермальными гонадами; 5) желудок, разделенный на камеры.

Способ передвижения – «реактивный», но поскольку сцифоидные не имеют «паруса», передвижение достигается за счет сокращения стенок зонтика. По краю зонтика располагаются комплексные органы чувств – ропалии. Каждый ропалий содержит «обонятельную ямку», орган равновесия и стимуляции движения зонтика –статоцист, светочувствительный глазок. Сцифоидные медузы – хищники, однако глубоководные виды питаются погибшими организмами. Известно около 200 видов. Их численность в морях бывает очень высокой. В период тропических дождей, когда много сносится органики в море, развивается множество планктонных организмов, прибрежные воды переполнены медузами. В Китае и Японии они являются объектами промысла и используются в пищу.

Сцифомедузы очень разнообразны по форме и размерам. Яркоокрашенная медуза с сильно стрекательными свойствами циганка обитающая в полярных морях достигает 2 м в поперечнике, а ее щупальца свешиваются вниз на 20-30 м. Широко распространенная медуза морского блюда - *Aurelia aurita* достигают до 40 см в диаметре. Этот вид с нестрекательными свойствами.

Строение и образ жизни аурелии. Форма тела аурелии в виде круглого зонтика. По краю зонтика расположены короткие и тонкие щупальца (рис. 51). В центре на вогнутой стороне зонтика находится рот. Стрекательные клетки у медуз расположены на щупальцах и ротовых лопастях. Рот ведет в короткий ротовой стебелек, выстланный эктодермой. Затем пища попадает в желудок с четырьмя карманами. От него отходят по восемь ветвящихся и неветвящихся каналов, впадающих в кольцевой канал. В карманах желудка имеются

центральной пицты, увеличивающие пищеварительную поверхность. По прямому каналу пища передвигается из желудка в кольцевой канал, а по боковым каналам - обратно в желудок. Непереваренные остатки пищи удаляются через рот.

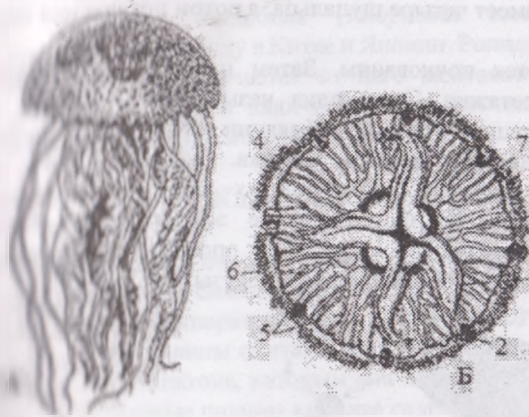


Рис.51. Сцифоидные медузы. А- корнеротая медуза, Б- аурела:
1- рот, 2- ропалия,
3-ротовые лопасти,
4- кольцевой канал,
5- радиальные каналы,
6-щупальца, 7-половые железы.

Нервная система сцифомедуз диффузная, но имеются скопления нервных клеток - ганглии по краю зонтика. Органы чувств у аурелии образуют ропалии - скопления укороченных щупальца медузы. Внутри ропалии находится хрусталик, а по бокам - два пузырьвидных глазки. На соседних укороченных щупальцах размещаются обонятельные ямки. Глаза сцифомедуз более развиты, чем у гидромедуз. Это глазные пузыри с роговицей и хрусталиком (рис.52). Глаза медуз обладают лишь светочувствительной функцией. У аурелии зонтик имеет восемь ропалий, расположенных напротив каждого из ротовых выходящих каналов. Под ропалиями находятся восемь ганглий. Медузы раздельнополы. Гонады образуются в энтодерме желудка. Оплодотворение наружное. Из яиц развиваются личинки-планулы. У самок планулы развиваются в складках ротовых лопастей. Развивающиеся из них планулы покидают тело материнской особи.

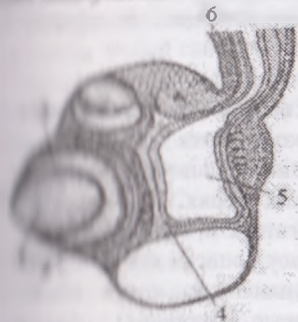


Рис.52. Продольный разрез через ропалии медузы *Carybdea* (разрез прошел через двух глаз, по Шевякову): 1- хрусталик, 2 - светочувствительный слой ретиальных клеток, 3- стекловидное тело, 4-энтодермальная выстилка ретиальных клеток, 5-радиальный канал, 6- эктодерма ропалия.

Жизненный цикл. У большинства сцифомедуз наблюдается метогенез - чередование полового и бесполого поколения (рис.53). Полипоидное поколение с бесполом размножением кратковременно. У аурелии после полового размножения из оплодотворенных яиц развиваются личинки-планулы, которые, оседая на дно, дают начало полипу сцифистоме. Первоначально сцифистома имеет четыре щупальца, а потом появляются еще четыре.

Сцифистома размножается почкованием. Затем на теле сцифистомы появляются поперечные перегородки. Эта стадия называется стробилой, а поперечное деление - стробилиацией. Путем стробилиации образуются молодые медузы - эфиры с вырезанными краями зонтика. Эфиры плавают и развиваются во взрослых медуз. У сцифоидных медуз преобладает медузоидное (половое) поколение. Формирование эфиры предполагает радикальную перестройку, связанную с утратой провизорных органов сцифистомы и развитием органов формирующейся медузы.

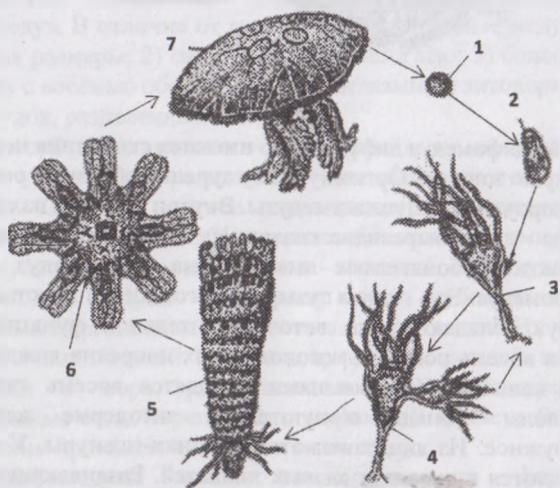


Рис. 53. Жизненный цикл сцифомедузы (по Байеру): 1- яйцо, 2- планула. 3-сцифистома, 4- почкующая сцифистома, 5- стробилиация, 6- эфира, 7- взрослая медуза.

Сцифоидные медузы широко распространены во всех морях и составляют важную часть морского зоопланктона. Класс подразделяется на 2 подкласса: Коронамедузы (*Coronamedusae*) и Дискомедузы (*Discomedusae*).

Цианея (*Cyanea arctica*) обитает в арктических морях. Является самой крупной медузой: диаметр зонтика может достигать 2 м, длина щупалец - 30 м. Цианея ярко окрашена, яд стрекательных капсул опасен для человека.

Корнерот (*Rhizostoma pulmo*) не имеет щупалец по краям зонтика. Ротовые лопасти раздваиваются, их боковые стороны образуют

многочисленные складки, которые срастаются между собой. Концы ротовых лопастей заканчиваются восемью корневидными выростами, от которых медуза получила свое название. Рот у взрослых корнеротов зарастает, пища поступает через многочисленные мелкие отверстия складок ротовых лопастей. Питается мелкими планктонными организмами. Встречается в Черном море.

Ропилема съедобная (*Rhopilema esculenta*) наряду с аурелией употребляется в пищу в Китае и Японии. Ропилема напоминает черноморского корнерота, но отличается от него желтоватой или красноватой окраской ротовых лопастей и наличием большого числа пальцевидных выростов. В пищу используется мезоглея зонтика.

Класс Коралловые полипы - Anthozoa

Коралловые полипы - колониальные, реже одиночные морские полипы. Развиваются без смены поколений. Почти все виды обитают в теплых морях, где средняя температура воды составляет 20°C и выше. Преимущественно коралловые полипы обитают в прибрежной зоне на глубине не более 20 м, где много планктона, которым они питаются. Известно около 6000 видов.

Коралловые полипы крупнее гидроидных полипов. У них сильно развита мезоглея. У многих видов хорошо развит роговой или известковый скелет, который может быть наружным, образованным эктодермой, или внутренним, формирующимся в мезоглее. Гонады образуются в энтодерме. Развитие с метаморфозом без чередования поколений. Личинка называется планулой. Нервные клетки образуют густое сплетение на ротовом диске. У коралловых полипов наблюдается переход лучевой симметрии к билатеральной.

Класс делится на подклассы Восьмилучевые, Шестилучевые и Трубочатые кораллы. Тело полипов цилиндрическое. Одиночные полипы подошвой прикрепляются к субстрату, а колониальные к общему телу колонии. Рот расположен на оральном полюсе и окружен щупальцами. У восьмилучевых всегда восемь перистых щупалец. У шестилучевых щупальца гладкие и их число кратно шести.

У коралловых полипов гастральная полость имеет сложное строение. Рот ведет в сплюснутую глотку со складчатой эктодермальной выстилкой. Гастральная полость подразделена септами на камеры. У восьмилучевых в одном конце глоточной щели имеется сифоноглиф - желобок, выстланный мерцательным эпителием (рис.54). У Шестилучевых сифоноглифов два - в обоих углах глоточной щели. Щелевидная глотка и наличие 1-2 сифоноглифов нарушают радиальную симметрию полипов, и потому у восьмилучевых полипов можно провести только одну, а у шестилучевых только две плоскости симметрии. Глотка ведет в гастральную полость, которая подразделена перегородками - септами. Септы свободным краем прирастают к глотке, а ниже глотки не смыкаются, образуя желудок. Края септ усажены стрекательными и пищеварительными клетками, образуя мезентериальные нити. Добычи, умерщвляется в желудке и постепенно переваривается. Септы

увеличивают пищеварительную поверхность у полипов. У Восьмилучевых имеются восемь септ. У шестилучевых септ, не менее 12, и их число кратно шести. Расположение мускульных валиков на септах восьмилучевых нарушает радиальную симметрию.

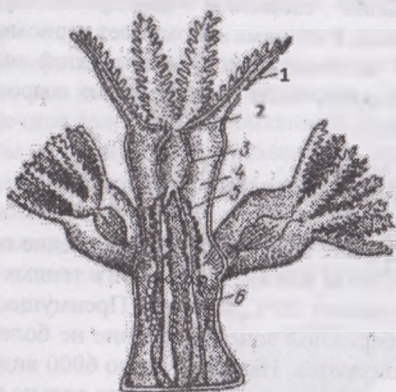


Рис. 54. Схема строения части колонии восьмилучевого кораллового полипа (по Л. и Б.Шимкевич):

1-щупальце, 2-ротовое отверстие, 3- глотка, 4-септа (перегородки кишечной полости), 5- мезентеральные типы, 6- яйцо.

Многие коралловые полипы питаются планктоном. Крупные одиночные полипы - Актинии способны ловить крупных животных: рыбу, креветок. Некоторые виды коралловых полипов живут в симбиозе с одноклеточными водорослями, которые содержатся в мезоглее.

Для коралловых полипов, ведущих в основном прикрепленный образ жизни, характерно наличие скелета, который образуется по-разному у разных подклассов. Скелет у восьмилучевых полипов внутренний и образуется в мезоглее. Скелет может быть роговым или известковым. Скелетные элементы образуются в клетках- склеробластах. Скелетные элементы сливаясь между собой, формируют общий скелет (ствол) колонии. Внутренний скелет пронизан сетью энтодермальных каналов, связывающих всех членов колонии.

У шестилучевых полипов скелет наружный, выделяемый эктодермой. Рост наружного скелета вокруг молодого полипчика происходит от области подошвы, где возникает вначале подошвенная пластинка, а на ней формируются известковые септы - склеросепты, а затем уже образуется чашечка - тека, которая защищает весь полип до уровня щупалец. Скелет часто обрастает складками кожи сверху. Из шестилучевых полипов у актиний отсутствует скелет.

Размножение и развитие. Полипы могут размножаться бесполым путем: почкованием, делением в поперечном и продольном направлениях. Полипы раздельнополы. Гонады созревают на септах в энтодерме. Сперматозоиды через разрывы стенки гонад выходят в гастральную полость, а затем наружу и проникают через рот в полость женской особи. Оплодотворенные яйцеклетки некоторое время развиваются в мезоглее септ. Личинки планулы обычно покидают материнский полип, а затем оседают на твердый субстрат и

превращаются в полипов. Большинство коралловые полипы развиваются без метаморфоза и личинка планула не образуется.

Подкласс Восьмилучевые кораллы – Octocorallia

Для восьмилучевых кораллов, или альционариям характерно образование колоний из миниатюрных полипов (обычно не более 1 см), с наличием венчика из восьми щупалец и восьми мезентериальных перегородок. Скелет с известковыми и роговыми элементами залегает в мезоглее. В жизненном цикле присутствует непитающаяся планктонная личинка.

Подкласс включает мясистые кораллы (Alcyonidae), морские перья (Pennatulidae), горгониды (Gorgonidae), органчики (Tubiporidae) и гелиопориды (Helioporidae). Примером мягких кораллов могут служить колонии альционарии (морская рука). Некоторые органчики обладают известковым скелетом, образующим трубочки в мезоглее, спаянные поперечными пластинками. Их скелет по форме напоминает орган. Органчики образуют крупные шаровидные колонии и участвуют в образовании рифа.

Роговые кораллы – Gorgonacea. Роговые кораллы имеют внутренний роговой скелет. Около 1200 видов, встречаются преимущественно в тропических морях. Веерообразные колонии образуют горгонарии, называемые веером Венеры. К числу горгонарий относятся промысловые красные кораллы (*Corallium rubrum*), добываемые в Средиземном, Красном и других морях. Их органический скелет пропитан известью и обладает различными оттенками красного цвета. Из красного коралла изготавливают ценные ювелирные изделия.

Морские перья – Pennatulacea образуют колонии перьевидной формы с толстым стволом, на котором по бокам правильными рядами располагаются полипы. Число видов около 300. Самые крупные колонии высотой до 2,5 м (*Umbrella encrinus*). Колонии *Pennatula* способны к свечению. Морские перья прирастают в грунте, а иногда переплывают с места на место.

Подкласс Шестилучевые кораллы – Hexacorallia

Шестилучевые кораллы имеют множество щупалец в шестикратном числе. Их гастроваскулярная полость разделена септами, число которых также кратно шести. Из-за наличия двух сифоноглифов и щелевидной формы щупалок их шестилучевая симметрия сокращается до двулучевой. Скелет наружный, известковый, редко отсутствует.

Актинии – Actinaria включает крупные одиночные формы полипов без скелета. Часто они ярко окрашены, и их называют морскими анемонами. Они хищники, иногда поедают даже мелких рыб. Могут медленно передвигаться на подошве. Некоторые актинии живут в симбиозе с раками-отшельниками (рис.55), которых они используют как средство для передвижения; а актинии защищают отшельников от врагов.

Антипатарии (*Antipatharia*) образуют перистые колонии с осевым роговым скелетом. Обычен черный коралл, из скелета которого изготавливают различные изделия: трубки, рукоятки тростей, ножей.

Мадрепоровые кораллы - *Madreporaria* содержит более 2500 видов одиночных и колониальных полипов. Для madreporovых кораллов характерно наличие мощного известкового скелета. Они являются основными рифообразователями. К ним относятся кораллы мозговики (*Leptoria*) в виде полушарий и грибовидные кораллы (*Fungia*).



Рис.55. Симбиоз актинии и рака отшельника (по Макарову).

Происхождение коралловых рифов. Скопление коралловых полипов с известковым скелетом образуют рифы. Рифы состоят в основном из madreporovых и частично из шестилучевых полипов. В состав рифов входят также губки, мшанки, моллюски и др. животные, имеющие скелет. Коралловые рифы являются своеобразной экосистемой аутоотрофных и гетеротрофных организмов. В рифах обитают очень разнообразные представители морской фауны и флоры. Все организмы в рифах взаимосвязаны между собой пищевыми цепями.

Рифообразующие коралловые полипы распространены в тропических областях Мирового океана. Они могут

обитать только при нормальной температуре воды (не менее 20°C). Кроме того, кораллы чувствительны к освещенности и насыщенности воды кислородом и потому встречаются по мелководью и обычно не заходят на глубину более 50 м. Экосистема коралловых рифов основана на безотходном процессе. В клетках эндодермы полипов обитают в симбиозе одноклеточные водоросли — зооксантеллы. Водоросли получают от кораллов защиту и углекислый газ (продукты дыхания) для фотосинтеза, а также некоторые соединения азота и фосфора из продуктов диссимиляции полипа. А коралловые полипы получают от водорослей кислород, необходимый для дыхания. Кроме того, полипы частично питаются за счет водорослей путем использования продуктов фотосинтеза водорослей. Без водорослей кораллы погибают.

Различают рифы береговые, барьерные и атоллы - коралловые острова кольцевидной формы. Гипотезу о происхождении коралловых рифов впервые предложил Ч. Дарвин (1836). По его мнению, все типы рифов образовались в результате опускания суши. Если остров, окруженный береговым рифом постепенно опускается, его берега отступают от рифа, который достраивается

до поверхности океана и превращается в барьерный риф. При полном разрушении острова остается кольцо от прежнего барьерного рифа, т. е. образуется коралловый остров - атолл, который потом постепенно заселяется растениями и животными. Из отмирающих коралловых рифов, погруженных в океан, остаются осадочные породы - коралловые известняки.

Значение кишечнораотовых животных. Кишечнополостные имеют большое значение в цепи питания в океане. Они поглощают взвешенные органические частицы и очищают морской воды. Коралловые полипы участвуют в круговороте кальция в биосфере и образовании осадочных пород.

Медузы используют в пищу в засоленном виде в Японии и Китае. Промысловое значение имеют кораллы, из которых изготавливают украшения, предметы искусства. Ветки красных и черных кораллов продают в качестве сувениров. Их стоимость приравнивается к полудрагоценным камням. Из них изготавливают ювелирные изделия. Коралловые известняки - прекрасный строительный материал. Из некоторых гидроидных полипов получают биологически активных веществ в медицине.

Филогенез и экологическая радиация кишечнораотовых. Кишечнополостные - древняя группа примитивных многоклеточных животных, известных с докембрийского времени. Имеются несколько гипотез происхождения кишечнораотовых. Все они базируются на сравнительно-филогенетических, онтогенетических и экологических данных.

По мнению И.И.Мечникова, В.Н.Беклемишева и Д.В.Наумова далекими предками кишечнораотовых являются двуслойные плавающие многоклеточные, похожие на планулу. Предполагалось, что первыми кишечнораотовыми были одиночные полипы, развивающиеся без метагенеза. На ранних этапах эволюции кишечнораотовых отделилась группа полипов, от которых в дальнейшем произошли коралловые полипы и сцифоидные. А от полипов без перегородок в дальнейшем развились различные группы гидроидных. В дальнейшем гидроидные эволюционировали по пути формирования колониальности и метагенеза с образованием медузоидного поколения. Некоторые морские колониальные гидроиды развили скелет (*Hydrocorallia*, *Leptothoa*). Другие в связи с переходом к обитанию в пресных водах приспособились в организации и изменили жизненный цикл. Так, гидры (*Hydrida*) утратили медузоидное поколение, а пресноводные трахимедузы (*Trachymedusae*) сократили или утратили полипоидную фазу развития. От некоторых колониальных гидроидов, возможно, произошли полиморфные колонии сифонофор.

Сцифоидные медузы, возможно, произошли от одиночных сцифоидных полипов, развивающихся без метагенеза, постепенно преобразовавшим к филогенетическим полипам, образующим плавающее поколение медуз. Затем сцифоидные утратили в жизненном цикле полипоидное поколение и стали размножаться лишь половым путем.

Домашние задания. Сцифомедузы и Коралловые полипы (С=69)

1. Черты сцифоидных медуз: А-имеют форму чашечки или зонтика. Б- имеют форму цилиндра или состоит из множества индивидов. В- полости всех полип в колонии сообщаются. Г- тело прозрачное Д-часто образуют известковый скелет. Е- живут в планктоне. Ж- ведут сидячий образ жизни. З- часто одиночные животные

2. Черты строения аурелии: А- форма в виде цилиндра. Б- форма в виде зонтика. В- рот в верхней части тела. Г- мезоглий сильно развит. Д- по краям тела находятся короткие и тонкие щупальца. Е-вокруг рта имеются многочисленные щупальца. Ж-щупальцы расположены в несколько ряд. З- тело в форме цветка. И- вокруг рта имеются четыре крупные щупальца. К-рот расположен в центре брюшной стороны.

3. Образ жизни аурелии: А-обитает в бентосе. Б- обитает в планктоне. И- медленно передвигается на подошве. Г- совершает реактивное движение, выталкивает воду из под зонтика, Д- Питается планктоном, Е-хищные, ловят добычу многочисленными щупальцами.

4. Строение полости тела аурелии: А- состоит из глотки и четырехкамерного желудка. Б-рот соединяется с желудком с помощью трубчатой глотки. В-от желудка начинается восемь радиальных ветвистых канальцы. Г- полость тела с помощью поперечных или продольных перегородок разделена на отдельные камеры. Д- между ветвистыми канальцами находятся не ветвистые канальцы. Е-все канальцы соединены кольцевым каналом по краям зонтика. Ж-ротовое отверстие окружено многочисленными щупальцами, З-колониальные или одиночные.

5. Питание аурелии: А- питается мелкими рачками и малками рыб. Б- питается рыбами и червями. В- живет в симбиозе с раками отшельниками. Г- питается остатками пищи рака. Д-жертву обездвигивает с помощью стрекательных нитей. Е- пища переваривается в желудке. Ж- переваренная пища распределяется по канальцам. З- пища переваривается в канальцах.

6. Характерные черты медуз: А- нервные клетки разбросаны по телу. Б- нервные клетки расположены по краям зонтика. В- чувствует шум. Г- чувствует давление, свет и запах. Д-чувствует бурю. Е- нервные клетки образуют нервную сеть.

7. Определите порядок жизненного цикла аурелии начиная формирования половых клеток: А-происходит оплодотворение яйцеклетки. Б-яйцеклетки образуются в полости теламедузы. В-личинка превращается в полип. Г- семенные клетки поступают в полость тела самки. Д-из эфиров развиваются медузы. Е-из яйца развивается личинка планула. Ж- формируются эфиров. З- полип размножается поперечным делением.

8. Черты, свойственные коралловым полипам (смотрите задание 1).

9. Строение Актиний: (смотрите задание 2).

10. Образ жизни Актиний (смотрите задание 3).

11. Строение полости тела Актиний (смотрите задание 4).

12. Как питается Актиния? (смотрите задание 5).

13. Составьте парные ответы из сцифоидных медуз и их свойств: А- урелия, Б-корисротая медуза, В-крестовичек, Г-полярная медуза, Д-картинкалмус; 1- ядовитая, распространена вблизи Австралии и Индонезии. 2- ядовита, встречается в морях Дальнего Востока. 3-встречается во всех морях, не ядовитая, 4- встречается в Черном море, ядовита. 5-встречается в Северных морях, ядовитая.

14. Характерные черты Коралловых полипов: А-живут колониями или одиночно, Б- активно плавают, В- размножаясь почкованием образуют рифы. Г- размножаются только бесполым путем. Д- встречаются в пресных водах. Е- имеют известковый скелет. Ж- скелет из кремния и известняка. З- образуют риф.

15. Какие черты кишечнополостных доказывают их происхождение от кишечнополостных? А- форма тела. Б-отсутствие специализации клеток. В- наличие митотических клеток. Г- переваривание пищи внутри клетки.

16. Определите систематическое положение аурелии: А- Aurelia, Б- Scyphozoa, В- Aurita. Г- Coelenterata.

17. Составьте парные ответы из русских и латинских названий: А- кишечнополостные. Б- Морские гидроидные полипы. В- Коралловые полипы. Г- морское блюдце. Д- Гребневики: 1-Anthozoa, 2- Ctenophora. 3-Coelenterata. 4-Aurelia. 5- Leptolida.

ТИП ГРЕБНЕВИКИ - CTENOPHORA

Гребневики - немногочисленные морские радиально - симметричные, преимущественно плавающие, реже ползающие или сидячие животные. Известно около 120 видов гребневиков. Долгое время гребневики были включены к кишечнополостным. И только в конце XIX века они были выделены в отдельный тип.

Гребневики обладают некоторыми общими сходными с кишечнополостными особенностями, в частности, гетерополярной осью и радиальной симметрией, двухслойным строением тела и наличием кишечной полости. Вместе с тем, они существенно отличаются от кишечнополостных наличием особых органов движения - гребных пластинок, расположенных меридиональными рядами (рис.56).

Каждая пластинка состоит из слипшихся крупных ресничек. У гребневиков отсутствуют стрекательные клетки, но имеются особые клейкие клетки на абсорбтивных щупальцах. У них имеется абсорбтивный орган, регулирующий питание. Развитие прямое, без личиночной фазы. В процессе эмбриогенеза у них прямо эктодермы и энтодермы закладывается зачаток первичного зародышевого листка - мезенхимы. Из мезенхимы формируются мезоглеевые клетки в мезоглее. К типу гребневиков относится лишь один класс - Leptolida.

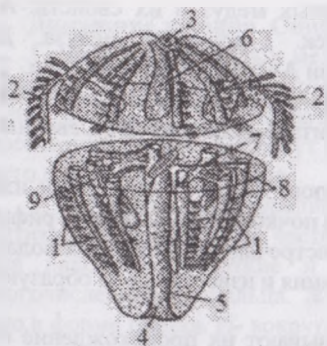


Рис.56. Схема строения гребневика (по Гертвигу):

- 1 — гребные пластинки,
- 2-щупальца, 3- орган равновесия,
- 4- рот, 5- глотка, 6- полость кишечника, 7- кишечные каналы,
- 8- продольные каналы,
- 9- влагалище щупалец

Гребневники населяют все моря. Среди них самые мелкие достигают 2-3 мм в длину, а самый крупный из них венерин пояс (*Cestum veneris*) может быть длиной до 3 м. Большинство виды питаются преимущественно планктоном. Типичные плавающие гребневники имеют овальной формы со щупальцами и лентовидные без щупалец. Специализированными формами являются ползающие и сидячие на бентосе гребневники.

У плавающих гребневиков на оральном полюсе тела расположен рот, а на аборальном - чувствующий аборальный орган. В их строение четырехлучевая или восьмилучевая симметрия сочетается с двулучевой. Так, число меридиональных каналов с гребневидными пластинками равно восьми, а щупалец лишь два.

Движение гребневиков происходит за счет взмахов гребных пластинок, а сокращение мышечных волокон изменяет направление движения. Мускульные клетки наиболее развиты в щупальцах, которые могут сильно вытягиваться или сокращаться. Имеются особые влагалища, в которые могут втягиваться щупальца. При помощи клейких клеток на щупальцах они отлавливаются мелкие планктонные организмы.

Аборальный орган гребневиков состоит из эктодермального утолщения, на котором находятся четыре дужки из слипшихся длинных жгутиков. Между дужками расположен статолит в виде конкреции фосфорнокислого кальция. Сверху аборальный орган покрыт куполом из длинных склеенных ресничек. Аборальный орган выполняет функцию органа равновесия и регулирует движение гребных пластинок. Таким образом, гребные ряды вместе с аборальным органом образуют единую особую двигательную систему, обладающую чувствительностью и двигательной активностью.

Нервная система гребневиков представлена отдельными нервными клетками, разбросанными в эктодерме. У них под рядами гребных пластинок, около рта и под аборальным органом наблюдается скопление нервных клеток. У них сильно развита мезоглея, как у медуз. Некоторые гребневники имеют розоватую окраску, а гребные пластинки переливаются цветами радуги. Многим гребневикам характерно свечение в темноте, что помогает особям одного вида находить друг друга.

Гребневики имеют сложную гастроваскулярную систему, состоящей из эктодермальной глотки и энтодермального желудка с отходящими от него каналами. Рот расположен на оральном полюсе. Рот ведет к глотке, переходящей в желудок. От желудка отходят каналы. Один из каналов направлен к аборальному полюсу и на конце разветвляется на четыре коротких веточки, две из которых слепозамкнутые, а две открываются порами наружу по бокам от аборального полюса. Глотка и желудок сплюснутый. Появление дополнительных отверстий в гастроваскулярной системе, можно рассмотреть, как первую эволюционную попытку низших многоклеточных образовать анальное отверстие. Два слепых канала гастроваскулярной системы направлены от желудка к оральному полюсу. Еще два канала отходят от желудка в экваториальной плоскости и дважды дихотомически делятся. Образовавшиеся восемь радиальных каналов впадают в восемь меридиональных каналов.

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

Захваченная щупальцами пища передается в рот и переваривается в глотке и желудке под действием пищеварительных ферментов железистых клеток энтодермы. Затем пища транспортируется по каналам гастроваскулярной системы и усваивается пищеварительными клетками энтодермы. Гастроваскулярная система так же выполняет функции внутренней полости, где происходит газообмен, выделение продуктов обмена и осуществляется половая функция.

Половые железы образуются в энтодерме меридиональных каналов. Гребневики - гермафродиты, и у них формируются одновременно семенники и яичники. В стенках каждого меридионального канала по бокам располагаются один семенник и один яичник. Созревшие половые клетки через разрывы тканей поступают в гастроваскулярную систему и через рот выходят наружу. Оплодотворение яйцеклеток и последующее развитие зигот происходит в воде, или в гастроваскулярной системе. Развитие прямое, без личинок.

Гребневики подразделяются на два класса: Щупальцевые гребневики (Tentaculata) и Бесщупальцевые гребневики (Nuda). Щупальцевые включает несколько отрядов, а бесщупальцевые включает только один отряд (Beroida).

Отряд Цидипповые (Cydippida) - примитивные и древние плавающие гребневики со щупальцами. Типичные виды плевробрахия (Pleurobrachia pileus) и мертензия (Mertensia ovum) питаются планктоном, отлавливая мелких животных щупальцами.

Отряд Ползающие гребневики (Platyctenida)- уплощенным по вертикальной оси телом. Эти животные ползают на оральной поверхности тела (рис.57). Они питаются, выворачивая глотку и облегая ею добычу. Некоторые гребневики при помощи щупалец профильтровывают и улавливают планктон. Ползающий гребневик (*Coeloplana*) описан И. И. Мечниковым и А. О. Ковалевским еще в XIX в. Считалось, что они являются переходной формой к плоским червям. Как было доказано, их сходство является результатом конвергентной развития в сходной среде обитания. Среди них имеются сидячие формы с двумя сифонами, наподобие полипов. В отличие от полипов, ротовое отверстие гребневиков обращено к субстрату.

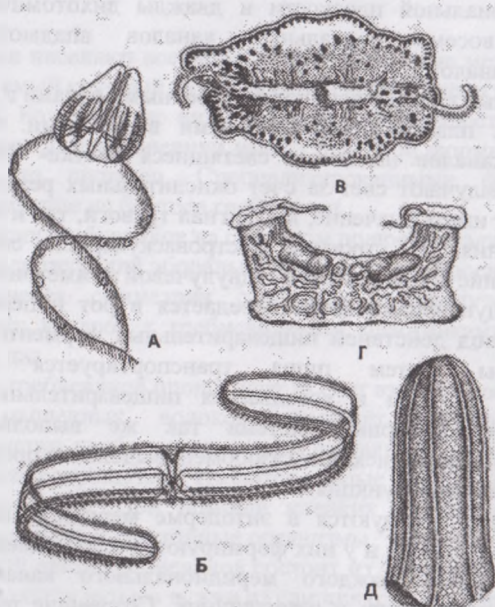


Рис.57. Различные представители гребневиков. А-Г — щупальцевые гребневики: А - *Cydippe* (по Хуну); Б- «Венерин пояс» (*Cestus veneris*) (по Мейеру); В - ползающий гребневик *Coeloplana* (по Кюкенталю); Г - сидячий гребневик *Tjalfiella* (из Догеля); Д - бесщупальцевый гребневик *Beroe cucumis* (по Наумову).

Отряд Лентообразные гребневики (Cestida). Тело сплющено и сильно вытянуто в виде ленты. Типичным видом является венерин пояс, достигающий в длину до 3 м. Обитает в Средиземном море, Атлантическом океане. Плавает, изгибая тело при помощи мышечных лент, а гребные пластинки имеют лишь вспомогательное значение при движении. Два щупальца сильно укорочены

Питаются планктоном, пищу заглатывают ртом. Тело венерин пояс прозрачное, гребные ряды переливаются радугой, ночью светятся.

Отряд Морские огурцы (*Beroidea*) - свободноживущие плавающие животные без щупалец. Хищники, заглатывающие других гребневиков и медуз. Они имеют огромный рот и добычу заглатывают целиком. Двигаются при помощи гребных пластинок. В свою очередь, они сами служат пищей для рыб.

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

В экологической радиации гребневиков наблюдается переход от плавающих пелагиобиентов со щупальцами к специализированным пелагиобионтам, лентовидным и бесщупальцевым, а также ползающим и сидячим бентобионтам (рис.57).

Таким образом, у гребневиков направленность эволюции жизненных форм полностью противоположна кишечнополостным. У кишечнополостных наблюдается переход от сидячих к плавающим формам, а у гребневиков - от плавающих к сидячим.

У ГЛАВА

БИЛАТЕРАЛЬНЫЕ ПЕРВИЧНОПОЛОСТНЫЕ ЖИВОТНЫЕ (BILATERIA)

Билатеральная симметрия - симметрия зеркального отражения, при которой объект имеет одну плоскость симметрии, относительно которой две его половины зеркально симметричны. Ось симметрии у билатерально симметричных объектов отсутствует. У животных билатеральная симметрия проявляется в схожести или почти полной идентичности левой и правой половин тела. При этом у активных животных происходит цефализация (обособление головного отдела тела). Цефализация обусловлена тем, что передний конец тела, несущий ротовое отверстие и органы захвата пищи (челюсти и др.), первым вступает в контакт с новыми объектами среды. Поэтому в нём концентрируются органы чувств (глаза, щетинки, пальпы, органы равновесия) и передние отделы центральной нервной системы (головной мозг), регулирующие функции этих органов. Для защиты указанных органов и головного мозга у позвоночных развился череп, у беспозвоночных твёрдые наружные покровы.

Считают, что развитие билатеральной симметрии и парных конечностей в эволюции животных связано с ползанием по субстрату (по дну водоема), в связи с чем обособлением спинной и брюшной, а также правой и левой половин тела. Это также привело к перемещению ротового отверстия на брюшную сторону. У примитивных билатеральных животных рот расположен ближе к заднему концу тела, а у более прогрессивных рот смещен к переднему концу, что дает преимущество в захвате добычи при движении головным концом вперед. Активное питание и захват пищи привело к усиленному развитию мышечной системы, особенно, поперечно - полосатых мышц. Среди животных билатеральная симметрия более выражена у подвижных форм, чем у сидячих. Билатеральная симметрия свойственна всем высоко организованным животным, кроме иглокожих.

На основе генетических и биохимических исследований все билатеральные животные считается монофилетической. В то же время у представителей некоторых групп двусторонняя симметрия может нарушаться и даже полностью утрачиваться, что наблюдается, например, в некоторой асимметрии внешнего и, особенно, внутреннего строения (в неравном развитии мускулатуры, положении сердца, печени и многих других внутренних органов). Один из наиболее известных случаев утраты двусторонней симметрии личиночные и взрослые стадии иглокожих, расположение систем органов которых глубоко асимметрично или даже приобретает характер радиальной симметрии.

Основными признаками билатеральных животных являются следующие:

1. Сложная нервная система, объединённая в цепочку или тяж. У животных, не относящихся к билатеральным нервная система отсутствует вообще (губки и пластинчатые), или она устроена примитивно-диффузно (книдарии).

2. Сквозной кишечник в виде трубки, с односторонним движением пищи от рта к анальному отверстию. У некоторых примитивных билатерий отсутствует анальное отверстие и остатки пищи удаляются через рот.

3. Развитие трех зародышевых листка: эктодерма, энтодерма и мезодерма. У животных, не относящихся к билатеральным, зародышевые листки либо вообще не выделяются (пластинчатые), либо их только два - эктодерма и энтодерма (книдарии, гребневники). Поэтому билатерии относятся к трехслойным животным. У них органы и ткани в онтогенезе развиваются из трех эмбриональных листков. Из мезодермы развиваются мышцы, и движения билатеральных становятся активным и разнообразным.

Существует палеонтологические и молекулярные точки зрения на время появления билатерий. Согласно первой, появление билатеральных животных произошло незадолго до начала кембрия. Вполне вероятно, что именно развитие разнообразия билатерий в начале кембрия привело к кембрийскому взрыву, т.е. очень быстрому по эволюционным меркам (несколько десятков миллионов лет) появлению представителей почти всех современных типов животных в раннем кембрии (около 540-510 млн лет назад). Вероятно, первые билатеральные имели центральную нервную систему, сквозную кишку и расположенные вокруг неё мышцы (возможно, сегментированные), что делает удобным как для плавания, так и ползания или рытьё. Появление роющих и истинно плавающих и летающих жизненных форм способствовало усвоению принципиально новых экологических ниш, значительному ускорению транспорта органических веществ и кислорода на большие глубины. Все это привело к ещё большему развитию биоразнообразия и широкому распространению билатеральных животных.

Билатерии вскоре после своего появления разделились на два эволюционных ствола - Protostomia (первичноротые) и Deuterostomia (вторичноротые). Их основным отличительным признаком считается способ формирования рта: у первичноротых рот развивается из бластопора (эмбрионального рта - отверстия первичной кишки на стадии гаструлы), а у вторичноротых рот не связан с бластопором.

Билатеральные имеют подразделы Бесполостные (Acoelomata) и Полостные (Coelomata) животные. Бесполостные, или низшие черви характеризуются отсутствием вторичной полости тела. Промежутки между органами заполнены рыхлой соединительной тканью - паренхимой. В случае разрушения паренхимы, у них формируется первичная полость тела (например, как у круглых червей). К вторичнополостным относится множество типов животных, в том числе высшие кольчатые черви.

Первичная полость тела, или схизоцель - пространство между внутренними органами у многоклеточных животных. Первичная полость в

отличие от вторичной полости не имеет собственной эпителиальной выстилки и ограничена непосредственно окружающими тканями и органами. Обычно схизоцель формируется в эмбриогенезе за счет расхождения или распада клеток. Чаще всего схизоцель, заполненная полостной жидкостью, выполняет опорную и транспортную функцию. У самок скребней в схизоцеле созревают половые продукты, а после копуляции там же происходит оплодотворение. У коловраток в полость тела может вворачиваться пищеводобывательный аппарат.

Первичнополостным червям относятся Брюхоресничные, Нематоды, Волосатики, Скребни, Коловратки, Приапулиды, Киноринхи и Лорициферы.

ТИП ПЛОСКИЕ ЧЕРВИ (PLATHELMINTHES)

Тело большинства плоских червей червеобразное и уплощенное в спинно-брюшном (дорзовентральном) направлении. Чаще всего по форме они напоминают пластинку или ленту. В типе известно около 15 тыс. видов. Большинство плоских червей свободноживущие животные, хотя среди них много паразитов животных и человека.

Общими для типа Плоских червей являются следующие:

1. Покров тела представлен однослойным эпителием, или клеточным синцитием. У свободноживущих видов эпителий ресничный. Под эпителием располагаются слои кольцевых и продольных мышц, между которыми может быть слой диагональной мышц. Между спинной и брюшной стенками тела тянутся пучки дорзовентральных мышц, обеспечивающих сплющивание тела. С помощью мышц происходит вытягивание и сокращение, сужение и расширение тела, скручивание, волнообразное изгибание тела. Эпителий вместе с слоями мышц образуют кожно-мускульный мешок, в котором находятся внутренние органы.

2. Плоские черви - бесполостные паренхиматозные животные, т. е. у них промежутки между стенкой тела и внутренними органами заполнены рыхлыми клетками - паренхимой.

3. Пищеварительная система состоит из эктодермального переднего и энтодермального среднего отделов. Кишечник слепо замкнут, часто разветвленный. Заднего отдела кишечника и анального отверстия отсутствуют. У некоторых примитивных форм и эндопаразитов кишечника отсутствуют.

4. Выделительная система представлена протонефридиями - ветвящимися каналами, выводящими из организма избыток жидкости и растворенных в ней продуктов обмена. Протонефридии эктодермального происхождения. Выделительные каналы начинаются звездчатыми клетками, высасывающими из паренхимы избыточную жидкость. В стенках этих клеток имеются щели, затянутые мембраной, через которые происходит фильтрация жидкости. Пучок жгутиков звездчатых клеток обеспечивает отток жидкости

от паренхимы. Выделительные каналцы соединяются в один или два выходящих канала и открываются наружу выделительными порами.

3. Органов дыхания отсутствуют. Свободноживущие плоские черви дышат через кожу. Многие эндопаразиты, обладающие анаэробным метаболизмом.

4. Нервная система состоит из парных мозговых ганглий и отходящих от них нескольких пар нервных тяжей, соединенных между собой кольцевыми тяжами - комиссурами. В целом нервная система напоминает решетку или лестницу. Такой тип нервной системы называется ортогон.

5. У свободноживущих плоских червей имеются органы чувств: глазки, органы равновесия - статоцисты и многочисленные осязательные клетки, снабженные сенциллами и органы химического чувства.

6. Плоские черви являются гермафродитами. В редких случаях встречаются раздельнополые виды. Половые органы довольно сложного строения, протоки сложные. Для женской половой системы большинства видов характерно наличие желточников, продуцирующих желточные клетки. Эмбриональный материал этих клеток используется развивающимися эмбрионами. Оплодотворение внутреннее.

7. Развитие прямое или с метаморфозом. Для эндопаразитов характерны сложные жизненные циклы с чередованием обоеполых и партеногенетических поколений.

Классификация плоских червей очень усложнена и до конца не разработана. Традиционно к ним относят классы Ресничные черви, Монogeneи, Сосальщики и Ленточные черви. Но с филогенетической точки зрения плоских червей принято делить на 2 группы: Катенулиды (*Catenulida*) и Рабдитофоры (*Rhabditophora*). Иногда этих групп считают подтипом. Катенулиды включает самых примитивных, свободноживущих плоских червей, обитающих в пресноводных и морских средах. Раньше эта группа была выделена из отрядов внутри ресничных червей. Рабдитофоры включает всех паразитических форм (Моногеней, Сосальщиков и Ленточных червей) и основную часть турбелларий.

Класс Ресничные черви (Turbellaria)

Ресничные черви преимущественно свободноживущие, реже паразитические животные. Их тело покрыто ресничным эпителием. У большинства видов имеются разнообразные органы чувств. Известно более 1000 видов ресничных червей. Большинство видов встречается в морях и пресных водах, меньше - во влажных местах, в почве, и некоторые виды являются эктопаразитами. Представителями класса Ресничных червей являются белая планария (*Dendrocoelum lacteum*) и многоглазка *Polycelis* (рис. 34).



Рис.58. Ресничные черви. А - молочная планария (*Dendrocoelum lactum*), Б - многоглазка - *Polycelis* (по Стрелкову).

Тело ресничных червей уплощенное, овальной или удлинённой формы. На переднем конце тела находятся органы чувств: глазки,статоцист, обонятельные ямки. Ротовое отверстие расположено на брюшной стороне тела. Размеры тела варьируют от микроскопических до 30-40 см. Мелкие черви плавают при помощи ресничного эпителия, а крупные - за счет волнообразных сокращений тела.

Кожно - мускульный мешок. Стенки кожно-мускульного мешка состоит из ресничного эпителия, кольцевых, продольных и диагональных мышц (рис.59). В эпителии находятся многочисленные чувствительные и железистые клетки. С помощью слизи, выделяемыми железистыми клетками планария скользит по субстрату.

В эпителиальных клетках имеются палочковидные тельца - рабдиты. С их помощью черви защищаются от хищников и поражают жертву. В необходимых случаях рабдиты выстреливаются из клеток наружу, разбухают и образуют ядовитую слизь.

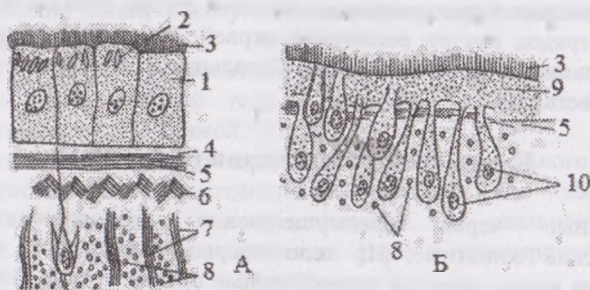


Рис.59. Схема строения кожно-мускульного мешка ресничных червей.

А - типичным мерцательным эпителием, Б - 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.

Пищеварительная система. Пищеварительная система ресничных червей имеет очень разнообразное строение. Имеются примитивные формы без кишечника и сложно организованные формы с ветвистым кишечником. Отряды ресничных червей друг от друга отличаются формой кишечника. Виды отряда бескишечных планарий (Acoela), питаются, в основном диатомовыми водорослями, имеют рот на брюшной стороне тела. Проглоченная пища попадает в паренхиму. Вокруг пищевого комочка образуется пищеварительная полость, окруженная пищеварительными клетками.

Отряд Многоветвистые турбеллярии (Polycladida) имеют сложный кишечник. Ротовое отверстие у них находится ближе к заднему концу тела и ведет в складчатую глотку. От глотки радиально отходят многочисленные слепые ветви кишечника.

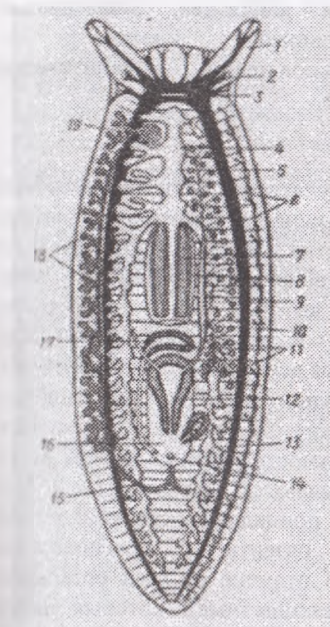


Рис.60. Пальцевидные выросты, 2 - мозговой ганглий, 3 - глаза, 4- продольный нервный ствол, 5- поперечные нервные перемычки, 6 - ротовое отверстие, 7- глоточный карман, 8- глотка, 9- ветви кишечника, 10- яичник, 11-яйцевод, 12- желточники, 13- семенники, 14- семяпровод, 15- совокупительный орган, 16- копулятивная сумка, 17 - половая клоака, 18 - половое отверстие (слева удалены семенники, справа- желточники и яичник).

У отряда трехветвистых планарий (Tricladida) глотка, расположена посередине тела. От глотки отходят три ветви кишечника, одна из которых направлена к переднему, а две другие- к заднему концу тела (рис.60). В отряде прямокишечных турбеллярий (Rhabdocoela) глотка находится на переднем конце тела и кишечник прямой неветвистый. У планарий в переваривании пищи большое значение имеют глоточные железы. У многих видов наблюдается внутрикишечное пищеварение. Планарии могут напасть на сравнительно крупные животные (моллюсков или рачков). В их тело они выделяют пищеварительные ферменты и всасывают полупереваренную пищу.

Выделительная система. Азот, образовавшийся в результате метаболизма белков, турбеллярии выводят из организма в виде аммиака, который диффундирует через поверхность тела. Однако избыток воды и,

вероятно, некоторые продукты метаболизма выводятся протонефридиями несущими полицилиарные терминальные клетки (рис.61).

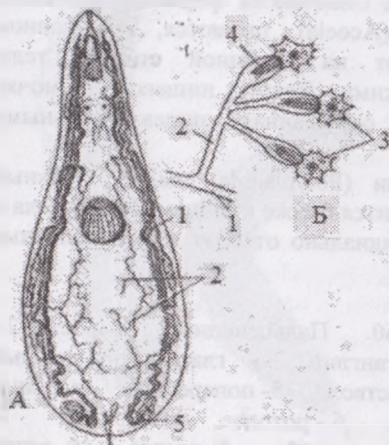


Рис.61. Выделительная система ресничных червей. А- расположение главных выделительных каналов в теле прямокишечной турбеллярии *Gygis hermafroditus* (из Райзингера); Б- схема строения протонефридиев (по Буэ и Шантон): 1- главные продольные выделительные каналы, 2 - разветвления канальцев, 3- звездчатые (мерцательные) клетки, 4- мерцательное пламя, 5- выделительное отверстие

Поскольку у турбеллярий отсутствует циркуляторная система, способная доставлять избыток воды и другие продукты обмена из отдаленных участков тела к компактной почке, их терминальные клетки обычно распределены по всему объему тела. Обычно они располагаются вблизи всех тканей и органов на расстоянии, не превышающем пределы, в которых может эффективно осуществляться простая диффузия. Исключение составляют лишь катенулиды (*Catenulida*). У них в передней части тела имеется всего один протонефридий. Он расположен в гемоцеле, в котором циркулирует полостная жидкость (кровь). Продукты обмена из терминальных клеток поступают в систему анастомозирующих каналов, внутренняя поверхность которых иногда несет реснички. В конечном счете, каналы открываются наружу одной или несколькими порами, что зависит от видовой принадлежности конкретной формы. Протонефридии наиболее сильно развиты у пресноводных турбеллярий, что связано с осморегуляцией. В отличие от всех остальных турбеллярий представители *Acoelomorpha* (безкишечные), которые почти исключительно морские организмы, лишены нефридиев. У бескишечных ресничных червей экскреторную функцию выполняют амебоидные клетки, которые накапливают экскреты и удаляются через кожу.

Нервная система. У бескишечных турбеллярий нервная система примитивна и близко стоит к диффузной системе. Она состоит из парных мозговых ганглиев на переднем конце тела. От ганглиев отходит сеть нервных тяжей. В других отрядах ресничных червей наблюдается формирование продольных нервных тяжей - коннективов и поперечных - комиссур, при этом образуется решетчатая система - ортогон (рис.62).

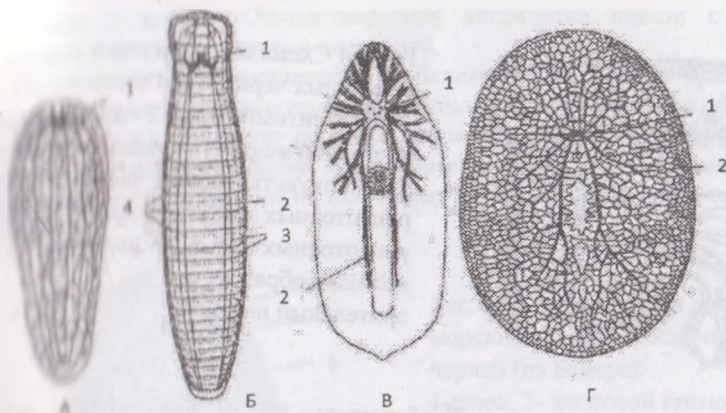


Рис.62. Нервная система ресничных червей. А- безкишечная конволута - *Bayana* (из Байера), Б- трехветвистая ботриоплана-*Bothrioplana*, В- мезостомная мезостома -*Mezostoma*, Г- многокишечная планоцера - *Planocera* (из Беклемишева): 1- мозговой ганглий, 2-продольные брюшные нервные стволы, 3- боковые и спинные нервные стволы, 4- поперечные нервы.

Органы чувств. Кожный покров планарий усеян чувствующими клетками с длинными ресничками, выполняющими функцию органов осязания и химического чувства (рис.63). Почти у всех ресничных червей имеется одна пара глаз над мозговым ганглием, но у некоторых может быть несколько десятков глаз. Глаза в отличие от других животных у ресничных червей инвертированного (обращенного) типа. Пигментный бокал глаз инвертирован, обращен вогнутой частью к поверхности головы. В него погружены изогнутые зрительные клетки. Светочувствительными являются концы зрительных клеток. Свет вначале проходит через тело зрительных клеток и потом попадает в их светочувствительную часть (рис.64). У других животных с неинвертированными глазами светочувствительные концы зрительных клеток обращены к свету. У некоторых видов над мозговым ганглием имеется статоцист.



Рис.63. Схема расположения кожных чувствительных окончаний (сенсилл) ресничных червей (по Гелеи): 1- чувствительные реснички, связанные с нервными клетками, 2 - нервные клетки, 3 - отросток нервной клетки, 4 - мозговой ганглий, 5 - клетка ресничного эпителия.



Рис. 64 Схема строения глаза ресничных червей (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

Половая система. Турбеллярии, как и все плоские черви, гермафродиты. Половая система сложно устроена и состоит из женских и мужских половых желез - яичников и семенников, половых протоков и дополнительных органов. Половая система планарии из отряда трехветвистых турбеллярий имеет следующее строение (рис.65).

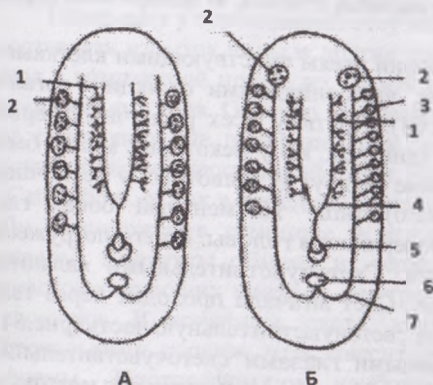


Рис. 65. Схема строения половой системы турбеллярий (по Барнеу). А-архоофоры (группа у которых нет желточников) Б- неофоры (группа с желточниками):
1 - семенники, 2-яичники, 3- желточники, 4- семепроводы, 5 - совокупительный орган, 6 - женское половое отверстие. 7- яйцеводы.

Мужская половая система состоит из двух семенников с семявыносящими канальцами, соединяющимися с парными семяпроводами. Семяпроводы впадают в семяизвергательный канал, пронизывающий совокупительный орган - пенис, который открывается в половую клоаку, представленной в виде впячивания кожи. В клоаку открываются и женские протоки. Семяизвергательный канал может образовать расширение - семенной пузырек, в котором накапливается сперма.

Женская половая система представлена парными яичниками с отходящими от них яйцеводами. На яйцеводах расположены многочисленные желточники, продуцирующие желточные клетки, переполненные желтком. Яйцеводы впадают во влагалище. Последнее открывается половым

отверстия в клоаку. Оплодотворенная яйцеклетка вместе с группой вегетальных клеток покрывается скорлупой.

Половая система бескишечных турбеллярий имеет очень примитивное строение. У них отсутствуют половые протоки и желточники. При спаривании самка вводится в паренхиму партнера с помощью копулятивного органа, где и происходит оплодотворение яиц, созревающих в паренхиме. Яйца без вегетальных клеток, выпадают из тела в воду через разрывы стенки тела.



Рис.66. Мюллеровская личинка морских ресничных червей (из Байера):

1-глаз, 2- мозговой ганглий, 3- мешковидный кишечник, 4- ротовое отверстие, 5-лопасти, 6- предротовой мерцательный венчик

Размножение и развитие. Турбеллярии размножаются в основном, половым путем. Встречаются виды планарий, способные размножаться бесполом путем. При этом особь делится поперечными перетяжками на несколько дочерних особей. Развитие у некоторых морских многоветвистых турбеллярий происходит с метаморфозом, и из яйца выходит мюллеровская личинка (рис.66). Она имеет овальную форму, покрыта ресничками и имеет восемь радиальных лопастей, помогающими парить в воде. На переднем теле личинки имеется рот, ведущий в мешковидный кишечник. Развитие большинства ресничных червей, в том числе пресноводных прямое, без метаморфоза.

Классификация. Ресничные черви делится на подклассы Архоофоры и Платиофори.

Подкласс Архоофоры (*Archoophora*) включает очень примитивных ресничных червей без желточников. Яйца простые, развитие часто с метаморфозом.

Отряд Бескишечные турбеллярии (Acoela). Не имеют кишечник, фаллофоридии, половые протоки и желточники. Пищу заглатывают ртом и переваривают в паренхиме. Половые клетки созревают в мезодермальной паренхиме. Нервная система примитивного строения в виде ортогона с диффузной сетью нервных тяжей. Мелкие морские черви. Обитают на дне литоральной зоны морей.

Отряд Многоветвистые турбеллярии (Polycladida). Имеют многоветвистый кишечник и многочисленные половые железы. Отсутствуют

желточники. Развитие с метаморфозом. Тело сильно уплощено, более или менее овальной формы, часто ярко окрашено. Длина крупных представителей до 30 см. Обитают в морях.

Подкласс Неофоры (Neoophora) включает ресничных червей, обитающих в пресных водах и на суше. Они имеют желточники. Яйща сложные. Развитие прямое.

Отряд Трехветвистые (Tricladida) - самая разнообразная группа, обитающая преимущественно в пресноводных водах, реже в морях. В тропиках встречаются наземные формы. В пресных водоемах часто встречаются белая планария (*Dendrocoelum lacteum*) длиной 2-3 см и многоглазка (Polycelis).

Отряд Прямокишечные (Rhabdocoela) включает мелких червей. Встречаются в морях, пресных водах и во влажном мху на суше. Среди них имеются и паразитические виды. Рот расположен на переднем конце тела, кишечник прямой, хорошо развиты продольные нервные стволы. Развитие прямое.

Происхождение турбеллярий. Ресничные черви - наиболее примитивная группа плоских червей. Поэтому изучение их филогенетической связи позволяет выяснить эволюции всего типа плоских червей. Имеется несколько гипотез происхождения плоских червей. По гипотезе Ланга к самым примитивным турбелляриям относятся многоветвистые (Polycladida), которые якобы сохранили элементы радиальной симметрии от предковой группы Radiata. У них имеются сходства с ползающими гребневиками, сочетающими черты радиальной и билатеральной симметрии. Кроме того, многоветвистые турбеллярии как и гребневики имеют ресничный покров, пищеварительная система с радиальными ветвями, статоцист расположен над мозговым ганглием. Однако, при сравнительном изучении эмбрионального развития турбеллярий и гребневиков выяснилось, что среди ресничных червей наиболее примитивными оказались бескишечные турбеллярии.

Вторая гипотеза была предложена Граффом и поддерживалась В.Н.Беклемишевым. По этой гипотезе наиболее примитивными среди ресничных червей считается бескишечные (Acoela), которые произошли от планулообразных предков радиальных животных. Однако, бескишечные турбеллярии не имеют кишечника, и поэтому их нельзя было считать потомками взрослых фаз кишечнополостных и гребневиков со сложной кишечной полостью. По мнению авторов личинки предков радиальных животных перешли через неотению (укорочение онтогенеза) к образованию бескишечных турбеллярий. Однако, личинки кишечнополостных не питаются и представляют их расселительной стадии.

Наиболее аргументированной является гипотеза А.В.Иванова о независимого происхождения турбеллярий от фагоцителлообразных предков. Изучение фагоцителлообразных показывает, что паренхима и ресничный покров трихоплакса очень близка к предкам бескишечных турбеллярий. Ароморфоз в происхождении турбеллярий заключался в расслоение

паренхимы фагоцителлообразных предков на два функциональных пласта: внутренний - фагоцитобласт, в котором осуществлялось внутриклеточное пищеварение, и промежуточный - мезодермальную паренхиму, имеющую опорное значение. У высших ресничных червей в мезодерме формируется и мускулатура. Погружение фагоцитобласта внутрь тела приводит к образованию рта, расположенного на нижней поверхности тела. А это, в конечном счете, привело к образованию билатеральной симметрии. Этим можно объяснить простоту организации бескишечных турбеллярий по сравнению с фагоцителлообразными. Из гипотезы вытекает вывод о разных путях специализации Radiata и Bilateria. Согласно этой системе взглядов, гребневники и поликлаиды - одни из самых специализированных групп в разных ветвях эволюции радиальных и билатеральных животных и потому не могут быть связаны непосредственным родством. Эволюция бескишечных турбеллярий шла по пути усложнения пищеварительной, нервной, выделительной и половой систем.

По современным молекулярным данным, бескишечные турбеллярии далеки от других плоских червей по родственным связям, что стало причиной удаления этой группы от типа плоских червей. Некоторые авторы считают, что бескишечные турбеллярии более близки к вторичноротым животным.

Домашние задания. Класс Ресничные черви (С=41)

1. Какие черты свойственны для плоских червей? А- отсутствует полость тела, Б- полость тела первичная, В- органы развиваются из 3 эмбриональных листков, Г- билатерально симметричные, органы развиваются из двух листков, Е- радиально симметричные, Ж- задняя кишка не развита, З- кишечник трубчатый, И- орган выделения протонефридий, К- орган выделения метанефридий, Л- гермафродит, М- раздельнополый.

2. Классы типа плоских червей: А- Rotatoria, Б- Turbellaria, В- Nematoda, Г- Trematoda, Д- Cestoda, Е- Scyphozoa, Ж - Gastrotricha, З- Monogenea.

3. Характерные черты ресничных червей: А- тело покрыто ресничками. Б- тело покрыто кутикулой. В - эпителий многослойный. Г- выделительный орган протонефридий. Д- развит метанефридий. Е- кишечник не развит. Ж - анальное отверстие отсутствует. З- кишечник ветвистый или прямой.

4. Расположите слои поперечного разреза тела планарии: А- поперечные мышцы. Б- паренхима. В- ресничный эпителий. Г- продольные мышцы.

5. Какие ответы соответствуют пищеварительной системы и пищеванию планарии? А- Рот в середине брюшка. Б- рот впереди тела. В- средняя кишка прямая. Г - задняя кишка короткая. Д- средняя кишка трехветвистая. Е- задняя кишка отсутствует. Ж- пищу покрывает животом и высасывает. З- остатки пищи удаляется через анальное отверстие.

6. Из чего состоит выделительная система планарии? А- пламенные клетки с ресничками. Б- мелкие канальцы, отходящие от клеток. В- две ганглии впереди тела. Г- собирательные канальцы. Д- стволы по бокам тела. Е-

поперечные волокна-комиссуры. Ж- выделительное отверстие позади тела. З- волокна, отходящие от ганглий и стволов.

7. Из чего состоит нервная система планарии? (смотрите задание 6).

8. Характерные черты мюллеров личинки ресничных червей: А- развивается в морской воде. Б- развивается внутри тела. В- тело покрыто ресничками. Г- кишечник узкий. Д- кишечник мешковидный. Е- полость тела отсутствует. Ж- полость тела первичная. З- рот впереди тела.

9. Составьте парные ответы из терминов и их значений: А- билатеральная симметрия. Б- кожно-мускульный мешок. В- рабдиты. Г- протонефридий. Д- паренхима: 1-стенки тела, окружающие внутренние органы. 2-разделение тела животного на две одинаковые части. 3-рыхлая ткань. 4-органы выделения. 5- защитная клетка.

Класс Сосальщики (Trematoda)

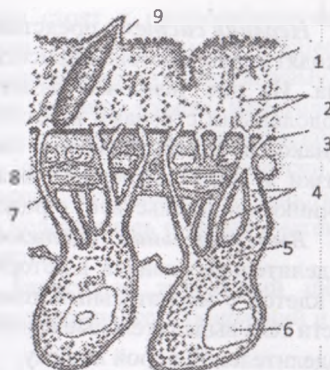
Общие сведения. Сосальщики паразитируют во внутренних органах позвоночных животных. Класс насчитывает около 4000 видов эндопаразитов. По строению тела они близки к свободноживущим ресничным червям, что является доказательством об их филогенетических связях. Но, у взрослых сосальщиков отсутствуют ресничный эпителий и органов зрения. Ресничный эпителий и глаза имеются только у их личинок. У сосальщиков органы прикрепления представлены двумя присосками: ротовой и брюшной. Раньше ошибочно считали, что у них два рта, и потому сосальщики получили название - двуусток, которое широко используется и в настоящее время. На самом деле только на дне передней присоски расположен рот, а брюшная присоска - лишь орган прикрепления.

Покровы сосальщиков представлены погруженным эпителием - тегументом, который лишён ресничек (рис.67). Эта особенность связана с паразитическим образом жизни.

Внешняя часть покровов представляет безъядерную цитоплазматическую пластинку с многочисленными митохондриями и вакуолями. При помощи цитоплазматических тяжей этот слой соединяется с погружёнными в паренхиму участками цитоплазмы, в котором помещаются ядра. Цитоплазматическая пластинка часто имеет кутикулярные шипики - дополнительные органы прикрепления паразитов. Под этим слоем располагается мускулатура, представленная кольцевыми и продольными мышцами.

Строение. Тело сосальщиков листовидное с двумя присосками. Размеры обычно колеблется от нескольких мм до нескольких см. Длина тела печеночного сосальщика достигает 5 см. Самые крупные сосальщики, которые паразитируют в рыбах, могут достигать 1,5 м в длину. К числу наиболее распространенных сосальщиков относятся: печеночный и ланцетовидный сосальщики, а также кошачья двуустка. Присоски сосальщиков снабжены мощными кольцевыми и радиальными мышцами.

Рис.67. Строение покровов сосальщиков (по Треттольду): 1- наружная безядерная цитоплазматическая пластинка, 2-митохондрия, 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 щипок.



Пищеварительная система состоит из переднего и среднего отделов. Передний отдел состоит из глотки и пищевода, и выстлан эктодермой. Средняя, выстланная энтодермой кишка двуветвистая, замкнутая (рис.68, Б). У печеночного сосальщика ветви средней кишки имеют множество слепых отростков. У видов с развитым кишечником преобладает внутрикишечное переваривание пищи, а у видов с рудиментарным кишечником главенствует всасывание переваренной пищи хозяина через тегумент.

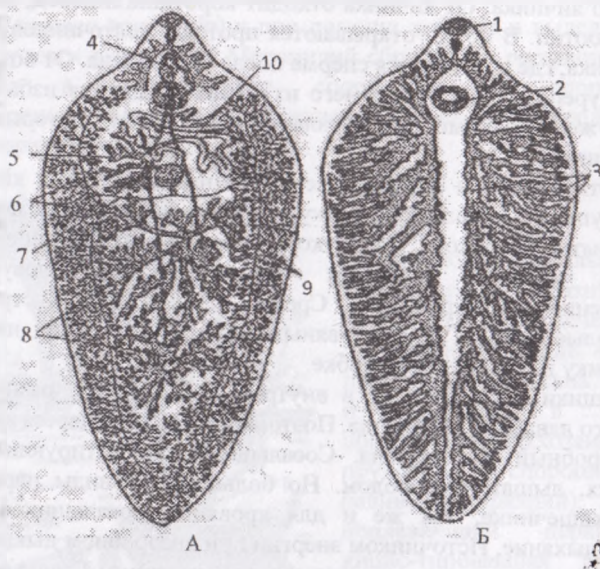


Рис.68. Печеночный сосальщик (*Fasciola hepatica*). А- половая система, Б- пищеварительная система: 1- ротовая присоска, 2- брюшная присоска, 3- кишечник, 4-совокупительный орган, 5-яичник, 6-желточники, 7-желточные протоки, 8- семенники, 9- семяпровод, 10- матка..

Нервная система представлена парным мозговым ганглием, от которого отходят нервы к ротовой присоске и три пары нервных ствола к заднему концу тела. Из них наиболее развиты два брюшных нервных ствола. Между продольными стволами имеются комиссуры. Органы чувств развиты слабо. Однако свободноплавающие личинки - мирацидии имеют инвертированные глазки и многочисленные кожные сенсиллы. Наличие планарияобратной личинки свидетельствует о родстве трематод с планариями.

Выделительная система сосальщиков протонефридии имеют два выделительных канала, в которые впадают многочисленные тонкие канальцы от клеток с мерцательным пламенем, разбросанных в паренхиме. В задних части тела выделительные каналы впадают в мочевой пузырь, открывающийся выделительной порой наружу.

Половая система - гермафродитная. Сосальщики в связи с приспособлениями к паразитизму чрезвычайно плодовиты. У них имеется особый орган - матка, в которой созревает множество яиц (рис.68, А).

Мужская половая система состоит из парных семенников, иногда разветвленных, как у печеночного сосальщика. Отходящие от семенников два семяпровода впадают в семяизвергательный канал. Последний пронизывает совокупительный орган - циррус, который обращен к половую клоаку, находящуюся перед брюшной присоской. **Женская половая система** состоит из непарного яичника. От яичника отходит короткий яйцевод, впадающий в резервуар - оотип. В оотип открываются протоки желточников и проток от семяприемника, где сохраняется сперма после спаривания. От оотипа отходит короткий лауреров канал. Через него из оотипа удаляется избыток спермы. Оотип окружен мелкими скорлуповыми железами, которых называют тельцем Мелиса.

Оплодотворенные и окруженные желточными клетками яйцеклетки из оотипа поступают в извилистую матку, где яйца окончательно формируются. Яйца покрыты плотной оболочкой, образующей крышечку. Матка открывается женским половым отверстием в половую клоаку. Оплодотворение перекрестное. Среди сосальщиков встречаются и раздельнополые виды. Так, у кровяных сосальщиков самец носит тонкую длинную самку на брюшном желобке.

Сосальщики паразитируют в внутренних органах с разной степенью парциального давления кислорода. Поэтому у них наблюдается как аэробный, так и анаэробный тип обмена. Сосальщики, паразитирующие в легких позвоночных, дышат кислородом. Но большинство виды паразитируют в печени и кишечнике, так же и для кровяных сосальщиков характерно анаэробное дыхание. Источником энергии при анаэробном дыхании является расщепление гликогена, содержащегося в паренхиме. Главным продуктом анаэробного обмена у сосальщиков является мочевая кислота. Поэтому у животных при сильном заражении сосальщиками наблюдается интоксикация за счет выделяемых паразитами ядовитых продуктов анаэробного обмена.

Сосальщики по своему строению близко стоят к свободноживущим ресничным червям, особенно прямокишечным турбелляриям. В процессе эволюции сосальщики приобрели черты специализации к эндопаразитизму. У них произошла редукция ресничного эпителия, органов чувств, наметились тенденции к редукции кишечника и переход к питанию органическими веществами через кожу. Появились органы прикрепления - присоски, а передний специализировался к всасыванию пищи, развилась способность к диффузному дыханию. В процессе эволюции усложнялась половая система, обеспечивающая высокую плодовитость паразитов.

Жизненный цикл. Для сосальщиков характерен жизненный цикл с чередованием полового и партеногенетического поколений и со сменой хозяев.

Печеночный сосальщик (*Fasciola hepatica*) паразитирует в печени коров и часто встречается у других животных и человека. Длина тела сосальщиков 4-5 см. Огромное количество яиц, продуцируемые взрослыми сосальщиками - маритами, попадают из протоков печени в кишечник хозяина, а затем вместе с фекалиями выделяются в окружающую среду. Для развития яиц сосальщика необходима влажность. В воде крышечка яйца открывается, и из него выходит личинка - мирацидий. Тело мирацидия покрыто ресничным покровом, имеет инвертированные глазки и протонефридии, что напоминает ресничного червя. Мирацидий разыскивает в воде промежуточного хозяина - малого прудовика (*Lymnaea truncatula*) и при помощи хоботка и выделений особой железы проникает в его тело. Мирацидий сбрасывает ресничный покров и превращается в мешковидную спороцисту. В спороцисте из оплодотворенных диплоидных яйцеклеток развиваются зародыши нового поколения паразита - редии.

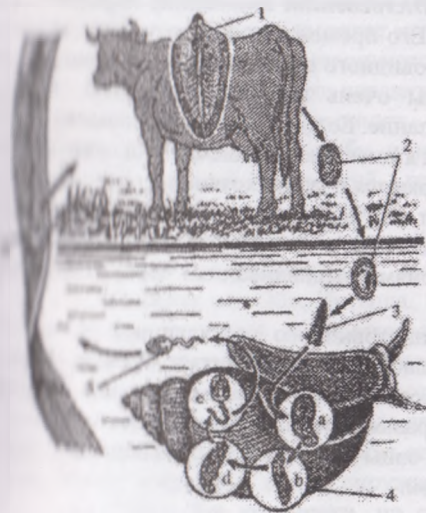


Рис.69. Цикл развития печеночного сосальщика. 1- половозрелый паразит (марита) из желчных ходов печени, 2-яйцо, 3- мирацидий в воде, 4- развитие партеногенетических поколений и церкарий в организме промежуточного хозяина - малого прудовика (а- спороциста, б, в - редии, г- церкарий), 5- свободно-плавающий церкарий, 6- инцистировавшая цистоспора на траве.

Стенка спороцисты разрывается, и из нее выходят овально удлинённые редии. У редий имеется ротовая присоска. Рот ведёт в мускулистую глотку, которая переходит в мешковидный кишечник. Кроме кишечника в теле редий имеются два протонефридия, зачатки нервной системы и генеративные клетки в паренхиме. Редии активно питаются, поглощая ткани хозяина, а затем приступают к партеногенетическому размножению. Из генеративных зародышевых клеток в их теле формируются новые редии, или личинки гермафродитного поколения - церкарии.

Церкарии покидают тело малого прудовика и плавают в воде при помощи хвоста. Строение церкарии напоминает взрослых сосальщиков. У них также как у взрослых сосальщиков имеются две присоски, двуветвистый кишечник, протонефридии с мочевым пузырем, зачатки половой системы. Церкарии оседают на прибрежную растительность и выделяют вокруг себя цисту, превращаясь в покоящуюся фазу - адолескарию. Коровы вместе с травой поедают адолескарий. Человек может заразиться, проглотив адолескарий вместе с водой из стоячих водоёмов, или попробовав трав, растущих у таких водоёмов. В кишечнике оболочка цисты адолескарий растворяется, и молодые двуустки приступают к паразитизму в теле окончательного хозяина. Вызываемое печеночным сосальщиком заболевание называется фасциолезом. Партеногенез у трематод возник в связи с паразитизмом, а партеногенетические поколения представляют собой личинок сосальщиков, перешедших к раннему половому размножению, не достигнув взрослого состояния. Такое размножение на ранних фазах развития получило название педогенеза.

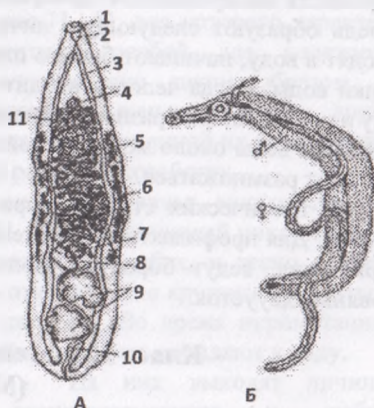
Кроме выше указанного печеночного сосальщика в организме мелопитающих паразитирует целый ряд сосальщиков.

Ланцетовидный сосальщик (*Dicrocoelium lanceatum*) паразитирует в печени овец, вызывая дикроцелиоз. Его промежуточным хозяином являются сухопутные моллюски. Яйца ланцетовидного сосальщика из кишечника овец попадают в почву. Яйца окружены очень плотной оболочкой, и легко переносят высыхание и даже промерзание. Если их проглотят промежуточные хозяева - сухопутные улитки, то в их кишечнике крышечки яиц открываются, и вышедшие из яиц мирации внедряются в ткани хозяина и превращаются в спороцисты. Спороцисты порождают ещё новое поколение спороцист, а затем церкарий. Церкарии выходят в полость лёгкого моллюска и накапливаются. Вместе со слизью комочки с церкариями выдавливаются через дыхательное отверстие наружу.

Дополнительные хозяева ланцетовидного сосальщика - муравьи заражаются, поедая выделения моллюсков с церкариями. В теле муравьёв церкарии инцистируются и превращаются в метацеркарии. Церкарий проникает в головной ганглий муравья. Зараженные муравьи становятся вялыми. Окончательный хозяин - овцы заражаются сосальщиком, поедая зараженных муравьёв вместе с травой.

Кошачий сосальщик (*Opisthorchis felineus*) является опасным для человека паразитом. Вызываемое ею заболевание называется описторхоз (рис.70, А). Жизненный цикл кошачьей двуустки похож на цикл печеночного сосальщика, но отличается наличием дополнительного хозяина. Размеры его составляют 8-13 мм. Окончательным хозяином кошачьей двуустки могут быть собаки, кошки, а также человек.

Рис.70. Сосальщики, паразитирующие на человеке.
А- кошачья двуустка *Opisthorchis felineus*, Б- кровяная двуустка (*Schistosoma haematobium*):
1-ротовая присоска, 2- глотка, 3-кишечник, 4- брюшная присоска, 5- матка, 6- желточники, 7- яичник, 8- семяприемник, 9-семенники, 10- мочевой пузырь, 11- семяизвергательный канал.



Кошачий сосальщик поражает печень и вызывает серьезное расстройство функций пищеварительной системы. У него в отличие от печеночного сосальщика, в попавших в воду яйцах мирацидии не развиваются. Для развития личинки яйца должны быть проглочены промежуточным хозяином - пресноводным моллюском битиниям (*Bithinialeachi*). В кишечнике моллюска яйца открываются, и из них выходят мирацидий, которые внедряются в ткани внутренних органов и превращаются в спороцисты. В спороцистах развиваются следующие стадии паразита - редии и церкарии, которые из тела промежуточного хозяина выходят в воду. Церкарии разыскивают дополнительного хозяина - рыбу и внедряются в ее кожу или мышцы, покрываются плотной оболочкой, превращаясь в покоящуюся фазу - метацеркарий. Заражение человека и животных кошачьей двуусткой происходит при поедании вяленой, мороженой или сырой рыбы, инфицированной метацеркариями. Кошачья двуустка распространена в Сибири, в бассейнах рек Оби, Иртыша.

Кровяная двуустка (*Schistosoma haematobium*) относится к самым опасным паразитам человека, вызывают заболевание шистосоматоз (рис.70, Б). Несколько видов шистосом распространены в тропических районах Азии, Африки, Южной Америки. Кровяные двуустки раздельнополые. Самец 12-14 мм, а самка до 20 мм в длину. Самка находится в брюшном желобке на теле самца. Живут в крупных венах, окружающих почки, мочевой пузырь. Самка откладывает яйца без крышечки, но с острым шипом сбоку. Яйца могут

внедряться в стенки сосудов и в окружающие ткани. Они вызывают абсцессы, изъязвления в стенке мочевого пузыря или в почках. Затем через разрывы тканей яйца выпадают в протоки мочевой системы и с мочой выводятся в наружную среду. При попадании яйца в воду из них выходят мирацидии, которые разыскивают промежуточных хозяев из пресноводных моллюсков. Внедрившиеся в тело моллюска мирацидии превращаются в спорозоиты. Спорозоиста воспроизводит дочерние поколения спорозоистов, а они в свою очередь образуют следующую личиничную стадию - церкарии. Церкарии выходят в воду, начинают быстро плавать и затем собираются у поверхности пленки воды. Когда человек входит в воду, церкарии вбуравливаются в его кожу и по капиллярам разносятся по кровеносному руслу. Личинки, попавшие в крупные вены около мочеполовой системы, достигают половой зрелости и начинают размножаться.

В тропических странах мира шистосомозом болеют около 900 млн. человек. Для профилактики заражения шистосомозом охраняют водоемы от загрязнения, ведут борьбу с моллюсками - промежуточными хозяевами кровяных двуусток.

Класс Моногенетические сосальщики (Monogenea)

Моногенетические сосальщики являются эктопаразитами жабр и коже рыб, реже - мочевого пузыря земноводных и пресмыкающиеся. Известно около 2500 видов моногений. Моногении характеризуются следующими отличительными особенностями в сравнении с трематодами: органами прикрепления у моногений служат присоски и крючья, или только крючья, расположенные на обособленном заднем отделе тела - церкере, а также особые лопасти и мелкие присоски около рта. Ротовой и брюшной присосок у них нет. Нередко имеются 1-2 пары глазков на переднем конце тела и многочисленные сенсиллы на коже. Имеются два основных канала протонефридий, открывающихся на переднем конце тела парными отверстиями. В гермафродитной половой системе отсутствует лауреров канал, характерный для трематод, но зато имеется особый проток - влагалище, по которому сперма вводится в оотип, а матка открывается самостоятельным отверстием в половую клоаку.

Размножение половое, редко партеногенетическое. Смены хозяев в жизненном цикле нет. Развитие моногений происходит у одного хозяина. Свободноплавающая личинка моногений с поясами ресничек, с двумя парами глаз и церкерами на заднем конце тела. Она похожа на ресничных червей.

Общая характеристика. Кожно-мускульный мешок моногенетических сосальщиков представлен тегументом, кольцевой и продольной мускулатурой. Кишечник мешковидный или двуветвистый, иногда с боковыми выростами. Нервная система - ортогон с тремя парами нервных стволов. Глаза инвертированные, 1-2 пары. Протонефридии представлены

двумя каналами, которые открываются самостоятельно на переднем конце тела. Половая система гермафродитная. Гонады непарные. Желточные клетки хорошо развиты. Имеется влагалище, по которому сперма партнера поступает в оотип. Оплодотворенные яйца из оотипа поступают в матку, которая открывается в половую клоаку. Мужской совокупительный орган также открывается в клоаку. Рассмотрим некоторых представителей моногений.

Биологический интерес представляет паразит карповых рыб - спайник парадоксальный (*Diplozoon paradoxum*, рис.71, А), для которого характерно попарное срастание двух гермафродитных особей для надежности перекрестного оплодотворения. Соединяются они таким образом, что мужской проток одной особи открывается в женский проток другой. Моногении, паразитирующие на рыбах, являются причиной их заболеваний и даже гибели, что наносит большой ущерб рыбному хозяйству.

Часто встречается паразит лягушек - лягушачья многоустка, или полистома (*Polystoma integerrimum*, рис.71, Б). Ее жизненный цикл несколько сложнее, чем у моногений, паразитирующих на рыбах, и тесно связан с развитием хозяев - лягушек. Полистомы - относительно крупные паразиты (9-10 мм), обитающие в мочевом пузыре лягушки. Во время икрометания у лягушек полистомы также откладывают яйца, которые попадают в воду.

Из них выходят личинки, прикрепляющиеся к жабрам головастиков. Здесь происходит их метаморфоз, и из личинок развивается первое поколение полистом - эктопаразитов. Они откладывают яйца, из которых выходят личинки, которые снова прикрепляются к жабрам головастиков. С застарением жабер головастики превращаются в лягушку, а личинки полистом мигрируют по поверхности тела в клоаку, а из нее в мочевой пузырь и там развиваются во взрослых паразитов. Полистомы, обитающие как эндопаразиты в мочевом пузыре лягушки, достигают половой зрелости только на третий год, как и их хозяин - лягушка.

Таким образом, жизненный цикл полистомы сопряжен с развитием их хозяев - лягушек. Первое поколение полистомы развивается в период отрождения

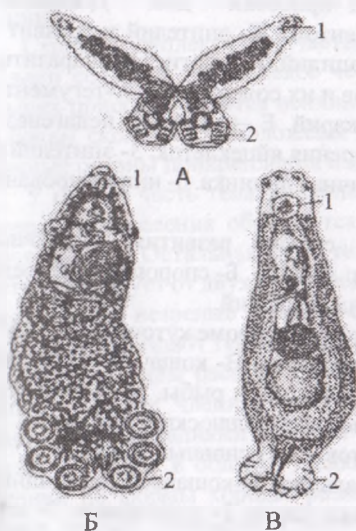


Рис.71. Моногенетические сосальщики. А - спайник, Б - лягушечья многоустка (*Polystoma integerrimum*), В - дактилогирус: 1 - рот, 2 - прикрепительный диск.

головастиков, а второе поколение - при метаморфозе головастиков в лягушек. Размножение полистомы происходит одновременно с хозяином.

К моногеням относятся опасные паразиты карпов - *Dactylogyrus vastator* (рис.70, В). Это мелкие черви 1-3 мм длиной, живущие на жабрах рыб. Дактилогирусы откладывают яйца, из них выходят плавающие личинки, которые прикрепляются к рыбам, после чего превращаются во взрослых сосальщиков. На карпах паразитирует также живородящий вид моногеней - *Gyrodactylus elegans*. В нем партеногенетически развивается лишь один зародыш, в котором содержатся, как в кукле «матрешке», еще три зародыша последующих поколений.

Домашние задания: Сосальщики (С=42)

1. Какие черты сосальщиков являются адаптаций к паразитизму?

А-форма тела, Б- трехветвистый кишечник, В- наличие присосок, Г - личиночное размножение, Д- гермафродитные половые органы, Е- редукция ресничного эпителия, Ж- большая плодовитость, З- наличие тегумента кожи, И- сложный цикл развития, К-наличие протонефридиев, Л- размножение со сменой поколений, М- мелкие размеры тела.

3. Характерные черты для сосальщиков? А- тело не членистое, Б- тело расчлененное, В-присоски четыре, Г-присоски две, Д-кишечник двухветвистый, Е- эпителий покрыт тегументом, Ж- эпителий не развит, З- развитие без метаморфоза, И- личинка мирацидий, К- многие эктопаразиты.

4. Составьте парные ответы из терминов и их содержаний: А-тегумент, Б- мирацидий, В- оотип, Г-марита, Д- адолескарий, Е -редий, Ж- педагогенез: 1- зрелая стадия паразита, 2- место оплодотворения яйцеклеток, 3- эпителий без ресничек, 4- размножение личинки, 5- ресничная личинка, 6- инцистированная стадия, 7- вторая личиночная стадия.

5. Определите последовательность стадии развития печеночного сосальщика, начиная от ресничной личинки: А- яйцо, Б- спороциста, В- редий, Г- церкарий, Д- мирацидий, Е- марита, Ж- адолескарий.

6. Составьте парные ответы из паразитов и их промежуточных хозяев: А- печеночный сосальщик, Б- кровяной сосальщик, В- кошачьей сосальщик, Г-ланцетовидный сосальщик: 1- моллюски битинии и рыбы, 2- пресноводная улитка лимнея, 3- некоторые улитки, 4- наземные моллюски и муравьи.

7. Составьте парные ответы из паразитов и их основных хозяев: А- печеночный сосальщик, Б-кровяной сосальщик, В-кошачьей сосальщик, Г-ланцетовидный сосальщик: 1- собаки, кошки, люди, 2- травоядные, 3- люди, 4- домашние животные и люди.

8. Определите систематическое положение печеночного сосальщика: А- Digenea, Б-Fasciola, В- Plathelminthes, Г- hepatica, Д- Trematoda.

9. Какие из следующих болезней вызываются сосальщиками: А - описторхоз, Б - тениаринхоз, В - фасциолез, Г - дикроцеллез, Д - энтеробиоз, Е - филлириоз, Ж - шистозомоз, З - трихениллез.

Класс Ленточные черви (Cestoda)

Ленточные черви - специализированные эндопаразиты, развивающихся со сменой хозяев. Их окончательными хозяевами являются позвоночные, а промежуточными хозяевами могут быть как беспозвоночные, так и позвоночные животные. Взрослые паразиты обитают в кишечнике окончательного хозяина, а их личики развиваются в внутренних органах промежуточных хозяев. Известно более 3 тысяч видов цестод, среди которых немало опасных паразитов человека и домашних животных.

Тело ленточных червей лентовидное длинное, обычно подразделено на членики. На переднем конце тела имеется «головка» - сколекс с органами прикрепления. У них, в связи с специализацией к паразитизму, пищеварительная система редуцирована, а нервная система и органы чувств - слабо развиты. С другой стороны, происходит усложнение жизненного цикла, что приводит к сильному развитию их половой системы и большой плодовитости. Плодовитость повышает возможность выживания при смене хозяев и условий жизни обитания ленточных червей.

Внешнее строение. Длина тела цестод колеблется от 1 мм до 12 м. У большинства цестод тело подразделяется на сколекс, шейку и членистое тело - стробилу, состоящую из члеников - проглоттид. Лишь у немногих видов, как, например, у ремнеца, гвоздичника, тело не подразделено на членики.

Строение сколекса отличается у разных видов (рис.72). Так, например, у бычьего солитера на сколексе четыре присоски, у свиного солитера кроме четырех присосок имеется венчик хитиновых крючьев, а у широкого лентеца по бокам сколекса расположены щелевидные присоски - ботрии. Наиболее сложные органы прикрепления имеет гвоздичник.

У цестод часть тела за сколексом называется шейкой. От шейки путем поперечного деления образуются новые членики, то есть происходит рост червя в длину. Остальная часть тела состоит из проглоттид. Число члеников у цестод варьирует от двух до нескольких тысяч. В передней половине стробилы расположены незрелые членики с неразвитой половой системой, а среднюю часть тела занимают гермафродитные членики с развитой половой системой. В конце стробилы располагаются зрелые членики с маткой, переполненной яйцами. Зрелые членики с яйцами на заднем конце тела отрываются и выходят с фекалиями хозяина во внешнюю среду, а за счет образования новых члеников в области шейки тело паразита восстанавливается. Зрелые членики по форме хорошо различаются от гермафродитных члеников. По форме зрелых члеников и матки можно легко различать основные виды цестод, паразитирующих у человека.

Кожно-мускульный мешок. Строение кожно-мускульного мешка сходно с сосальщиками. Тегумент состоит из наружного цитоплазматического слоя, соединенного тонкими тяжами с погруженным слоем цитоплазмы с ядрами. Тегумент у цестод образует микротрихии. С их помощи пища

головастика, а второе поколение - при метаморфозе головастика в лягушек. Размножение полистомы происходит одновременно с хозяином.

К моногеней относятся опасные паразиты карпов - *Dactylogyrus vastator* (рис.70, В). Это мелкие черви 1-3 мм длиной, живущие на жабрах рыб. Дактилогирусы откладывают яйца, из них выходят плавающие личинки, которые прикрепляются к рыбам, после чего превращаются во взрослых сосальщиков. На карпах паразитирует также живородящий вид моногеней - *Gyrodactylus elegans*. В нем партеногенетически развивается лишь один зародыш, в котором содержатся, как в кукле «матрешке», еще три зародыша последующих поколений.

Домашние задания: Сосальщики (С=42)

1. Какие черты сосальщиков являются адаптаций к паразитизму?

А-форма тела, Б- трехветвистый кишечник. В- наличие присосок. Г - личиночное размножение. Д- гермафродитные половые органы. Е- редукция ресничного эпителия. Ж- большая плодовитость. З- наличие тегумента кожи. И- сложный цикл развития. К-наличие протонефридиев, Л- размножение со сменой поколений. М- мелкие размеры тела.

3. Характерные черты для сосальщиков? А- тело не членистое. Б- тело расчлененное. В-присоски четыре. Г-присоски две. Д-кишечник двухветвистый. Е- эпителий покрыт тегументом. Ж- эпителий не развит. З- развитие без метаморфоза. И- личинка мирацидий. К- многие эктопаразиты.

4. Составьте парные ответы из терминов и их содержаний: А-тегумент. Б-мирацидий. В- оотип. Г-марита. Д- подростковый. Е -редий, Ж- педагогенез: 1- зрелая стадия паразита. 2- место оплодотворения яйцеклеток. 3- эпителий без ресничек. 4- размножение личинки. 5- ресничная личинка. 6- инцистированная стадия. 7- вторая личиночная стадия.

5. Определите последовательность стадии развития печеночного сосальщика, начиная от ресничной личинки: А- яйцо. Б- спороциста. В- редий. Г- церкарий. Д- мирацидий, Е- марита. Ж- подростковый.

6. Составьте парные ответы из паразитов и их промежуточных хозяев: А- печеночный сосальщик. Б- кровяной сосальщик. В- кошачьей сосальщик. Г-ланцетовидный сосальщик: 1- моллюски битинии и рыбы. 2- пресноводная улитка лимнея. 3- некоторые улитки. 4- наземные моллюски и муравьи.

7. Составьте парные ответы из паразитов и их основных хозяев: А- печеночный сосальщик. Б-кровяной сосальщик. В-кошачьей сосальщик. Г-ланцетовидный сосальщик: 1- собаки, кошки, люди. 2- травоядные, 3- люди. 4- домашние животные и люди.

8. Определите систематическое положение печеночного сосальщика: А- Digenea. Б-Fasciola. В- Plathelminthes. Г- hepatica. Д- Trematoda.

9. Какие из следующих болезней вызываются сосальщиками: А - описторхоз. Б - тениаринхоз. В - фасциолез. Г - дикроцеллез. Д - энтеробиоз. Е - филляриоз. Ж - шистосомоз. З - трихинеллез.

Класс Ленточные черви (Cestoda)

Ленточные черви - специализированные эндопаразиты, развивающихся со сменой хозяев. Их окончательными хозяевами являются позвоночные, а промежуточными хозяевами могут быть как беспозвоночные, так и позвоночные животные. Взрослые паразиты обитают в кишечнике окончательного хозяина, а их личики развиваются в внутренних органах промежуточных хозяев. Известно более 3 тысяч видов цестод, среди которых немало опасных паразитов человека и домашних животных.

Тело ленточных червей лентовидное длинное, обычно подразделено на членики. На переднем конце тела имеется «головка» - **сколекс** с органами прикрепления. У них, в связи с специализацией к паразитизму, пищеварительная система редуцирована, а нервная система и органы чувств - слабо развиты. С другой стороны, происходит усложнение жизненного цикла, что приводит к сильному развитию их половой системы и большой плодовитости. Плодовитость повышает возможность выживания при смене хозяев и условий жизни обитания ленточных червей.

Внешнее строение. Длина тела цестод колеблется от 1 мм до 12 м. У большинства цестод тело подразделяется на сколекс, шейку и членистое туловище - стробилу, состоящую из члеников - проглоттид. Лишь у немногих видов, как, например, у ремнеца, гвоздичника, тело не подразделено на членики.

Строение сколекса отличается у разных видов (рис.72). Так, например, у бычьего солитера на сколексе четыре присоски, у свиного солитера кроме четырех присосок имеется венчик хитиновых крючьев, а у широкого лентеца по бокам сколекса расположены щелевидные присоски - ботрии. Наиболее сложные органы прикрепления имеет гвоздичник.

У цестод часть тела за сколексом называется шейкой. От шейки путем поперечного деления образуются новые членики, то есть происходит рост червя в длину. Остальная часть тела состоит из проглоттид. Число члеников у цестод варьирует от двух до нескольких тысяч. В передней половине стробилы расположены незрелые членики с неразвитой половой системой, а среднюю часть тела занимают гермафродитные членики с развитой половой системой. В конце стробилы располагаются зрелые членики с маткой, переполненной яйцами. Зрелые членики с яйцами на заднем конце тела отрываются и выносятся с фекалиями хозяина во внешнюю среду, а за счет образования новых члеников в области шейки тело паразита восстанавливается. Зрелые членики по форме хорошо различаются от гермафродитных члеников. По форме зрелых члеников и матки можно легко различать основные виды цестод, паразитирующих у человека.

Кожно-мускульный мешок. Строение кожно-мускульного мешка сходно с сосальщиками. Тегумент состоит из наружного цитоплазматического слоя, соединенного тонкими тяжами с погруженным слоем цитоплазмы с ядрами. Тегумент у цестод образует микротрихии. С их помощи пища

высасывается из кишечника. Тегумент подстилает мембрана. Под ней находятся кольцевые и продольные мышцы. Имеются и пучки дорсальных и вентральных мышц. Паренхима имеет гликоген, расходуемый при анаэробном дыхании.

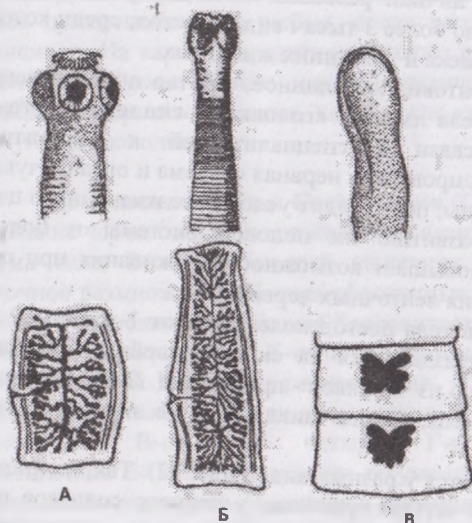


Рис.72. Присоски и проглоттиды ленточных червей. А- свиной солитер, Б- бычий солитер, В - широкий лентец.

Выделительная система, как и у плоских червей, представлена протонефридиями. Мелчайшие выделительные каналы от концевых клеток впадают в две продольные выделительные каналы. Боковые каналы доходят до сколекса, а затем поворачивают к заднему концу тела, где впадают в мочевой пузырь, который открывается выделительной порой наружу. После отпадения первого зрелого членика мочевой пузырь не восстанавливается, а выделительная система открывается четырьмя отверстиями. Нисходящие выделительные

ные каналы соединены между собой поперечными каналами.

Нервная система ортогонного типа. В сколексе имеется парный ганглий, от которого отходит несколько пар нервных тяжей. Наиболее развиты два боковых ствола, соединенных между собой комиссурами.

Половая система цестод гермафродитная и повторяется в каждом членике. У видов с нерасчлененным телом может быть одиночный или метамерный половой аппарат (например, у ремнеца). Ниже описывается строение половой системы ленточных червей на примере бычьего цепня (*Taeniarhynchus saginatus*, рис.73).

Мужская половая система состоит из многочисленных семенников. От них отходят семявыносящие каналы, которые сливаются в один семяпровод, переходящий в семяизвергательный канал. Последний проникает в совокупительный орган, открывающийся в половую клоаку. Половая клоака расположена на боковой поверхности членика. Женская половая система состоит из двулопастного ветвистого яичника. От яичника отходит яйцевод, впадающий в оотип. В оотип так же впадает проток желточника. Оотип окружен мелкими скорлуповыми железами, образующими вместе с оотипом

Мелиса. От оотипа вперед отходит широкий канал - матка, в которой развиваются яйца. Матка у бычьего солитера слепо замкнута, и яйца выпадают из нее лишь при разрушении стенок членика. От оотипа отходит еще один канал - влагалище, отсутствующий у трематод. Влагалище открывается наружным отверстием в клоаку.

Оплодотворение у мелких видов перекрестное, у крупных видов, которые встречаются в кишечнике хозяина поодиночке, происходит перекрестное оплодотворение члениками.

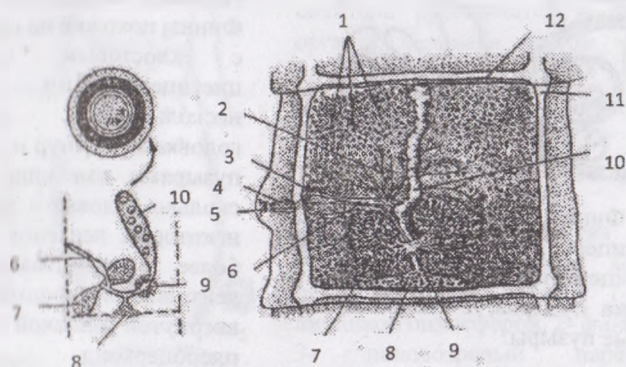


Рис. 73. Строение половой системы бычьего солитера. 1- семенники, 2- семяносящие протоки, 3- семяпровод, 4- совокупительный орган, 5- половая вагина, 6- влагалище, 7- яйчник, 8- желточник, 9- оотип, 10- матка, 11- ветвистый выделительный канал, 12- поперечная перемычка, соединяющая ветвистых выделительных каналов.

Жизненный цикл цестод протекает очень сложно. Взрослые черви обитают в кишечнике окончательного хозяина продуцируют многочисленные яйца. Яйца вместе с калом попадают в почву или воду. Внутри яйца формируется личинка с шестью крючками, так называемая *онкосфера*. У некоторых видов, яйца которых развиваются в воде, из яйца выходит личинка - *корацидий*, покрытая ресничками, а в ней формируется вторая личиночная стадия - онкосфера. Если яйца с онкосферой попадут в пищу или водой попадает в организм промежуточного хозяина, то в нем из яйца выходит онкосфера, которая внедряется в стенку кишечника, затем она по кровяному руслу мигрирует и оседает в внутренних органах. Там она развивается в инвазионную стадию - *финну*. Финна представляет собой округлый пузырек с свернутыми внутрь одной или несколькими головками - сколексами паразита. Для дальнейшего развития финна должна попасть в кишечник основного хозяина. В кишечнике головка финны выворачивается и личинка с помощью крючков прикрепляется к

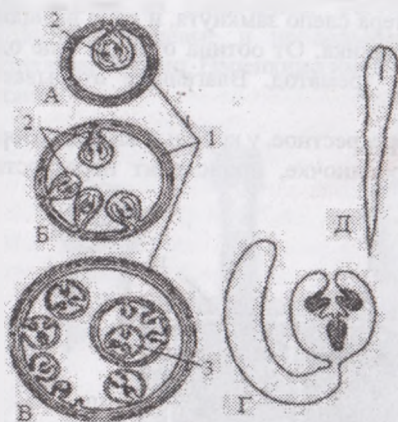


Рис. 74. Финны ленточных червей:
А- цистицерк, Б- ценур, В-эхинококк,
Г- цистицеркоид, Д- плероцеркоид:
1- стенка пузыря, 2- головка, 3-две
дочерние пузыри.

стенке кишечника. После этого начинается процесс стробилизации - отшнуровывание новых члеников в зоне шейки и рост паразита.

Финны цепней бывают нескольких типов (рис. 74). Финны с одной свернутой головкой называется цистицерк. Финны похожие на цистицерк, но с хвостовым отделом - цистицеркоиды. Финны с несколькими свернутыми головками - ценур и с дочерними пузырями, имеющие внутри несколько головок - эхинококк. У некоторых лентецов развивается более примитивная финна лентовидной формы с одной свернутой головкой с боковыми плероцеркоид.

Паразитические лентецы человека и животных

Болезни, вызываемые ленточными червями называются цестодозами.

Бычий солитер (*Taeniarhynchus saginatus*). Длина тела бычьего солитера достигает 8-12 м, а число члеников стробилы - более 1000. На сколексе имеются четыре присоски без крючков (см. Рис. 71, Б). Зрелые членики продолговатой формы. Окончательным хозяином бычьего солитера является человек, в кишечнике которого обитает одна особь паразита («солитер» от латинского - единственный). В кишечнике созревшие членики начинают отрываться от тела паразита. Если такие членики с экскрементами человека попадут в почву, то яйца из них рассеиваются и могут попасть на растения. Крупный рогатый скот, промежуточный хозяин паразита, заражается, поедая траву с яйцами паразита. В кишечнике коровы из яиц выходят личинки - онкосферы, которые проникают в стенку кишечника и попадают в кровь. Онкосферы оседают в мышцах внутренних органов, образуются финны - типа цистицерк. Человек заражается бычьим солитером, используя в пищу не прожаренное или не проваренное мясо.

Свиной солитер, или вооруженный цепень (*Taenia solium*). Внешнее строение свиного солитера сходно с бычьим солитером. Отличается от бычьего меньшими размерами (длина тела 2-4 м) и строением сколекса, на котором имеются четыре присоски и венчик крючьев (рис. 75).

По этой причине свиной солитер более плотно прикрепляется кишечнику и его трудно удалить. Окончательным хозяином свиного солитера является человек, а промежуточным - свинья. Цикл развития сходен с бычьим солитером. Человек заражается, поедая финнозное свиное мясо свиным

солитером. Человек может быть не только окончательным, но и промежуточным хозяином этого солитера. В таких случаях финны солитера развиваются в внутренних органах человека, в том числе и в печени, сердце, мозге, что может привести к тяжелым заболеваниям и даже смерти.

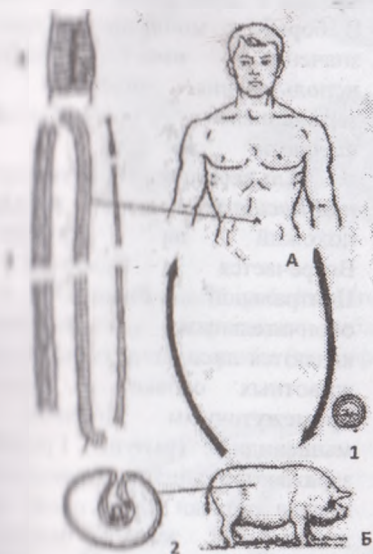


Рис.75. Цикл развития свиного солитера. А- основной хозяин, Б- промежуточный хозяин: 1- яйцо с личинкой онкосферой, 2- финны в мясо, 3- половозрелый паразит, 4- проглоттиды, вышедшие из кишечника человека

Эхинококк (*Echinococcus granulosus*). Относится к числу наиболее опасных паразитов. Его окончательным хозяином обычно бывают собаки, кошки, енгины. В их кишечнике живут цепни длиной 5-6 мм, состоящие всего из 3-4 члеников (рис.76, А). Если яйца паразитов оказываются в почве или на траве, то их поедают вместе с травой коровы, лошади, овцы и в их теле развиваются финны. Промежуточным хозяином может быть и человек. Собаки заражаются эхинококком при поедании зараженных эхинококком органов скота. Заражение эхинококком обычно встречается в животноводческих районах. Человек, особенно дети, часто заражаются эхинококком от собак.

Финны эхинококка могут быть крупными и достигать величины с голову ребенка. Известны финны эхинококка массой до 60 кг в корове. Внутри финны содержатся дочерние пузыри, а в них формируется множество головок. Это можно рассматривать как бесполое размножение на ранних стадиях развития паразита. Таким образом, размножение эхинококка проходит чередованием поколений паразита в кишечнике основного хозяина и бесполого- на финнах в промежуточном хозяине.

Финны рода *Моноезия* (рис.76, Б)- крупные черви длиной до 6 м. Их окончательным хозяином являются крупный рогатый скот и овцы. Промежуточными хозяевами моноезий служат почвенные клещи орибатида,

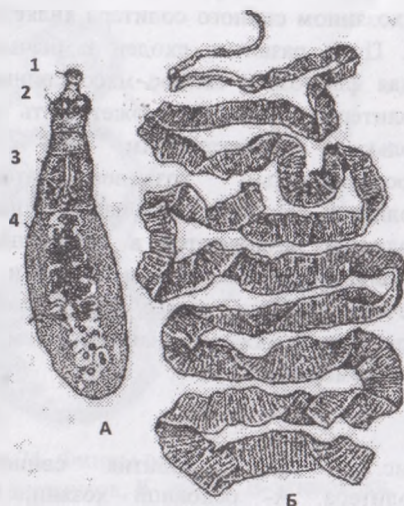


Рис.76. Различные ленточные черви. А – эхинококк, Б - монезия: 1-крючки, 2-присоски, 3- половые органы, 4- яйца с онкосферой в зрелых члениках.

заражаются паразитом, поедая грызунов. Человек может быть промежуточным хозяином паразита, заражаясь при контакте с собакой или кошкой, на шерсти которых могут быть яйца этого паразита. Чаще финны альвеококка у человека развиваются в дыхательных путях, что может вызывать удушье.

Ремнец (*Ligula intestinalis*) червь с нерасчлененным телом. Длина его тела достигает 1 м и имеет вид ровной ленты (рис.77). Но комплекты половых органов повторяются в нем половозрелой стадии ремнеца. Плероцеркоиды ремнеца иногда вызывают массовую гибель пресноводных рыб.

Карликовый цепень (*Hymenolepis nana*). Мелкие черви длиной тела 1-1,5 см, с 100- 200 члениками. Широко распространенный паразит детей. В число в кишечнике хозяина может достичь до 1000 экземпляров. Развитие проходит без смены хозяина. Их яйца из кишечника попадают во внешнюю среду и снова могут попасть в кишечник, где выходят онкосферы. Последние внедряются в ворсинки кишечника и из них развиваются маленькие финны цистицеркоиды, которые в дальнейшем выпадают в просвет кишки и из них развиваются половозрелые особи – мариты (Рис.78). У людей, зараженных карликовым цепнем, часто наблюдается аутоинвазия - самозаражение.

в которых образуются мелкие финны типа цистицеркоид. Вместе с травой домашние животные поедают зараженных финнами клещей и заражаются мониезией. В борьбе с мониезией большое значение имеет применение пастбищ зараженными оribatидными клещами.

Альвеококк (*Alveococcus multilocularis*), мелкий паразит, похожий на эхинококк. Встречается в Северной Центральной Европе. Его окончательным хозяином являются лисицы, а из домашних животных собаки и кошки промежуточным хозяином мышевидные грызуны. Грызуны заражаются яйцами альвеококка поедая остатки пищи около нор лисиц или жилищ человека. Собаки, кошки, и другие хищники

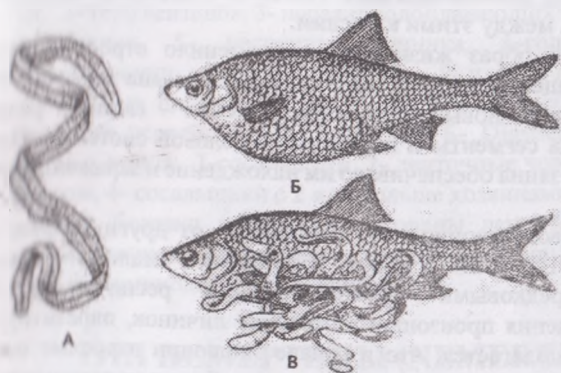


Рис. 77. Ремнец *Ligula intestinalis*. А - плероцеркоид, из полости тела рыбы; В - зараженная раздувшаяся рыба. В - ремнецы, высунувшиеся наружу из рта рыбы (по Гоферу).

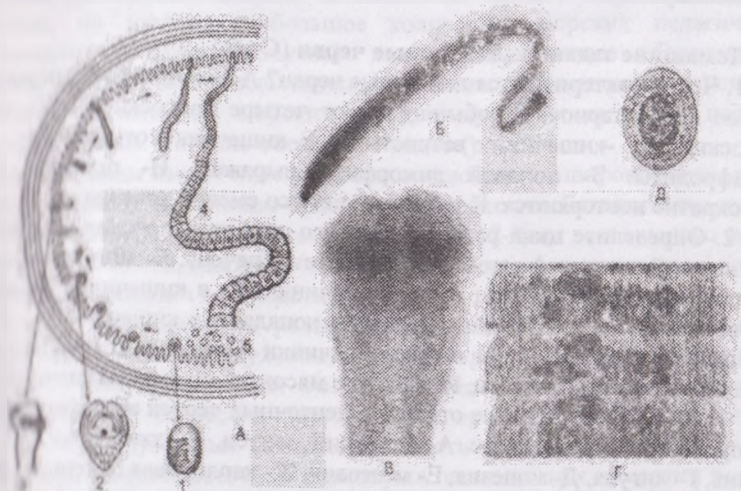


Рис. 78. Карликовая цепень (*Hymenolepis nana*). А - развитие в кишечнике, Б - сколекс (головка), В - зрелые проглоттиды (сегменты), Г - яйцо: 1 - личинка онкосфера, 2 - цистицеркоид, 3 - сколекс, 4 - личинка цепень, прикрепленная к стенке кишечника.

Этиология плоских червей и происхождение паразитизма. Плоские черви по своему строению близко стоят по ряду особенностей к кольчатым, от которых они могли и произойти. Личинки некоторых цестод, например, процеркоиды имеют церкомер, как у моногеней. Сходство цестод и моногеней отмечается и в строении половой системы.

(наличие влагалища), протонефридиев. Считается, что Амфилины являются переходной формой между этими классами.

Паразитический образ жизни сильно изменило строение ленточных червей. Исчезла пищеварительная система, редуцирована нервная система и органы чувств. Возник новый орган прикрепления – сколекс, развились расчленение тела на сегменты и повторность половой системы. Появление промежуточного хозяина обеспечивало им нахождение и заражение основного хозяина.

Сосальщики эволюционировали независимо от других паразитических плоских червей. Взрослые стадии сосальщиков мало изменились по сравнению с предковыми прямокишечными ресничными червями. Наибольшие изменения произошли в строение личинок, паразитирующих в моллюсках. Предполагается, что в начале эволюции взрослые особи вели свободный образ жизни. А их личинки через симбиоз с моллюсками перешли к паразитированию. Паразитизм личинок привело к появлению партеногенеза со сменой хозяина. Невысокая специализация взрослой стадии сосальщиков к эндопаразитизму можно объяснить с поздним этапом перехода их к паразитизму.

Домашние задания. Ленточные черви (С=44)

1. Чем характеризуются ленточные черви? А- тело плоское, листовидное. Б- тело сегментарное. В- обычно имеют четыре присоски, Г- обычно две присоски, Д- кишечник ветвистый. Е- кишечник отсутствует. Ж- гермафродиты. З- половой диморфизм выражен. И- половые органы многократно повторяются. К- развитие часто со сменой хозяина

2. Определите цикл развития бычьего солитера, начиная с пузырчатой инвазионной стадии: А- личинки проникает в печень, Б- яйца из кишечника выходят наружу, В- из яиц выходят личинки, Г- в кишечнике развиваются половозрелый червь. Д- яйца с кормом попадают в кишечник, Е- в яйцах развиваются онкосферы, Ж- в печени личинки превращаются в финны, З- в кишечнике откладывает яиц, И- финны с мясом попадают в кишечник.

3. Составьте парные ответы из ленточных червей и соответствующих им промежуточных хозяев: А- широкий лентец, Б- эхинококк, В- бычий цепень, Г- лигула, Д- монезия, Е- мозговик, Ж- карликовая цепень: 1- рогатый скот и человек, 2- отсутствует, 3- рачок диаптомус и карповые рыбы, 4- панцирные клещи, 5- свиньи, 6- овцы, некоторые домашние животные, 7- травоядные животные и человек, 8- циклопы и рыбы.

4. Составьте парные ответы из червей и их соответствующих основных хозяев: А- широкий лентец, Б- эхинококк, В- бычий цепень, Г- лигула, Д- монезия, Е- мозговик, Ж- карликовая цепень: 1- лошади и сельскохозяйственные животные, 2- хищные млекопитающие, 3- водоплавающие птицы, 4- развивается в одном хозяине. 5- собаки.

5. Составьте парные ответы из терминов и соответствующих им содержаний: А- финна. Б- сколекс. В- проглотид. Г- оотип. Д- стробилия.

голова, Ж- корацидий, 3-лигула, И-ценур: 1- место оплодотворения, 2- тело лентецов, 3- паразит водоплавающих птиц, 4- инвазионная личинка, 5- ресничная личинка, 6- головка лентеца, 7- ресничная личинка, 8- финна мозговика, 9- членик лентецов.

6. Составные парные ответы из латинских и соответствующих им русских названий червей: А- Plathelminthes, Б- Digenea, В- Trematoda, Г- Monogenea, Д- Cestoda: 1-сосальщики, 2- ленточные черви, 3- сосальщики с одним хозяином, 4- сосальщики с 2 или больше хозяевами, 5- плоские черви.

7. Какие болезни могут быть вызваны ленточными червями? А- трипаномоз, Б- фасциолез, В- трипаносомоз, Г- тайниаринхоз, Д- эхинококкоз, Е- филозариоз, Ж- геминилипидоз, З- лигулиоз.

ТИП НЕМЕРТИНЫ (NEMERTEA)

Немертины первичноротые лентовидные черви, лишённые заметных органов и сегментации, выделяющие большое количество слизи. Обладают длинным трубковидным органом- хоботом, способным выворачиваться и использоваться для захвата добычи. Большинство видов – морские бентосные животные, но известно небольшое количество морских пелагических, пресноводных и даже сухопутных видов. Подавляющее большинство немертин – падальщики, известны комменсалы моллюсков, ракообразных, псидий, морских звезд, эхиурид и актиний, паразиты позвоночных рыб. Описано около 1300 видов (рис.79).

Многие виды имеют нитевидное или уплощенное широкое тело, иногда сильно сплюснута в спинно-брюшном направлении. Большинство лишены выраженной сегментации. Длина тела варьирует от 2-3 мм до несколько метров. Немертины способны, сокращая мышцы, значительно изменять свою длину и форму, сворачиваясь в спутанный клубок.

Тело немертин разделено на головной и туловищный отделы. Граница между головой и туловищем слабо выражена и проходит на уровне рта над шейной бороздой. Головной отдел несёт ротовое отверстие, передний хобот, отверстия церебральных органов и несколько глаз. У некоторых видов вооруженных немертин рот и отверстие хобота открываются в ротовое отверстие (ринхостом). У некоторых пелагических немертин голова с длинным щупальцем. Туловищный отдел практически лишён видимых наружных органов, по бокам тела открываются протоки нефридиев и половых желёз, а на заднем конце тела терминально расположено анальное отверстие. У многих представителей одной из отрядов Heteronemertea над анальным отверстием расположен небольшой отросток (каудальный циррус), функция которого неизвестна. У видов рода *Malacobdella* на заднем конце тела имеется присоска. Многие немертины выделяют много слизи, которая делает их мало восприимчивыми для хищников.

Внутреннее строение. Тело покрыто ресничным железистым эпителием, под которым находится соединительнотканый слой (дермис) и кожно-

мускульный мешок, состоящих из 3-5 слоёв мускулатуры. Полость тела немертин отсутствует, и промежутки между органами заполнены паренхимой. Пищеварительная система состоит из передней, средней и задней кишки, глотки нет, задняя кишка открывается за анальным отверстием.

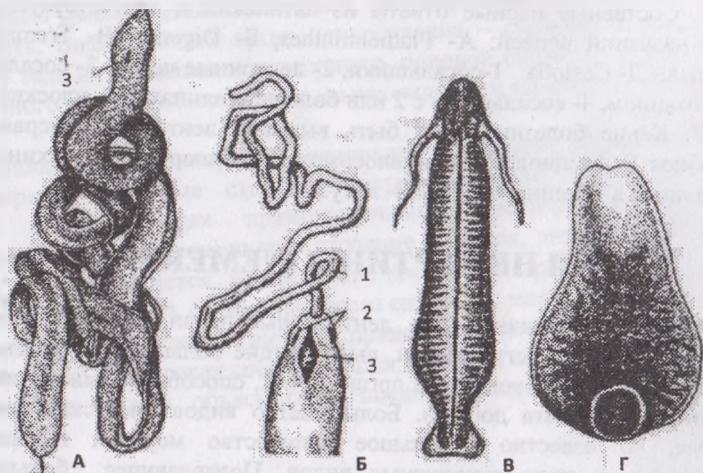


Рис. 79. Немертины. А - *Cerebratulus*. Б - передний конец тела *Cerebratulus*, В- *Nectonemertes*. Г - *Malacobdella*: 1-хобот, 2- боковые щели, 3- ротовое отверстие.

Хобот находится внутри особой полости - ринхоцель и состоит из эндотелия, нескольких слоёв мускулатуры и железистого эпителия. Имеется хорошо развитая замкнутая кровеносная система, состоящая из двух боковых и непарного дорсо-медиального сосуда. Ринхоцель и кровеносные сосуды имеют целомическую природу. Специальных органов дыхания нет. Для выделения служат протонефридии. Нервная система состоит из кольцевидного мозга, окружающего ринхоцель и двух боковых нервных стволов, соединенных над прямой кишкой. Также имеются нервы хобота и различные периферические нервы. Органы чувств представлены глазами (от двух до нескольких десятков), парой церебральных органов химического чувства, 1-3 фронтальным органом, связанным с головными железами. У многих древних немертин имеется пара латеральных органов. У некоторых видов рода *Carinina* мозг имеет два статоциста.

Большинство немертин раздельнополы, но известны и гермафродиты. Половая система очень примитивна и представлена множеством фолликулярных гонад, имеющих вид мешочков. Немертины лишены сложной системы выводных протоков (за исключением самцов *Carcinonemertes*) и копулятивного аппарата, характерных для плоских червей. Выраженный половой диморфизм описан только у пелагических немертин.

Размножение и развитие. Оплодотворение обычно наружное, но известны и инсектинородящие и живородящие виды. Оплодотворенные яйца испытывают полное дробление, которое имеет большое сходство со спиральным дроблением у кольчатых червей. В результате дробления образуется бластула, а затем путём впячивания одного полюса возникает гастрюла. Из гастрюлы развивается свободноплавающая личиночная личинка, которая у разных немертин имеет неодинаковую форму. Личинка представителей класса *Pilidiophora*, называется пилидием. Клетки из эпителия личинки в промежуток между эктодермой и энтодермой (первичную полость тела), мигрируют отдельные клетки – зачаток среднего зародышевого листка; из них возникает соединительная ткань и некоторые внутренние органы. Такой разрозненный зачаток мезодермы называется пилидий. Сформировавшийся червь прорывает стенку пилидия, выходит наружу, опускается на дно и переходит к ползающему образу жизни.

Классификация. Традиционно тип включает 2 класса: невооруженные немертины - *Anopla* и вооруженные немертины - *Eopla* и 5-6 отрядов.

Anopla или невооруженные немертины - парафилетическая группа. Характерная черта -отсутствие вооружения хобота. Ротовое отверстие расположено на брюшную сторону и располагается позади мозгового ганглия. Нервная система залегает в толще кожно-мускульного мешка, а иногда прямо в эпителии. В качестве представителя *Anopla* можно назвать роющего червя норки *Cerebratulus*, который встречается вдоль всего атлантического побережья Европы, от северной границы до Средиземного моря. К этому классу относится гигантская немертина *Lineus longissimus*, достигающая 10 и более 30 м в длину, при ширине тела не более 1 см. Петлеобразно изгибая своё длинное тело, немертина держится под камнями, подстерегая добычу. В последние годы вместо *Anopla* предлагается две самостоятельные группы: *Palaeonemertea* и *Pilidiophora*.

Eopla или вооруженные немертины. Хобот на своем конце несет колющее вооружение, состоящее из одного или нескольких центральных стилетов, прикрепленных к базису. Ротовое отверстие обычно объединено с отверстием хобота в ринхостом, который расположен на переднем конце тела. Нервная система погружена под кожно-мускульный мешок и залегает в эпителии. Представители характеризуются преимущественно мелкими размерами, хотя известны виды длиной более 1 м.

В последнее время немертин предлагают разделить на три класса: вместо *Anopla* - использовать классы *Palaeonemertea* и *Pilidiophora*, а вместо *Eopla* класс *Hoploneemertea*. Молекулярно-генетический анализ поддерживает деление на трех крупных групп.

VI ГЛАВА

НАДТИП КОЛЬЦОНЕРВНЫЕ (CYCLONEURALIA)

Кольцонервные - первичноротые животные, включающие 6 типов: брюхоресничные (Gastrotricha), круглые черви (Nematoda), волосатые (Nematomorpha), приапулиды (Priapulida), лорициферы (Loricifera), киноринхи (Kinorhyncha). Иногда из числа кольцонервных исключают брюхоресничных червей. Нервная система кольцонервных представляет собой нервное кольцо вокруг передней части кишечника (глотки).

Размеры кольцонервных, находятся в диапазоне от нескольких десятков микрометров (гастрострихи) до нескольких сантиметров (нематоды). Однако отдельные виды нематод могут достигать значительно большей длины. Рекордсменом на сегодняшний день считается вид *Placentonema gigantissima*, паразитирующий на кашалотах. Максимальная зарегистрированная длина представителя этого вида составила 8,4 метра. Многие виды имеют постоянное количество клеток, специфичных для конкретного вида.

Кольцонервные обладают кутикулой, которую они секретируют своим покровным эпителием. У всех типов этой группы кутикула может сбрасываться, за исключением гастрострих. У некоторых таксонов кутикула содержит хитин. У большинства типов кольцонервных отсутствуют двигательные реснички, и они передвигаются с помощью мышц. Исключения составляют гастрострихи, у которых имеются двигательные реснички.

Нервная система представляет собой цепь колец, окружающих переднюю часть кишечника - глотку. Разделяют три последовательные области, различающиеся по своему составу. Им даны условные названия: передний, средний и задний мозг, соответственно. Передний и задний мозг представляют собой ганглионарные образования. Они в основном состоят из перикарионов (клеточных тел). Между ними находится средний мозг - нейронный, состоящий, главным образом, из нервных волокон. У брюхоресничных нервная система представлена дорсальной комиссурой и имеет уникальное для двусторонне-симметричных животных строение. Стоит отметить, что молекулярно-биологические данные не подтверждают родство брюхоресничных и циклонейралей.

Глотательный аппарат кольцонервных претерпел изменения относительно других первичноротых. Рот расположен на терминальном переднем конце тела, а не в брюшном, как у большинства первичноротых. Глотка имеет радиальную симметрию, а не билатеральную, как у большинства первичноротых. Форма глотки цилиндрическая. Характерной для них чертой строения глотки является наличие зубов. Заглатывание пищи осуществляется путём одновременного сокращения 3 пучков эпителиально-мышечных клеток. Гистологически эти клетки являются мезодермальными миоцитами.

— главный действующий глотка представляет собой насос, перекачивающий пищу из ротового отверстия в кишечник. Предполагается, что такое строение глотки довольно независимо у нескольких типов, входящих в кладу циклонейралий.

У циклонейралий отсутствует целом, и пространство между органами у них заполнено соединительной тканью. Имеющиеся в этой ткани полости (каверны) у некоторых крупных представителей заполнены гемолимфой. Гемолемфа у циклонейралий отсутствует, движение гемолимфы внутри организма происходит за счёт движений тела животного. Гемолимфа служит гидростатическим скелетом тела циклонейралий и составляет его внутреннюю среду.

Мускулатура циклонейралий состоит из кольцевых поперечных и продольных мышц, которые работают как антагонисты друг друга, опираясь на гидростатический скелет, образованный гемоцелом. Различают циклонейралий с тонкой и гибкой кутикулой и циклонейралий с толстой жесткой кутикулой. У первых кольцевые мышцы функциональны, а у вторых — редуцированы. А антагонистом продольным мышцам служит сама жесткая кутикула.

У кольцевидных нет выраженной головы, но передний конец тела несёт ротовое отверстие и органы чувств (хеморецепторы и фоторецепторы). Многие представители обладают способностью прикрепляться к субстрату с помощью особого секрета, выделяемого железами через кутикулы. Органы выделения — протонефридии. Кишечник прямой, в виде сквозной трубки.

Кольцевидные обитают в морских, пресноводных и наземных водоемах. Большинство виды являются свободноживущими. Вместе с тем, немало видов среди круглых червей, которые являются паразитами животных, животных и растений.

Ископаемые остатки циклонейралий появляются с кембрия, и именно в кембрий они наиболее многочисленны: возраст большинства ископаемых колеблется между 520 и 495 миллионами лет. Благодаря прочной кутикуле у ископаемых остатках хорошо сохраняются детали строения кутикулы.

Брюхоноскожных червей часто не включают в состав циклонейралий, а рассматривают их как рано отделившуюся сестринскую группу. Считается, что внутри этого надтипа волосатики и нематоды наиболее близки друг к другу, а киноринхи, лорициферы и приапулиды наиболее близки друг к другу. Скопление личинок волосатиков с приапулидами дало начало гипотезе, которая объединяла их в таксон Cephalorhynchia. В большинстве случаев рассматривают нематод и волосатиков и объединить их в группу Nematoida. Киноринхи, киноринхи и лорициферы возможно монофилетические группы. Поэтому их зачастую объединяют в одну группу (Scalidophora или Cephalorhynchina).

ТИП БРЮХОРЕСНИЧНЫЕ ЧЕРВИ (GASTROTRICHA)

Брюхоресничные - примитивная группа (Protostomia) с ресничным эпителием на брюшной стороне тела. Размеры не превышают 1,0-1,5 мм. Обитают в морях и пресных водоемах. Тело короткое или более вытянутое, у некоторых видов с тонким хвостовым придатком. Головной отдел обособлен. Тело на заднем конце с раздвоенной вилочкой. Преимущественно донные животные, большинство видов обитает в интерстициале. Около 350 морских и около 250 пресноводных видов (рис. 80).

Покровы тела. Тело одето нехитинизированной растяжимой кутикулой. Тонкий слой кутикулы одевает и реснички. Под кутикулой находится однослойный покровный эпителий, который у макродазиид имеет клеточное строение, а у хетонотид частично синцитиальное. У макродазиид в составе эпидермиса есть железистые клетки, выделяющие слизь. Имеются также прикрепительные трубочки - у хетонотид они расположены на хвостовой вилке, а у макродазиид - на заднем конце и боковых сторонах тела. В состав трубочки входят две клетки - одна выделяет клей, а другая растворитель. Секрет этих клеток выделяется через отверстие кутикулярной трубочки. В состав органа может входить моноцилиарная чувствительная клетка. У хетонотид и некоторых макродазиид кутикула на спинной стороне образует чешуйки, щетинки и другие выросты причудливой формы. Подвижные реснички расположены на брюшной стороне тела одним полем или несколькими участками. Клетки, несущие реснички, у многих гастротрих моноцилиарные.

Нервная система и органы чувств. Нервная система лежит прямо под покровным эпителием, ЦНС (центральная нервная система) состоит из групп нервных клеток, лежащих вокруг окологлоточного нервного кольца, и двух продольных нервных стволов, расположенных по бокам тела у брюшной стороны. Мышцы, как и нематод, посылают иннервационные отростки к нервам. Из органов чувств развиты одноклеточные механо- и хемосенсорные сенсиллы, у немногих видов - парные глазки из 1-2 клеток, лежащие на поверхности «мозга». Нередко имеются ресничные ямки, напоминающие по строению обонятельные ямки турбеллярий и амфиды нематод. У некоторых видов имеются также головные щупальца, содержащие до 20 чувствительных клеток.

Опорно-двигательная система. Имеется кожно-мускульный мешок, состоящий из отдельных лент продольных и кольцевых мышц. Продольные мышцы сосредоточены на боковых сторонах тела рядом с нервными стволами. Выросты кольцевых мышц образуют тонкие спинно-брюшные мышцы. У видов с коротким телом и толстой кутикулой кольцевые мышцы слабо развиты или отсутствуют. Мышцы косоисчерченные или поперечнополосатые. Опорой для мышц служит кутикула, а у некоторых макродазиид, также парный Y-орган - два тяжа крупных опорных клеток, расположенных по бокам от кишечника. У двух родов (*Xenodasys* и *Chordodasys*) в задней части тела

(сзади от анального отверстия) имеется состоящий из специализированных клеток хордоподобный орган.

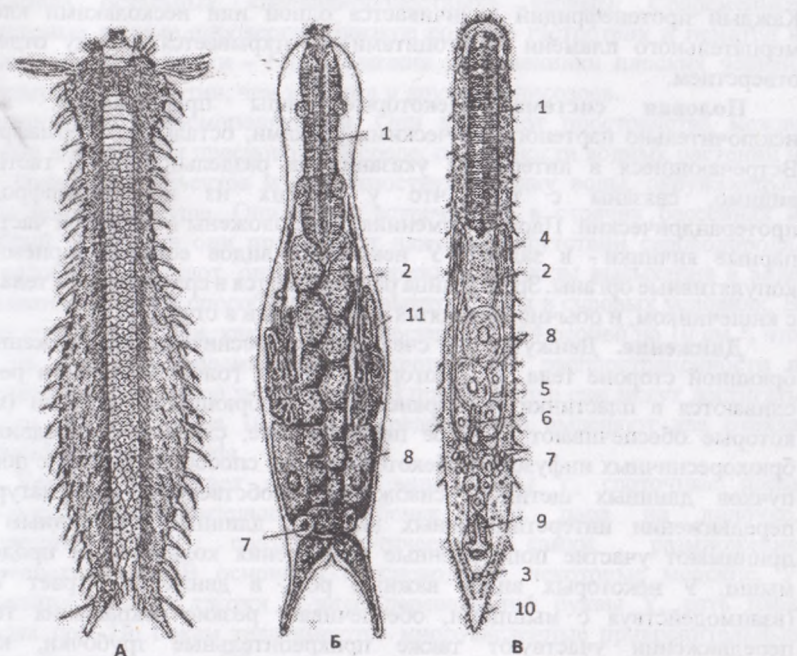


Рис.80. Брюхоресничные. А- пресноводный брюхоресничный *Chaetonotus maximus*, Б- внутреннее строение брюхоресничного, В- морской брюхоресничный *Macrodasya bidenbrochi*: 1-пищевод, 2- кишечник, 3- анальное отверстие, 4- семенники, 5- семяпровод, 6-циррус, 7- яичник, 8-яйцо, 9-совокупительная бурса, 10- хвост, 11- протонефридий.

Пищеварительная система. Рот расположен на переднем конце тела или слегка сдвинут на брюшную сторону. Имеется ротовая полость и глотка с трехгранным просветом (её непарный луч у макродазиид обращен к спинной стороне, а у хетонотид, как и у нематод - к брюшной). Стенка глотки состоит из одного слоя миепителиальных клеток. У макродазиид есть пара боковых глоточных пор, ведущих из глотки во внешнюю среду (признак сходства с хордовыми и полухордовыми). Средняя кишка состоит из однослойного эпителия. Короткая задняя кишка, выстланная кутикулой, есть только у хетонотид.

Полость тела. Хотя гастротрихи относятся к первичнополостным червям, как таковая полость тела у них отсутствует. Ранее за неё принимали пространства, заполненные клетками Y-органа. У гастротрих нет также дыхательной и кровеносной систем.

паразитирующие в организме животных, являются возбудителями инвазионных болезней.

Строение и физиология. Длина тела составляет от 80 мкм до 8,4 м (такую длину имеет паразит *Placentonema gigantissima*, живущий в плаценте кашалота). Самки несколько крупнее самцов. Тело нематод неsegmentированное, имеет нитевидную или веретеновидную, реже (у самок) бочонковидную или лимоновидную форму. В поперечном сечении тело круглое (отсюда название круглые черви), в основе обладает билатеральной (двусторонней) симметрией тела с элементами двулучевой. Передний конец тела (голова) проявляет признаки трёхлучевой симметрии.

Круглые черви обладают развитым кожно-мускульным мешком. Тело покрыто гладкой или кольчатой кутикулой, под которой расположена гиподерма, а под ней - тяжи продольных мышц. По окружности тела гиподерма образует 4 валика («хорды»), вдающихся в полость тела: дорсальный (спинной), вентральный (брюшной) и два боковых. Внутри спинной и брюшной полости проходят нервные стволы, а в боковых - сенсорные нервы и выделительные каналы (рис.81).

У паразитических форм эпителий может приобретать синцитиальное строение, то есть клеточных границ в нём нет, и он состоит из цитоплазматической массы с включенными в него ядрами. Ядросодержащая часть клеток эпителия соединена с поверхностным синцитиальным слоем цитоплазматическими мостиками. У паразитических форм в гиподерме может запасаться гликоген, необходимый для гликолиза. Под гиподермой находится слой продольных мышц, делящийся валиками гиподермы на 4 тяжа. Между кожно-мускульным мешком и внутренними органами тела, у более или менее крупных форм, расположена первичная полость тела - псевдоцелом, отличающаяся от вторичной (целома) отсутствием эпителиальной выстилки.



Рис.81. Поперечный разрез самки аскариды (по Догелью). 1- спинной валик гиподермы, 2- плазматические выросты мышечных клеток, 3- мышечные клетки, 4- разрез мышечника, 5- разрез кишечника, 6- кутикула, 7- боковой валик гиподермы, 8- выделительный канал, 9-яйчник, 10- матка, 11- разрез яйцевода, 12- брюшной валик гиподермы, 13-яйцевод.

У многих морских нематод полость тела фактически отсутствует, а пространство между стенкой тела и органами заполнено жидким матриксом. За исключением некоторых органов чувств нематоды лишены жгутиковых клеток. Кровеносная и дыхательная системы отсутствуют.

Пищеварительная система. Пищеварительная система круглых червей имеет форму трубки, сквозная (рис.82). Она начинается ротовой полостью, переходит в пищевод, затем в переднюю, среднюю и заканчивается задней кишкой, открывающейся на заднем конце тела с брюшной стороны. У некоторых паразитических отрядов кишка преобразована в не имеющую слепого трофосому.

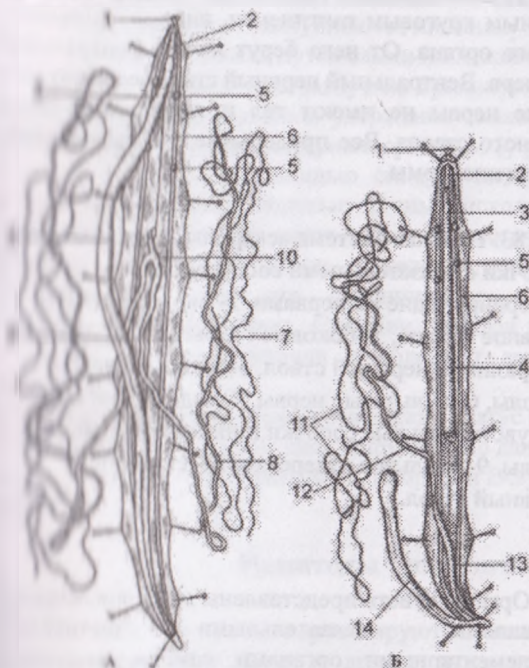


Рис.82. Внутреннее строение аскариды (по Догелью). А - самка, Б - самец: 1 - губы; 2 - глотка; 3 - «пищевод» (передний отдел средней кишки); 4 - средняя кишка; 5 - фагоцитарные клетки; 6 - боковая линия; 7 - яичник; 8 - яйцевод; 9 - матка; 10 - влагалище; 11 - семенники; 12 - семяпровод; 13 - семяизвергательный канал; 14 - задняя кишка.

Ротовое отверстие терминальное или редко сдвинуто на вентральную или дорсальную сторону.

Бит наружен губами и ведёт в мускулистую глотку. Глотка имеет трёхгранный просвет, расширяющийся при сокращении радиальных мышечных волокон, и сокращается для засасывания пищи. Она имеет сложное строение во многих группах хищных и паразитических нематод, неся разнообразное вооружение. Глотка открывается в энтодермальную по происхождению среднюю кишку. Пищеварительная система заканчивается задней кишкой, открывающейся у самок анальным отверстием, а у самцов - отверстием клоаки. Нематоды питаются в основном бактериями, водорослями, детритом. есть среди них и хищники, многие - паразиты животных, грибов и растений.

Выделительная система. Предполагается, что основными органами выделительной системы нематод является одноклеточная (или реже двух- или многоклеточная) шейная железа, или боковые внутриклеточные каналы (ренетты), и крупные клетки-псевдоцелоמוциты. Ренетта обладает объёмным телом и имеет выводной проток, который открывается наружу порой. Псевдоцелоמוциты не имеют протоков - они изолируют и утилизируют продукты обмена. Кроме того, продукт обмена-аммиак может высвобождаться из тела нематод путём диффузии через стенку тела.

Нервная система и органы чувств. Нервная система состоит из окологлоточного нервного кольца и нескольких продольных нервов (рис. 83). Нервное кольцо находится на уровне середины глотки. По своему строению нервное кольцо является единым круговым ганглием и, видимо, выполняет роль основного ассоциативного органа. От него берут начало вентральный нервный ствол и дорсальный нерв. Вентральный нервный ствол содержит тело нейронов, другие продольные нервы не имеют тел и являются пучками отростков нейронов вентрального ствола. Все продольные стволы проходят интразпиталиально - в валиках гиподермы.

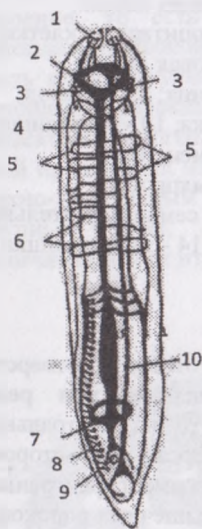


Рис. 83. Нервная система аскариды. 1-ротовые сосочки с осязательными сосочками и иннервирующие их нервами, 2- окологлоточное нервное кольцо, 3- боковые головные ганглии, 4- брюшной нервный ствол, 5-боковые нервные стволы, 6- кольцевые нервы, 7- задний ганглий, 8- чувствительные сосочки и иннервирующие их нервы, 9- анальное отверстие, 10- спинной нервный ствол.

Органы чувств представлены многочисленными сенсиллами: осязательными щетинками, супплементарными органами самцов, сосочками (губными папиллами, обонятельными амфидами, сенсорно-железистыми органами - фазмидами). На заднем конце тела свободноживущих нематод имеются терминальные хвостовые железы, секрет которых служит для прикрепления к субстрату. Эти органы чувств являются механо-, хемо-, реже фоторецепторами или обладают смешанной чувствительностью и всегда ассоциированы с железистыми клетками. Основными органами дальнохимической рецепции являются амфиды - сложно устроенные парные органы на переднем конце тела, имеющие разнообразную форму. К другим органам чувств головы относятся головные сенсиллы, подчинённые в своём расположении радиальной симметрии и расположенные в три или два ряда.

Кроме того, у некоторых свободноживущих нематод, обнаружены внутренние хеморецепторы - метанемы.

Американские учёные, проводя эксперименты над нематодами, обнаружили, что те способны к обучению на собственном опыте. Взрослые нематоды, почувши запах пищи, сразу же ползли на него кратчайшим путём, в то время как молодые долго сомневались и даже не всегда отправлялись на запах. Кроме того, у опытных нематод в ответ на запах активировались три нерва и броня, чего не происходило с молодыми.

Половая система. В подавляющем большинстве нематоды имеют половой диморфизм и раздельнополы, но известны гермафродиты. Нематоды откладывают яйца, реже живородящие. Из яйцевых оболочек вылупляются личинки. Это происходит во внешней среде или ещё в половых путях самки (яйцеживорождение). У

самки задний конец тела загнут на брюшную сторону и имеется сложный поддерживающий аппарат. Роль удержания самки во время копуляции играют разнообразные суппле-ментарные органы и (у рабдитидных нематод) бursy. Спермии вводятся с помощью спикул, выдвигающихся из клоакального отверстия. Внутренние половые органы в исходном варианте парные и имеют симметричное строение. У самок имеется единственный или двойной набор из яичника, яйцевода и матки; влагалище всегда единственное. У самцов имеется один или два семенника с семяпроводами и непарный выделительный канал. Спермии нематод имеют крайне разнообразное строение, лишены жгутиков и обладают амебоидной (но не актиновой) подвижностью.

Классификация. Таксономический статус и систематическое положение нематодных групп нематод дискутируется. По данным на 2011 год, тип нематод включает 3 класса (Chromadorea, Enopleia и Dorylaimea), 31 отряд и около 25 тысяч видов.

Нематоды - паразиты человека

На человеке часто паразитируют человеческая аскарида, власоглав, детская острица и другие виды нематод. У этих видов яйца развиваются в наружной среде. Поэтому их относят геогельминтам.

Аскарида человеческая (*Ascaris lumbricoides*) паразитирует в тонкой кишке человека. У самки тело прямое, достигают 40 см в длину. Самец имеет тело до 25 см и его задний конец закручен. Самка аскариды продуцирует до 20 тысяч яиц в сутки, которые выходят с фекалиями в наружную среду. Аскариды осуществляют анаэробное дыхание, при котором запасные питательные вещества (гликоген) расщепляются с выделением энергии и образованием органических кислот (валериановая, масляная и др.). Продукты анаэробного метаболизма паразитов из стенки кишечника попадают в кровь, вызывая интоксикацию и интоксикацию организма. Особенно опасен аскаридоз для детей.

Перенаселенность кишечника аскаридами может представлять опасность для их жизни.

Яйца аскариды покрыты плотной оболочкой и обладают большой жизнестойкостью. Они могут долго сохранять жизнеспособность. Яйца аскариды развиваются в кислородной среде. В течение 9-30 дней в них формируются личинки. Яйца с личинками называются инвазийными, т.е. способными к заражению человека и животных. Заражение человека происходит при заглатывании яиц с пищей. Источником заражения аскаридой могут быть недостаточно промытые овощи, фрукты или пища, на которую садились мухи. В кишечнике из яиц выходят микроскопические личинки, которые проникают в слизистую кишки, оттуда в кровеносные сосуды. Личинки мигрируют по кровеносной системе и концентрируются в капиллярах альвеол легких. Из альвеол личинки проникают в бронхи, трахеи и глотку. При кашле вместе со слюной личинки заглатываются. При вторичном заглатывании личинки попадают в кишечник, превращаются во взрослых нематоды и приступают к размножению.

Для предохранения от аскарид требуется соблюдение личной гигиены, употребление в пищу тщательно обмытых водой овощей и фруктов, поддержание санитарных норм в населенных пунктах: недопущение загрязнения водоемов и почв, постоянная дезинфекция туалетов и мусорных ям, борьба с мухами - переносчиками яиц гельминтов. Лечение аскаридоза проводится путем применения специальных препаратов, убивающих гельминтов в кишечнике и в крови. В борьбе с аскаридами проводится кислородное лечение. Принудительное поступление кислорода в кишечник приводит к гибели аскарид, не переносящих кислородных условий.

Власоглав (*Trichocephalus trichiurus*) - опасный паразит человека. Передний головной отдел власоглава утонченный, с его помощью паразит внедряется в стенку кишечника (рис.84, А). Власоглав паразитирует в слепой кишке и может являться причиной расстройств пищеварения, анемии, а иногда и аппендицита. Длина тела самцов достигает 30-40 мм, а самок 35-50 см. Яйца власоглавов развиваются во влажной почве и в воде. Заражение власоглавом происходит при питье некипяченой воды, содержащей яйца власоглава. Заболевание чаще всего наблюдается у людей, занятых земляными работами. Развитие власоглава сходно с таковым у аскариды. Изгнание власоглава более затруднительно. Поэтому в борьбе с ним применяется сильное препараты.

Свайник двенадцатиперстной кишки, или кривоголовка (*Ancylostoma duodenale*) паразитирует в тонкой кишке человека, особенно часто в ее двенадцатиперстном отделе. Ротовое отверстие с крупными «зубами» и смещено на брюшную сторону (рис.84, Б). Отсюда название кривоголовка. Анкилостома «зубами» внедряется в стенку кишечника, может вызывать изъязвление слизистой. Когда яйца паразита с фекалиями человека попадают во влажную почву, из них выходят личинки, которые сначала питаются в почве как сапрофаги, и после второй линьки становятся

способными к заражению хозяина. Развитие паразита во внешней среде в зависимости от условий продолжается 5-69 дней. Личинки анкилостома способны попадать в организм человека не только через рот с пищей, но и через кожу путем внедрения. При этом личинки по крови проникают в легкие, а из них в гортань, затем в рот и вторично заглатываются. При попадании в кишечник развиваются самцы и самки анкилостомы.

Анкилостома распространена в южных странах. Часто встречается в Западной, Средней Азии и на Дальнем Востоке. Паразитом часто заражаются животные.

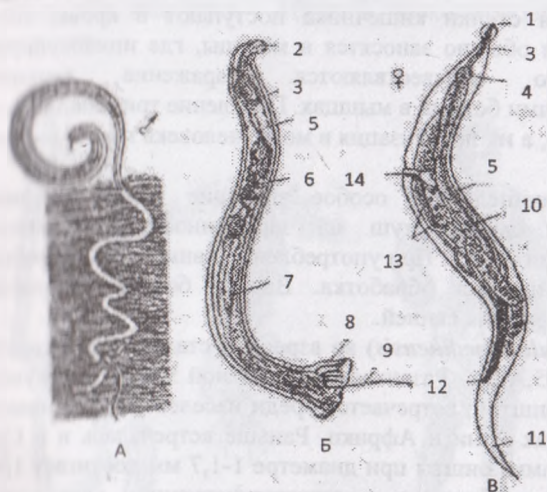


Рис. 84. Паразитические нематоды. А — власоглав, внедривший передней частью в стенку кишечника, Б — самец свайника двенадцатиперстной кишки, В — самка детской острицы: 1-рот, 2- зубчики в ротовой полости, 3- пищевод 9- фаллопий, 10- яичник, 11- хвост, 12-анальное отверстие, 13- матка, 14- половое отверстие.

Детская острица (*Enterobius vermicularis*) - мелкие белые черви длиной 5-10 мм (рис. 84, В), самцы мельче самок. Паразитирует в толстой и задней кишке человека, чаще всего у детей. Самки выползают ночью из задней кишки и откладывают яйца на кожу вокруг анального отверстия. Развитие яиц во внешней среде происходит в течение 10-12 часов. Острицы очень плодовиты, одна самка откладывает в среднем 11 тыс. яиц. Яйца рассеиваются и могут находиться в белье, на полу, на мебели. Часто происходит самозаражение детей острицей. Кипячение, проглаживание утюгом постельного и детского белья, чистота жилых помещений, мытье рук перед едой предотвращают заражение острицей.

Трихинелла спиральная (*Trichinella spiralis*) - заражает свиней, крыс и человека. Длина самки 3-4 мм длины, самца - 1,5 мм. Относится к биогельминтам, жизненный цикл которых проходит полностью в организме хозяина.

Заражение происходит при поедании личинок трихинеллы с зараженным мясом. Человек заражается при употреблении зараженного трихинеллой свиного мяса. В свином мясе могут содержаться микроскопически мелкие известковые капсулы со спирально закрученными личинками трихинеллы. В желудке под влиянием желудочного сока капсулы растворяются и вышедшие из них личинки трихинелл начинают развиваться. Через двое суток личинки достигают половой зрелости. Они внедряются в ткань кишечника и приступают к размножению. После спаривания самцы погибают, а самки рожают около 2 тыс. живых личинок, размером около 0,1 мм. Личинки через лимфатические сосуды стенки кишечника поступают в кровь. Личинки мигрируют по крови и обычно заносятся в мышцы, где инкапсулируются. Капсулы постепенно обизвествляются. Заражение трихинеллой сопровождается сильными болями в мышцах. Поселение трихинеллы в глазах может вызвать слепоту, а их локализация в мозге человека может вызвать летальный исход.

В борьбе с трихинеллезом особое значение имеет ветеринарно-медицинский осмотр свиных туш на зараженность трихинеллой и уничтожение зараженного мяса. При употреблении свиного мяса необходима тщательная его термическая обработка. Важны борьба с крысами и соблюдение норм содержания свиней.

Ришта (*Dracunculus medinensis*) во взрослой стадии паразитирует под кожей человека (рис.85,А,Б). Развивается со сменой хозяев. Дракункулез - болезнь вызываемой риштой, встречается среди населения, проживающих в тропиках и субтропиках Азии и Африки. Раньше встречалась и в Средней Азии. Половозрелая самка ришты при диаметре 1-1,7 мм достигает 120 см в длину. Она развивается обычно в соединительнотканном слое кожи ног. Ришта образует крупную изъязвленную опухоль, которая затем вскрывается и из нее выходят живые личинки. Личинки в воде живут около трех дней. Их проглатывают мелкие рачки-циклопы - промежуточные хозяева ришты. В организме циклопа личинки линяют, проникают его в полость тела и становятся инвазионными. При питье воды из водоема человек может проглотить циклопов с микрофиляриями ришты. В кишечнике человека личинки ришты освобождаются из тела циклопов, проникают в лимфатические сосуды, а затем в подкожную клетчатку. Самцы ришты живут недолго и после оплодотворения самок погибают.

В республиках Средней Азии ришта была уничтожена в 30-е годы двадцатого столетия. Большую роль в искоренении ришты и некоторых других гельминтов играли работы ученых под руководством К.И.Скрябина. Запрещение питья некипяченой воды из открытых водоемов, организация санитарной службы и пропаганда медицинских знаний позволили добиться девазации (искоренения) ришты.

Нитчатка Банкрофта (*Wuchereria bancrofti*) распространена в тропических странах. Вызывает «слоновую» болезнь у человека. Типичный биогельминт (рис.85,В). Половозрелые особи обитают в лимфатических

сосудах и вызывают закупорку сосудов. Это приводит к застою лимфы и в результате развивается слоновость конечностей.

Самки нитчатки рожают множество личинок - микрофилярий. Для дальнейшего развития личинки должны попасть в промежуточного хозяина - комара. Микрофилярии по ночам сосредоточиваются в капиллярах кожи. При укусе ночью комара человека, зараженного нитчаткой, микрофилярий попадают в желудок комара, оттуда в полость его тела. Микрофилярии вырастают и сосредоточиваются у основания хоботка комара. При укусе комаром здорового человека микрофилярии проникают в его кровь.

Домашние животные - птицы и млекопитающие сильно страдают от гельминтозов.

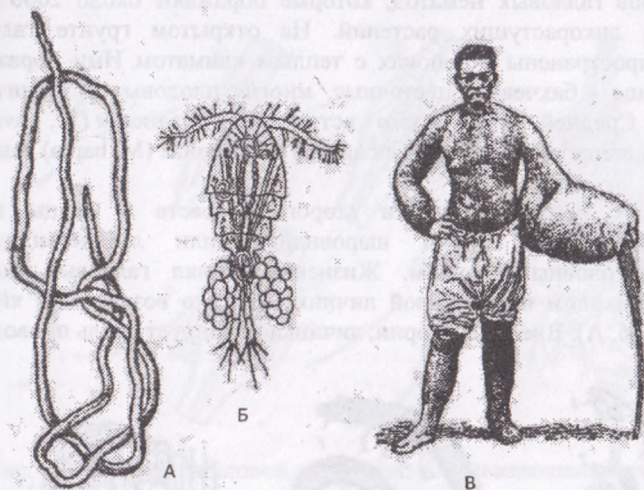


Рис.85. Паразитические нематоды. А- самка ришты, Б- личинка ришты в полости тела циклопа, В – слоновая болезнь, вызванной нитчаткой Банкрофта.

Глистные заболевания приводят к высокой смертности птенцов домашних птиц, к снижению продуктивности животноводства. Власоглавы паразитируют в кишечнике у оленей, овец, верблюдов, крупного рогатого скота и у других млекопитающих. Трихинеллы поражают свиней, от которых может заразиться и человек. От аскарид страдают лошади, свиньи и особенно, куры. Аскаридоз кур вызывает гибель цыплят и снижает яйценосность птиц. Большой ущерб овцеводству наносят нематоды дыхательных путей (диктиокаулез). Профилактическая борьба с гельминтозами домашних животных состоит в правильном их содержании, соблюдении санитарных норм на фермах, изоляции и лечения больных животных.

Нематоды - паразиты растений

У паразитических нематод растений в глотке имеется стилет, которым они прокалывают ткани растений и высасывают соки. Различным растениям вредят несколько сот видов круглых червей. В странах сухим и жарким климатом, где растения выращиваются при искусственном орошении, большой ущерб растениям причиняют различные галловые нематоды (рис.185), стеблевая нематода картофеля, пшеничная нематода, рисовый афеленх и другие виды нематод.

Галловые нематоды рода *Meloidogune* паразитируют в корнях и других подземных органах культурных и дикорастущих растений. Известно около 100 видов галловых нематод, которые поражают около 2000 видов культурных и дикорастущих растений. На открытом грунте галловые нематоды распространены в районах с теплым климатом. Ими поражаются почти все овощи - бахчевые, цветочные, многие плодовые и технические культуры. В Средней Азии часто встречаются яванская (*M. javanica*), арахисовая (*M. arenaria*), южная (*M. incognita*) и северная (*M. hapla*) галловые нематоды.

У галловых нематод личинки второго возраста и самцы имеют червеобразную форму. Самки шаровидные или лимоновидные с выступающим головным концом. Жизненный цикл галловых нематод начинается с выходом инвазионной личинки второго возраста из яичной оболочки (рис.86, А). Внедрив в корни, личинка мигрирует вдоль проводящих

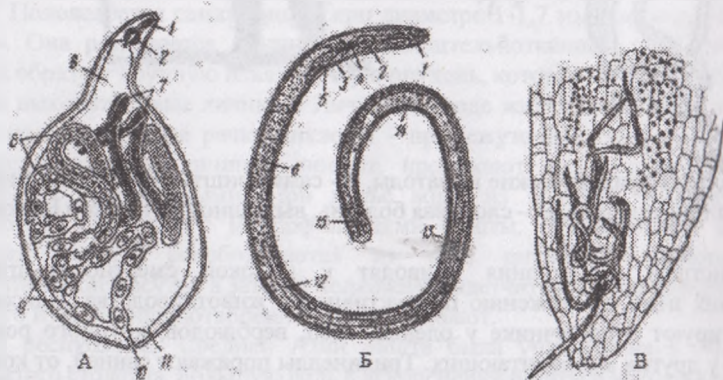


Рис.86. Галловая нематода. А-самка, Б-самец, В- личинки, проникающие в корень: 1-стилет, 2- пищевод, 3- пищеводные железы, 4-нервное кольцо, 5- выделительное отверстие, 6-средняя кишка, 7-яичник, 8- яйцевод, 9- матка, 10- половое отверстие, 11- анальное отверстие, 12- семенник, 13- семяпровод, 14- семяизвергательный канал, 15- спиккулы.

личинки. Она усиленно питается, несколько раз линяет и превращается в самку или самца (рис. 87, Б-Д). Самка в течение жизни откладывает до 2-2,5 тысяч яиц.

Приспособность галловых нематод проявляется в образовании галлов - утолщений на корнях (рис.-87, Е), которые закрывают проводящие пучки. Вследствие этого растения не могут получать достаточного количества воды и минеральных веществ из почвы.

Для борьбы с галловыми нематодами применяют профилактические (выращивание заражённых участков, использование здорового посадочного материала), агротехнические (севооборот, удобрения, борьба с сорняками, чистый пар), химические и биологические методы (выращивание устойчивых сортов, применение пестицидов).

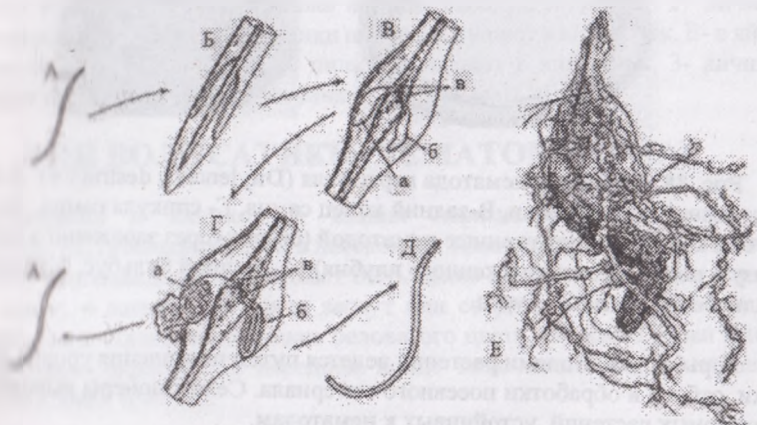


Рис. 87. Развитие галловой нематоды: А- инвазионные личинки в почве, В- личинки, внедрившие в корень, В- утолщение корня с развивающимися галлами (а, б - тело, в- стилет личинок), Г -корневой галл с взрослыми нематодами (а- самка, б-самец, в- стилет личинок, направленный в центральный сосуд), Д- самец в почве, Е- зараженные корни томата.

Галл нематода картофеля (*Ditylenchus destructor*) нитевидной формы, длиной до 1,4 мм (рис.88, А-Г). Нематода поражает клубни картофеля, где питается крахмальными зёрнами. Поражённая нематодой ткань клубня становится рыхлой, коричневой. На поверхности кожуры клубня появляются тёмные пятна. Кожура становится толстой и растрескивается (рис.87, Д). В течение вегетационного сезона, в зависимости от региона, развивается в 10 и более поколений. Одна генерация развивается от 18 до 68 дней в зависимости от температуры. В анабиоз не впадает. Зимует в состоянии яйца или четвертой личиночной стадии. Кроме картофеля они заражает сахарной и столовой свеклы, томатов, баклажанов,

моркови, лука, перца, чеснока, разнообразных тыквенных, в том числе огурцов, подсолнечника, злаковых, бобовых, хмеля.

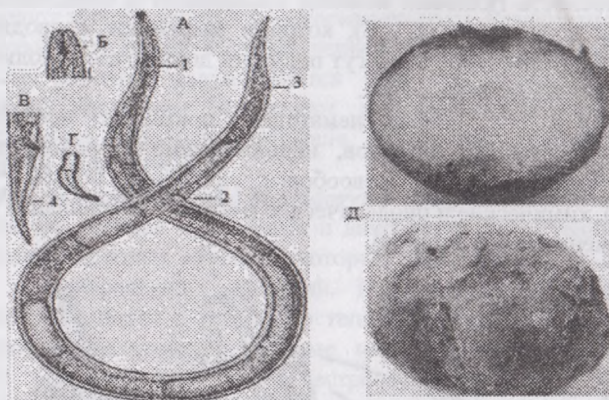


Рис. 88. Стеблевая нематода картофеля (*Ditylenchus destructor*): А-самка, Б-головной конец самки, В-задний конец самца, Г- спикула самца, Д- клубни картофеля, зараженные нематодой (сверху- срез зараженно клубня, внизу – внешний вид зараженного клубня): 1-средний бульбус, 2-вульва, 3-анальное отверстие, 4- бурса.

Борьба с нематодами растений ведется путем повышения уровня агротехники, отбора и обработки посевного материала. Селекционеры выводят сорта культурных растений, устойчивых к нематодам.

Огромное число видов нематод обитают на дне водоемов и участвуют в переработке органических остатков, т. е. представляют важный комплекс сапрофагов в морских и пресноводных биоценозах. Почвенные нематоды играют существенную роль в почвообразовании. Среди свободноживущих нематод имеются виды, питающиеся бактериальной флорой, грибами. Широкий трофический спектр нематод свидетельствует о существенном значении их как консументов и редуцентов в биоценозах. Нематоды - паразиты растений и животных в биоценозах представляют мощный фактор регуляции численности поражаемых ими видов и фактор естественного отбора в природе.

Домашние задания. Круглые черви (С-57).

1. Черты строения круглых червей: А- тело длинное, лентовидное. Б- тело нитевидное или веретенообразное. В- тело покрыто редкими волосками. Г- полость тела целом. Д - полость тела первичная. Е- раздельнополые. Ж- гермафродиты. З- органы выделения кожные железы и протонефридий. И- органы пищеварения развиты. К- имеются присоски. Л- нервная система в виде цепочки. М- нервная система лестничного типа.

2. Какие из следующих черт, свойственные брюхооресничным червям? А- обитают в пресных водоемах, морях. Б- обитают в воде, почве, растениях. В- передняя часть несколько выделяется от тела. Г- задняя часть тела образует нилку. Д- тело покрыто кутикулой. Е- гермафродиты. Ж- эпителий без ресничек. З- брюшная сторона и голова покрыта ресничками.

3. Черты, свойственные для внутреннего строения брюхооресничных: А- орган выделения протонефридии. Б- гермафродиты или раздельнополые. В - раздельнополые. Г- органы выделения шейные железы. Д- кожно-мускульный мешок отсутствует. Е- мышцы расположены группами. Ж - развит кожно-мышечный мешок, З- мышцы образуют один слой.

4. Установите цикл развития аскариды в правильном порядке, начиная с заражения человека: А- яйца из кишки выходят наружу. Б- личинки с кровью попадают в легкие. В- в кишечнике из яйца выходят личинки. Г- личинка мокротой попадают в рот. Д- личинки из рта поступают в кишечник. Е- в яйцах развиваются личинки. Ж- яйца с пищей попадают в кишечник. З- личинки достигают половой зрелости и начинают откладывать яйца.

ТИП ВОЛОСАТИКИ (NEMATOMORPHA)

Волосатики в личиночной стадии паразитируют в различных членистоногих, главным образом в насекомых. Цилиндрическое, очень тонкое и длинное волосовидное тело, может быть более 2 м. У самцов тело короче, чем у самок, и задний его конец загнут или свёрнут в спираль. Молодые паразитические стадии волосатиков беловатого цвета, взрослые черви имеют темную бурю окраску. На переднем конце тела лежит рот, на заднем - отверстие клоаки (рис.89).

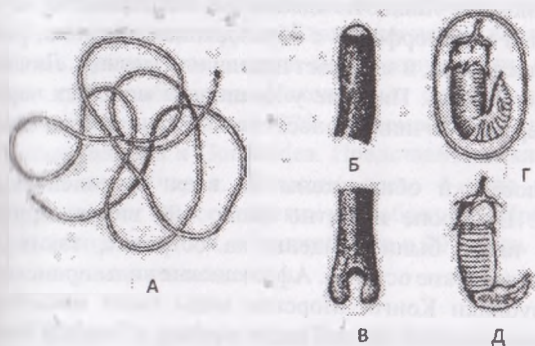


Рис. 89. Волосатик (*Gordius aquaticus*).

А-внешний вид самца, Б, В- передний и задний концы тела, Г, Д- личинка внутри яйца и вынутая из яйца.

Тело одето очень плотной кутикулой, выделяемой лежащим под ней однослойным эпителием - гиподермой. Кожно-мускульный мешок как у нематод состоит, 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, тянувшиеся через все животное участки свободной полости тела. Последняя представляет, как и у нематод, первичную полость тела.

Нервная система состоит из залегающего в переднем конце тела нервного 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. Боковых и средних валиков гиподермы нет. Полость тела подразделена на три полости: среднюю и две боковых, за счёт клеток, выстилающих их стенки, развиваются половые железы (по крайней мере яичники). Спереди и сзади у волосатиков есть просто встроенные органы чувств - сенсиллы. Восприятие света возможно благодаря ямочкам, выстланным черным пигментным слоем под кутикулой.

Взрослые особи не питаются. Дегенерация (вырождение) пищеварительной системы у них зашла так далеко, что червь не способен заглатывать пищу - его глотка представляет собой плотный комок клеток. На заднем конце находится клоака - общая выводная трубка для отходов пищеварения и половых продуктов. У волосатиков выделительная, дыхательная и кровеносная системы отсутствуют.

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. Оплодотворение внутреннее. 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. Яйца откладываются в студенистые нити.

Развитие сопровождается метаморфозом с образованием личинки, резко различающейся от взрослых волосатиков, и занимает недели или месяцы. Личинка линяет несколько раз по мере роста. Питание у личинок и молодых червей осуществляется через эпидермис. Личинки волосатиков обычно имеют длину от 50 до 150 мкм.

Распространение. Волосатики обнаружены на всех континентах, за исключением Антарктиды. В Европе известно около 100 видов, причем, отдельные представители также были найдены на островах, таких как Мадейра, Тенерифе или Шотландские острова. Африканские виды происходят преимущественно из Республики Конго. Морские виды были найдены в Средиземном море, в Северо-Западной части Тихого океана, у берегов Новой Зеландии и в Южной Атлантике.

Пресноводные виды обитают в небольших лужах, ручьях, реках вплоть до озер, а также во влажных почвах. Морские виды свободно плавающие (пелагические), обычно живут в приливной зоне.

Жизненный цикл. Волосатики паразитируют чаще всего в полости тела насекомых, особенно у некоторых прямокрылых, жуков и мертвоедов.

Достигнув предельных размеров, волосатики выходят из хозяев наружу, пробуравливая их покровы, и в течение некоторого времени живут свободно в воде. Большинство хозяев после ухода червей умирают, но некоторые продолжают жить. 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 (до 10000 яиц диаметром от 40 до 50 мкм), 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 подные личинки насекомых) и внедряются в него через кожу при помощи своего сверлящего хоботка. Наземные насекомые заражаются, поедая инвазированных водных личинок. Если личинки не находят подходящего хозяина, они образуют постоянную стадию (цисту) и таким образом могут пережить обезвреживание или другие неблагоприятные условия окружающей среды в течение месяца. В результате волосатики также могут паразитировать на животных, которые не соприкасаются с водой. Пресноводные виды предпочитают в качестве хозяев в основном жужилиц (Carabidae), богомолов (Mantoptera) и длинноусых прямокрылых (Ensifera), также были найдены у стрекоз (Odonata), пауков (Araneae), сенокосцев (Opiliones), сороконожек (Myriapoda) и пиявок (Hirudinea). В то время как конечный хозяин всегда принадлежит к членистоногим, в качестве промежуточных хозяев могут быть и позвоночные, такие как рыбы или сеголетки земноводных. В зависимости от начала половой зрелости продолжительность жизненного цикла волосатиков составляет от двух месяцев до более года.

Хозяйственное значение. В человеке и домашних животных волосатики обычно не паразитируют. Благодаря использованию прямокрылых в качестве хозяев волосатики могут быть значимыми факторами в формировании экологии сообщества. Ископаемые остатки волосатиков известны еще с юнца. Тип включает 320 современных видов и делится на 2 класса: Nectonematoida и Gordioidea. Представители класса Nectonematoida морские, планктонные черви. Известно всего 4 вида из рода Nectonema. Личинка паразитирует на десятиногих ракообразных. Представители класса Gordioidea пресноводные виды, объединённые в 20 родов. Паразитируют на насекомых, пауках, многоножках.

Тип Скребни или колючеголовые (Acanthocephala)

Скребни или колючеголовые (Acanthocephala) включают около 1150 видов червеобразных паразитов водных и наземных позвоночных животных. Их основными хозяевами являются позвоночные животные - рыбы, амфибии, птицы или млекопитающие, промежуточными - ракообразные, насекомые,

моллюски. Размеры скребней сильно варьируют от несколько мм до 10-60 мм в длину.

Строение. Тело скребней более или менее веретеновидной формы и состоит из туловища и полого хоботка, способного вворачиваться. Тело одето тонким покровом, под которым находится гиподерма, представляющая собой синцитий в результате слияния клеток эктодермы эмбриона. Гиподерма пронизана системой каналов, или лакун. Хоботок несет загнутые крючки, расположенные в горизонтальных рядах; крючки могут быть двух или трех типов. (рис.90). Более тонкие крючки расположены по всей длине хоботка, а более короткие - у основания хоботка. Хоботок используется для пробуравливания стенки кишечника окончательного хозяина и служит для прикрепления паразита к стенкам кишки. При помощи мышц-ретракторов хоботок вворачивается в особое влагалище - полый мускульный мешок удерживания паразита. На границе между хоботком и собственно телом скребней гиподерма образует парные выпячивания, так называемые лемники, которые в виде двух лентовидных тяжей лежат по обе стороны влагалища хоботка. Кожно-мускульный мешок состоит из наружного слоя кольцевых и внутреннего слоя продольных мышц. Кожно-мускульный мешок окружает обширную полость тела.

Пищеварительная, кровеносная и дыхательная системы отсутствуют. Питание осуществляется через покровы тела. Возможно, скребни, как и ленточные черви, воспринимают продукты пищеварения из содержимого кишечника хозяина.

Нервная система очень просто устроена. Она состоит из непарного мозгового ганглия, залегающего внутри влагалища хоботка, ближе к его заднему концу. От ганглия отходят нервы вперед, к хоботку. Кроме того, имеются два более толстых боковых нервных ствола, выходящих из влагалища хоботка, и 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*) имеют вид нескольких видоизмененных двух древовидно разветвленных пучка протонефридиев. Которые состоят из множества тонких веток, заканчивающиеся колбообразной клеткой с мерцательным пламенем. Ветки впадают в собирательные каналы, открывающиеся в выводные протоки половой системы. Таким образом, у скребней выделительная и половая системы соединены.

Половая система. Скребни раздельнополы. Половые органы парные, развитие их связано с особым соединительным тяжем, или лигаментом, который тянется от заднего конца хоботкового влагалища через полость тела к заднему концу тела животного. Самец имеет два овальных семенных семяпроводами. Оба семяпровода сливаются в семяизвергательный канал. Конец семяизвергательного канала окружен мышцами и представляет собой совокупительный орган, который вдавливается в совокупительную сумку.

Сумка 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 лигамента в полость тела. Каждый яйцевой комок состоит из нескольких десятков молодых яйцевых клеток. По мере созревания яйца оплодотворяются и плавают в полости тела. На заднем конце находится два узких яйцевода, каналы которых пропускают только оплодотворенные, начавшие дробиться яйца. Оба яйцевода впадают непарную матку, заканчивающуюся узким влагалищем.

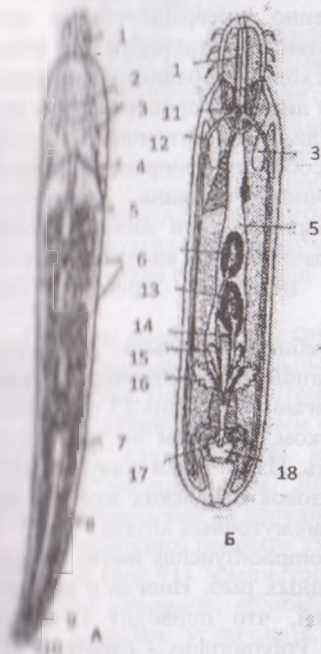


Рис.90. Скребни *Acanthocephalus lucii*. А-самка,

Б-самец: 1-хоботок, 2-влагалище хоботка, 3 — лемниски, 4- мышцы влагалища, 5- лигамент, 6- яйца и яйцевые комки, 7- маточный колокол, 8- матка, 9- влагалище, 10-половое отверстие, 11-головной ганглий, 12-нервный ствол, 13-семенники, 14-семяпроводы, 15-цементные железы, 16-протонефридий, 17- совокупительный орган, 18-совокупительная сумка.

Женская половая система у молодых особей состоит из двух яичников, залегающих внутри лигамента. С возрастом яичники распадаются на значительное количество яйцевых комков, которые

поступают внутрь лигамента, а затем через разрыв стенки лигамента в полость тела. Каждый яйцевой комок состоит из нескольких десятков молодых яйцевых клеток. По мере созревания яйца оплодотворяются и плавают в полости тела. На заднем конце находится два узких яйцевода, каналы которых пропускают только оплодотворенные, начавшие дробиться яйца. Оба яйцевода впадают непарную длинную матку, заканчивающуюся узким влагалищем.

семенной хозяйни. Попав во внешнюю среду, яйца поедаются промежуточными хозяевами - ракообразными, моллюсками и наземными насекомыми.

Роль промежуточных хозяев для скребней, живущих в половозрелом состоянии в водных позвоночных (рыбах, амфибиях, в водоплавающей птице), играют главным образом, ракообразные, а для скребней из наземных позвоночных - насекомые. Так, например, яйца *Echinorhynchus salmonis* из сига развиваются в рачках-бокоплавах *Pontoporeia*, яйца гигантского скребня из свиньи - в личинках майских жуков и бронзовок.

В кишечнике промежуточного хозяина из яйца развивается продолговатая личинка с венчиком крючков на переднем конце. Личинка 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 выворачивание хоботка во влагалище, задний конец тела впячивается, и личинка, приобретавшая почти шаровидную форму, окружается плотной соединительнотканной капсулой. В таком виде она может сохранять жизнеспособность неопределенно долгое время. При проглатывании промежуточного хозяина позвоночного (окончательным хозяином) его тело переваривается, и личинка скребня выходит из капсулы. Хоботок паразита выворачивается и внедряется в стенку кишки окончательного хозяина. Через некоторое время личинка функционирует половая система скребня.

Значение. Патогенное значение скребней довольно значительное. Гигантский скребень (*Macracanthorhynchus hirudinaceus*) встречается главным образом в свинье. Это крупный червь, достигающий длины 25 см и более, обладающий сравнительно коротким хоботком, которым он внедряется в стенку кишечника и нарушает ее целостность. Их личинки живут в полости тела промежуточных хозяев - личинок бронзовок и майских жуков. Свинок заражают личинками скребней, поедая промежуточных хозяев.

Некоторые виды скребней, например *Pomphorhynchus laevis*, вызывают серьезные кишечные заболевания пресноводных рыб. Иногда в кишечнике одного усаца имеется около 300 скребней, 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.

ТИП КИНОРИНХИ (KINORHYNCHA)

Киноринхи - мелкие морские черви, обитают между частицами грунта в литорали, реже на водорослях. Их размеры не превышают 1 мм. Известно около 100 видов киноринх.

Рис 91. Строение киноринхов (по Ремане).

- 1 - рот, 2 - бугорок рта, 3 - щипы головы,
- 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 - дорзовен-тральные мышцы,
- 15- задние пластинки, 16- шейные пластинки,
- 17- окологлоточное нервное кольцо.

Каждый сегмент наружной сегментации кутикулы называется зонитом. Тело киноринх состоит из 13 зонитов. Зониты вооружены шипиками, направленными назад. На переднем конце тела имеется втягивающийся хоботок, вооруженный шипиками. На конце тела могут быть длинные

шпильки или одна нить. Киноринхи ползают в грунте, то втягивая хоботок, то вытягивая, при этом поочередно закориваются то передний, то задний конец тела при помощи шипов. На головном отделе имеется 1-2 пары

Глаза представлены гиподермой и кутикулой. Поперечно-полосатые мышцы представлены отдельными пучками. Схизоцель развит. Имеются два протонефридия. Нервная система представлена окологлоточным ганглиозным кольцом и брюшным нервным стволом, на котором метамерно повторяются ганглиозные клетки. Глаза инвертированы. Киноринхи раздельнополы. Развитие с метаморфозом. Личинки обладают нерасчлененным телом с короткими волосками на переднем конце.

Тело киноринх покрыто твердой кутикулой, которая образует ложную членистость (рис.91). Членистость обеспечивает гибкость тела при движении. Членистами киноринх, сближающим их с ресничными червями, являются реснички у личинок, а у взрослых форм - протонефридиев и инвертированных глазков. Специализация киноринх к роющему образу жизни проявляется в строение кутикулы, наличии хоботка, поперечнополосатой мускулатуре.

ТИП ПРИАПУЛИДЫ (PRIAPULIDA)

Приапулиды - мелкие животные, обитающие на морском дне. Всего известно около 10 видов. Кутикула у приапулид тонкая, не выполняющая роль наружного скелета. Передний отдел тела представлен хоботком с мелкими ресничками (рис.92). Тело с мощной мускулатурой. Хвостовой придаток с

отростками на заднем конце тела выполняет роль кожных жабер. Приапулиды зарываются в грунт передним концом, а задний конец тела с жабрами выступает на поверхность и обеспечивает дыхание.

Покровы приапулид представлены гиподермой с кутикулой. Кожно-мышкульный мешок состоит из хорошо развитых слоев кольцевых и продольных мышц. Паренхима в схизоцеле подстилает мышцы, и покрывает кишечник. Такая полость тела напоминает вторичную полость тела (целом). Такое конвергентное сходство у приапулид возникло в связи с использованием гидравлического способа движения путем проталкивания полостной жидкости в передний конец тела при рытье.



Рис.92. Личинка приапулиды *Halicryptus spinulosus* (по Хаммарстену)

У приапулид отсутствуют выделительная система и органы чувств. Нервная система сходна с киноринхами. Приапулиды раздельнополы. Развитие с метаморфозом. Из яиц выходит личинка простого строения, а характерный для киноринх хитиновый покров развивается у поздней стадии личинок. У приапулид

отсутствуют выделительная система и органы чувств. Нервная система сходна с киноринхами.

Таким образом, у приапулид обнаруживается хорошо выраженная специализация к особому способу передвижения. К числу признаков, характерных для плоских червей относится наличие кольцевой и продольной мускулатуры.

ТИП РОТИФЕРЫ ИЛИ КОЛОВРАТКИ (ROTIFERA)

Общая характеристика. Ротиферы микроскопические черви, размерами от 0,04 до 2 мм. Встречаются в пресных водоемах, редко в морях, на болотах и во мху. Известно около 2200 видов. Они очень разнообразно по своим строением, экологическим и физиологическим особенностям. Среди них встречаются плавающие, ползающие, прыгающие и сидячие формы. У многих ротифер тело защищено особыми приспособлениями в виде чехликов, домиков или футляров. Ротиферы питаются всякими взвешенными органическими частицами, детритом, простейшими и водорослями, играют важную роль в биологической очистке вод. Они так же играют большую роль в трофических цепях водных экосистем. Так как, питаясь микропланктоном, они сами служат объектом питания для мальков рыб и мелких животных других животных.

Строение. Ротиферы имеют двустороннюю симметрию. Отличительными чертами их являются наличие коловращательного аппарата и мастакса. У примитивных видов корона образует кольцо ресничек вокруг рта. Коловращательный аппарат расположен на переднем конце тела и состоит из двух венчиков ресничек или отдельных пучков ресничек (рис.93). Движением ресничек коловращательного аппарата животные плавают. Тело Ротифер подразделяется на головной отдел, туловище и ногу (или хвостовой отдел). На голове расположены коловращательный аппарат, глазки, рот. В туловище содержатся внутренние органы. Нога является органом движения и прикрепления к субстрату. Нога обычно заканчивается вилкой, снабжена цементными железами.

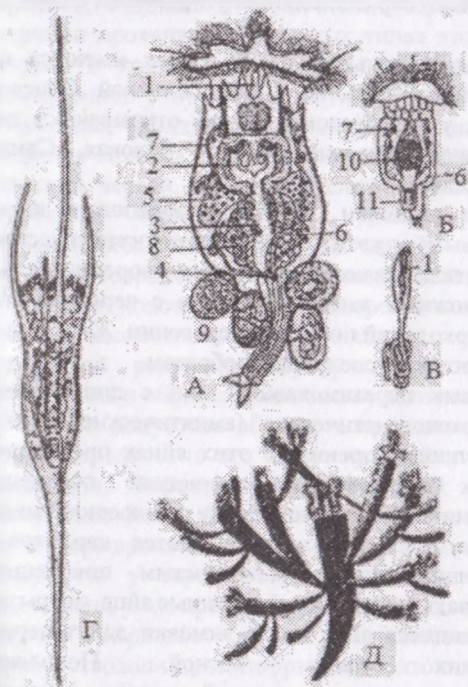


Рис.93. Коловратки. А, Д- *Branchionus Urceolaris* (А- самка, Б- самец, В- протонефрий), Г- планктон *Notholca longispina*, Д- сидячий *Melicerta ringens* (особи прикреплены к защитной трубке друг друга):

- 1- щупальце, 2- мастакс,
- 3- "желудок", 4- анальное отверстие, 5- слюнные железы,
- 6- мочевого пузыря,
- 7- протонефридий, 8- яичник,
- 9- яйцо, 10- семенник,
- 11- совокупительный орган.

Покровы тела представлены кожным синцитием и называется гиподермой. Наружный волокнистый слой гиподермы уплотнен, образует ложную кутикулу, которая в отличие от

кутикулы других червей является внутриклеточным образованием. Кутикула мягкая, эластичная и образует пластинки панциря. Мышцы представлены пучками.

Пищеварительная система начинается ротовым отверстием, окруженным коловращательным аппаратом. От ротового отверстия отходит пищеводная трубка, ведущая в ее расширение - жевательный желудок, или мастакс, в котором находятся кутикулярные челюсти - наковальня и два молоточка. Пища из мастакса по пищеводу поступает в расширенную часть средней кишки - желудок. В желудок впадают две пищеварительные железы.

Не переваренные остатки пищи попадает в короткую заднюю кишку и оттуда выбрасываются наружу через анальное отверстие, которое находится на спинной стороне туловища. Задняя кишка функционально является клоакой, так как туда впадают протоки выделительной и половой органов.

Выделительная система состоит из двух протонефридиальных каналов с мерцательными клетками. Выделительные каналы впадают в мочевой пузырь, который открывается в клоаку.

Нервная система состоит из мозгового ганглия, лежащего над глоткой, и отходящих от него нервов, соединяющие отдельные нервных клеток в разных частях тела. Наиболее развиты парные нервные стволы на брюшной стороне тела, которые соединены поперечными комиссурами на голове. У коловраток имеются два или несколько пар глазков инвертированного типа, 2-3 осязательные щупальца.

Половая система. Ротиферы раздельнополы. У самок имеются по одному яичник и желточник, которые покрыты общей оболочкой. Яйцевод впадает в клоаку. Таким образом, у коловраток в клоаку открываются три системы органов: пищеварительная, выделительная и половая. Самки откладывают яйца или рожают молодь.

Жизненный цикл ротифер различен. Имеются обоеполые виды, размножающиеся только половым путем, или партеногенетические, представленные только самками, откладывающими неоплодотворенные яйца. Для многих видов характерен сложный жизненный цикл с чередованием полового и партеногенетических поколений по типу гетерогонии. Жизненный цикл с чередованием поколений проходит следующим образом.

Весной из оплодотворенных перезимовавших яиц с диплоидным набором хромосом выходят партеногенетические (амиктические) самки, которые откладывают яйца без оплодотворения. В этих яйцах происходит аутогамия, и потому из них развиваются диплоидные поколения партеногенетических самок. К осени последнее поколение самок откладывает мелкие неоплодотворенные яйца, из которых развиваются карликовые гаплоидные самцы. Они скрещиваются с материнским поколением (миктических) самок, которые откладывают оплодотворенные яйца, покрытые плотными оболочками. Эти покоящиеся яйца после зимовки дадут первое поколение партеногенетических самок весной. Поколения партеногенетических самок, развивающихся весной, летом, осенью, морфологически различаются. Такая сезонная изменчивость поколений получила название цикломорфоза. У летних поколений, как правило, тело крупнее и с более длинными отростками, чем у весенних и осенних поколений. Цикломорфоз связан с морфологическими адаптациями к движению в воде с разной плотностью.

Ротиферы способны образовывать цисты для расселения и переживания неблагоприятных условий. В эксперименте они выдерживали низкие температуры до -270°C и кратковременное воздействие высоких температур до 100°C .

В высохших водоемах долго сохраняется жизнеспособность покоящихся ротифер.

Некоторые примитивные черты (элементы ресничного эпителия, протонефридии, наличие желточника в женской половой системе, нервная система типа ортогон, инвертированные глазки) сближают ротифер с брюхоресничными и ресничными червями. Им свойственно образование ложной кутикулы, поперечнополосатой мускулатуры, коловращательного аппарата и жевательного желудка - мастакса. Наличие схизоцеля, присутствие клеточного состава, раздельнополость сближают их с нематодами.

Филогения Первичнополостных червей. Согласно современной филогенетической концепции Первичнополостные черви ведет свое начало от предков, сходных с ресничными червями. Признаки, общие с плоскими червями проявляются в разных типах этой группы. Так, у брюхоресничных червей и коловраток сохранились участки ресничного эпителия и протонефридии. У большинства типов первичнополостных развита паренхима в схизоцеле, наряду с продольными мышцами имеются кольцевые мышцы. Нервная система первичнополостных близка к ортогону, что характерно для плоских червей. В половой системе коловраток имеется желточник, как у плоских червей. Эти данные подтверждает происхождение первичнополостных от плоских червей.

Из современных первичнополостных наиболее близки к предкам находятся коловратки и брюхоресничные. Переход от плоских червей к первичнополостным сопровождался развитием защитной кутикулы, частичной редукцией мускулатуры, появлением схизоцеля, сквозного кишечника и образованием окологлоточного кольца.

Если допустить общность происхождения всех первичнополостных от общих предков, то это могло произойти только на очень ранних этапах их эволюции. Вероятно, гипотетический предок первичнополостных был дослоподобным, без кишечника. Иначе нельзя было бы объяснить разные пути формирования кишечника у разных классов. К тому же нужно иметь в виду, что у скребней закладывается лишь энтодермальная паренхима. Возможно, у их предка была ортогональная нервная система с несколькими парами нервных стволов, отходящих от окологлоточного кольца, присутствовали протонефридии, желточники. Эволюция первичнополостных сопровождалась экологической радиацией и образованием разнообразных жизненных форм.

VII ГЛАВА

ЦЕЛОМИЧЕСКИЕ ЖИВОТНЫЕ

Целом (от греческого «полость») - пространство между стенкой тела и внутренними органами, заполненное жидкостью и представляющую собой вторичную полость тела животных. У первичноротых целом образуется из мезодермальных клеток - телобластов в результате их деления и последующего образования полостей внутри групп клеток. Такой способ образования целома в онтогенезе называется телобластический. У вторичноротых целом формируется путём выпячивания стенок первичной кишки и отделения образующихся выпячиваний. Такой способ образования целома называется энтероцельный. В обоих случаях целом считается мезодермальным образованием. Целом отличается от первичной полости тела наличием собственной эпителиальной выстилки. Эпителий целома, называется мезотелием.

К целомическим животным относятся кольчатые черви, моллюски, членистоногих, иглокожие, хордовые. Эпителиальная выстилка целома моллюсков и членистоногих сохраняется лишь в органах выделения, перикардиальной сумке и половых железах. В связи с чем их полость тела рассматривают как результат слияния целома с первичной полостью (схизоцелем), и называется миксоцелею.

Целом заполнен целомической жидкостью, которая участвует в обмене веществ. У животных целом может выполнять опорную, локомоторную, выделительную, запасающую, защитную, половую и другие функции. У кольчатых червей целом выполняет роль гидроскелета и служит опорой для кожно-мускульного мешка. У червей, не имеющих перегородок между сегментами, целом осуществляет перистальтическую локомоцию. У животных через стенки целома в его полость поступают питательные вещества из кишечника, затем они доставляются к тканям. В целомической жидкости плавают специальные клетки, которые способны накапливать питательные вещества. В целом из всех органов тела поступают и вредные продукты обмена веществ и выводятся оттуда наружу через органы выделения. В целомической жидкости плавают фагоциты, которые поглощают болезнетворных бактерий.

Кроме того, в целома образуются половые клетки. Будущие сперматозоиды и яйцеклетки образуют на стенках мешочков-половых железах целома. Созревшие половые клетки выводятся из целома наружу, через специальные выводящие каналы.

Происхождение целома объясняется несколькими теориями. Согласно энтероцельной теории, целом развивается из периферических карманов кишки кишечнополостных. Сторонники гоноцельной теории считают целом разросшейся полостью половых желёз. По нефроцельной теории, целом гомологичен расширенным каналам протонефридиев. Согласно схизоцельной

теории, целом считается результатом разрастания и усовершенствования межтканевых участков первичной полости тела.

ТИП КОЛЬЧАТЫЕ ЧЕРВИ (ANNELIDA)

Кольчатые черви, или кольчецы (лат. Annelida, от annelus - колечко) - первичноротые животные (Protostomia), включают многощетинковых и малощетинковых червей, пиявок и мизостомид. Тип насчитывает около 18 тысяч видов, обитающих в морских и пресных водах и в почве. Некоторые виды пиявок перешли к наземному образу жизни в тропическом лесу. Размеры аннелид от 0,25 мм до 6 м.

Тело кольчатых червей состоит из трех отделов: передней головной лопасти -простомиума, туловища и заднего хвостового отдела - пигидия. Удлиненное тело от простомиума до пигидия состоит из одинаковых сегментов (колец). Откуда и произошло название типа. Головная лопасть содержит мозг. На голове расположены органы чувств. Анальная лопасть, или пигидий несет анус. Первый сегмент - перистомиум - располагается непосредственно за простомиумом. Его вентральная поверхность охватывает рот.

Зона роста сегментов находится непосредственно перед пигидием. В ней располагаются парные эктодермальные и мезодермальные телобласты. Эти клетки дают начало новым сегментам. Рост червя осуществляется за счет последовательного встраивания все новых и новых сегментов на заднем конце тела. Такой тип роста называется телобластическим. Простомиум и пигидий, хотя внешне и похожи на сегменты, но на самом деле они развиваются не из зоны роста.

Внутренние структуры кольчатых червей, придатки, нефридии, целомические мешки и гонады повторяются в каждом сегменте. Однако, основные интегрирующие структуры: нервная и кровеносная и пищеварительная системы, ткани проходят через все сегменты. Благодаря этому набор одинаковых элементов превращается в целостный организм

Кожно-мускульный мешок. Стенка тела кольчатого червя состоит из волокнистой коллагеновой кутикулы, железистого однослойного эпидермиса, соединительнотканного дермиса и мускулатуры, развивающейся из выстилки целома. Волокна кутикулы обычно расположены перекрестно-спирально. Волокна укрепляют стенку тела. Некоторые полихеты, обитающие в трубках, лишены кутикулы. В состав эпидермиса обычно входит много железистых клеток, выделяющих слизь, укрепляющая стенки норки червя и защищающая поверхность его тела.

Каждый сегмент несет симметрично расположенные пучки простых щетинок: два дорсолатеральных и два вентролатеральных пучка. Каждая щетинка формируется в небольшом мешочке - эпидермальном фолликуле, стенка которого состоит из фолликулярных клеток, а в основании находится

особая клетка - хетобласт. Основная часть щетинки выдается над поверхностью эпидермиса, а ее основание находится в фолликуле. Оно прикреплено к фолликулярным клеткам десмосомами, связанными с субэпидермальными мышцами. Их сокращение заставляет щетинку двигаться. Щетинки состоят из β -хитина.

Щетинки кольчатых червей принципиально отличаются от щетинок членистоногих. У членистоногих «щетинками» называют волосовидные или больше похожие на шипы сенсорные образования, подвижно сочлененные с наружным скелетом. Щетинки членистоногих состоят из α -хитина - разновидности хитина, в котором соседние параллельные молекулы имеют противоположную полярность. В отличие от β -хитина α -хитин жесткий и неэластичный. Осоеисчерченные мышцы кольчатых червей представлены наружным кольцевым и внутренним продольным слоями. Продольные мышцы обычно образуют четыре четко выраженных мышечных тяжа. У одних аннелид выстилка целома представлена мезотелием, образованным эпителиально-мускульными клетками мускулатуры стенки тела, а у других мускулатура отделена от целомической полости перитональным эпителием.

Целом. В каждом сегменте кольчатых червей симметрично залегают два целомиических мешка, изолированных от целомов соседних сегментов поперечными септами. Левый и правый целомы в каждом сегменте отделены друг от друга продольными мезентериями. Один из них расположен дорсально над кишкой, а второй вентрально, под ней. Положение септ соответствует положению перетяжек на поверхности тела. Каждая септа состоит из двух слоев мезотелия (один из них принадлежит предшествующему, а второй последующему сегментам) и залегающего между ними тонкого слоя соединительной ткани. Мезентерии образуются в результате контакта стенок левого и правого целомов одного сегмента.

Парные целомиические полости каждого сегмента выстланы ресничным мезотелием, что следует рассматривать как примитивный признак. Участок стенки целома, обращенный наружу, состоит из видоизмененных эпителиально-мускульных клеток, которые образуют и мышцы стенки тела. Из сократимых мезотелиальных клеток могут также формироваться радиальные и кольцевые мышцы септ, кольцевые мышцы кровеносных сосудов и мышцы стенки кишки (преимущественно кольцевые). На отдельных участках мезотелий представлен специализированными хлорогенными клетками, которые желтым или коричневым слоем покрывают часть кишки и некоторые кровеносные сосуды. Хлорогенная ткань - это главный центр, в котором синтезируются и запасаются гликоген и жир. Кроме того, в ее клетках накапливаются и обезвреживаются токсины, синтезируется гемоглобин, протекает катаболизм белков и образуется аммиак, осуществляется синтез мочевины.

Целомиическая жидкость, циркуляция которой обеспечивается работой ресничек и сокращением мышц стенки тела, содержит клетки, участвующие в

реализации защитных реакций и газообмене. Целом функционирует как гидроскелет. Усилия, развиваемые сокращающимися мышцами для изменения формы тела передаются гидроскелету. Сокращение продольных мышц заставляет тело расширяться, а сокращение кольцевых мышц приводит к его удлинению. В результате кольчатые черви могут проникать в почву и донные отложения, проделывая там ходы.

В целомических полостях каждого сегмента осуществляется локальная циркуляция, однако транспорт в масштабах всего тела осуществляется хорошо развитой кровеносной системой, состоящей из кровеносных сосудов и сердец. У кольчатых червей с рудиментарными септами или совсем лишенных септ кровеносные сосуды сильно редуцированы или полностью исчезают. В подобных случаях транспорт по всему телу обеспечивает целомическая жидкость. Кровеносные сосуды и синусы представляют собой заполненные жидкостью каналы в компартменте соединительной ткани. В отличие от сосудов позвоночных они не выстланы эндотелием. Главные сосуды - спинной кровеносный сосуд в спинном мезентерии и брюшной кровеносный сосуд в брюшном мезентерии. По спинному сосуду кровь течет вперед, а по брюшному - назад. В каждом сегменте кровь возвращается из брюшного сосуда в спинной по капиллярной сети, залегающему в стенке тела. Из спинного сосуда в брюшную кровь попадает по капиллярным сосудам или синусам, охватывающим кишку. Главные кровеносные сосуды, особенно спинной, сократимы и прогоняют кровь за счет перистальтики. У некоторых кольчатых червей расширенный передний отдел спинного сосуда преобразован в мускулистое сердце, а у многих дождевых червей сердцами становятся несколько специализированных дорсовентральных сосудов, отбрасывающих передний отдел кишечника.

Дыхательный пигмент гемоглобулин кольчатых червей, может находиться в целомической жидкости, крови, мышцах и в нервах. В целоме гемоглобин сконцентрирован в целомоцитах, а в кровеносной системе растворен в плазме крови. Газообмен осуществляется через стенку тела, придатки и жабры.

Пищеварительная система. Пищеварительная система кольчатых червей представляет собой более или менее прямую трубку, открывающуюся ротовым отверстием на перистомииуме и заканчивающуюся расположенным на пифидии анусом. Кишка пронизывает септы и поддерживается мезентериями сверху и снизу. Пищеварительный канал состоит из эктодермальной передней кишки, энтодермальной средней кишки (желудок, кишечник) и эктодермальной задней, или прямой, кишки. Часто передняя кишка специализирована и подразделяется на два отдела: мускулистую глотку, способную выдвигаться или выворачиваться, и выстланный ресничным эпителием пищевод, связывающий глотку со средней кишкой.

Нервная система и органы чувств. Центральная нервная система кольчатых червей представлена передним дорсальным мозгом, расположенным в простомииуме, и двумя продольными нервными стволами,

проходящими вентрально. В простейшем случае мозг состоит из двух дорсальных надглоточных ганглиев. Пара окологлоточных коннектива соединяет мозг с двумя вентральными подглоточными ганглиями, приуроченными к перистомииуму. От последних отходят нервные стволы, тянущиеся вдоль всего тела. В каждом сегменте на нервных стволах располагается по одному ганглию, которые соединены между собой поперечной нервной комиссурой. Поскольку парные нервные стволы и их комиссуры в сегментах похожи на боковины и перекладины лестницы, подобный тип нервной системы называется брюшной нервной лестницей, или нервной системой лестничного типа. Каждая пара ганглиев по существу является «мозгом» сегмента, от которого отходит по одному сегментарному нерву. Последние, достигнув стенки тела, проникают в нее и опоясывают сегмент. Сегментарные нервы иннервируют мускулатуру стенки тела и сенсорные структуры сегмента.

Сенсорные структуры кольчатых червей в основном представлены одноклеточными фото-, хемо- и механорецепторами. Они располагаются на голове и придатках, а также разбросаны по всему телу. Помимо этого полихеты обладают разнообразными органами чувств: глазками, глазами,статоцистами, специализированными органами химического чувства. Глаза имеются и у некоторых пиявок. В большинстве случаев органы чувств концентрируются на простомииуме, перистомииуме и первых нескольких сегментах, но у некоторых полихет они располагаются и на туловищных сегментах и даже на пигидии.

Выделительная система. Экскреторные органы кольчатых червей представлены сегментарными нефридиями: метанефридиями или протонефридиями. Их свободные концы (воронки или терминальные клетки, соответственно) часто располагаются на передней поверхности каждой септы. Они выступают в полость целома и омываются целомической жидкостью. Пронизывая септу, нефридиальный проток проходит в полость следующего сегмента и затем открывается во внешнюю среду. Как правило, метанефридии встречаются у аннелид, обладающих кровеносной системой, часть сосудов которой имеет покрытое подоцитами зоны фильтрации, протонефридии же свойственны кольчатым червям, лишенным кровеносной системы.

Размножение и развитие. Среди кольчатых червей Многощетинковые – раздельнополые, а малошетинковые и пиявки-гермафродиты. Продуцируемые ими гаметы выводятся во внешнюю среду через метанефридии. Их гонады располагаются в сегментах тела и представляют собой прикрепленные к мезотелию группы зародышевых клеток. Последние, освобождаясь, поступают в целомические полости и накапливаются в них. У зрелых особей целомические мешки полностью заполнены гаметами. Оказавшись в морской воде, гаметы копулируют. Зиготы претерпевают спиральное дробление и дают начало личинкам – трохофорам. В процессе метаморфоза верхнее полушарие трохофоры, становится простомииумом, а нижняя часть личинки становится пигидием.

Восстановительная регенерация хорошо развита среди аннелид. После удаления нескольких сегментов у многих видов сразу же образуется зона роста, в которой формируются новые сегменты. Во время опыта утраченные сегменты из передней и задней частей тела были восстановлены во всех случаях в соответствии со своей исходной длиной. У *Chaetopterus variopedatus* один-единственный сегмент может наращивать недостающие участки тела как спереди, так и сзади. Напротив, *Sabella* никогда не восстанавливает более трёх сегментов. Особенно быстрой регенерацией обладает крона щупалец, которая крайне необходима при сборе пищи. Именно эта часть тела зачастую становится добычей рыб.

У дождевых червей регенерацию, вероятно, контролирует нейросекретия передних ганглиев. Таким образом, передний конец тела может быть восстановлен, только в том случае, если один из этих ганглиев сохранился. Задняя часть тела восстанавливается полностью, однако чаще всего число новых сегментов не совпадает с первоначальным. Восстанавливающиеся животные становятся не подвижными. В природе этим пользуются кроты: они откусывают передние сегменты и складывают на хранение неподвижных дождевых червей в свои хранилища, расположенные в норах.

Высокая способность тела аннелид к регенерации используется во многих случаях при бесполом размножении. Автотомия и последующая регенерация являются одним из этапов жизненного цикла дождевых червей. Деление на более или менее крупные части тела (фрагментация) с последующей регенерацией (архитомия) считается исключительным способом размножения и встречается, например, у олигохеты *Enchytraeus fragmentosus*. Также распространена паратомия: при этом в задней части тела образуются цепочки юнды, состоящие из животных, из которых далее формируются полностью дифференцированные особи. Этот способ размножения можно видеть у *Stenodrilidae*, *Aeolosomatidae*, *Naididae*.

Экология кольчатых червей. Кольчатые черви обитают в солёных и пресных водоёмах и на суше. Встречаются виды - эктопаразиты и мутуалисты. Некоторые аннелиды - кровососущие, есть активные и пассивные хищники, падальщики и фильтраторы. Однако наибольшее экологическое значение имеют аннелиды, перерабатывающие почву. К ним относятся многие малощетинковые черви и даже пиявки. Почва, проходя через кишечник малощетинковых червей, становится более рыхлой и содержит больше влаги, а органика быстрее преобразуется в доступную для них форму. В почве может обитать от 50 до 500 червей на м².

Особенно многообразны морские формы, которые встречаются на разных глубинах вплоть до предельных (до 10-11 км) и во всех широтах Мирового океана. Они играют существенную роль в морских биоценозах и обладают высокой плотностью поселений: до 500-600 тыс. на 1 м² поверхности дна. Занимают важное положение в трофических цепях морских экосистем.

Филогения кольчатых червей. У представителей ряда классов кольчатых червей присутствуют признаки, в частности первичная полость

тела, протонефридии, отсутствие метамерности тела и кровеносной системы, ресничный тип движения и др., свойственные низшим ресничным червям бескишечным турбеллариям. Это свидетельствует об их родстве с низшими червями.

Нервная система, близкая к ортогональной, наблюдается у личинок арханнелид - трохофоры, а также у сипункулид и эхиурид. На ранней фазе развития у трохофоры наблюдается слепо замкнутый кишечник, как у плоских червей. Из эхиурид самцы *Bonellia*, как и ресничные черви, покрыты ресничным эпителием и обладают слепо замкнутым кишечником. У представителей типа эхиурид и сипункулид метамерность отсутствует, а у примитивных древних арханнелид и полихет метамерия затрагивает лишь эктодермальные органы. Только у высших представителей типа кольчатых червей (большинство многощетинковых, все малощетинковые и пиявки) метамерия касается эктодермальных и мезодермальных органов.

Целом свойствен не всем кольчатым червям и возникает в разных группах по-разному: телобластически из мезодермальных зачатков, возникающих из клеток-телобластов, или энтероцельно из первичной кишки, а также из схизоцеля, или из мускульного зачатка - миоцеля, или из половых желез. У одних групп кольцецов целом целый (Sipunculida, Echiurida и некоторые Archiannelida), но у большинства других - метамерный с перегородками. Предполагается, что гипотетические предки кольцецов были маломерными (с малым количеством сегментов) или не сегментированными с цельным целомом и ресничным типом движения. Из современных арханнелид наиболее близки к гипотетическим предкам некоторые древние арханнелиды и личинки метатрохофоры.

По современным мировоззрениям гипотетические предки арханнелид эволюционировали по нескольким путям. Один путь привел к развитию полимерности строения в связи с укрупнением тела и развитием подвижности. На раннем этапе этой эволюции возник класс древние кольчицы, а на позднем - класс многощетинковые. С переходом к пресноводному и наземному образу жизни от полихет произошли малощетинковые черви. Переход малощетинковых к активному хищническому и паразитическому образу жизни привели к появлению класса пиявок. Об этом можно судить исходя из сходства примитивных представителей пиявок и малощетинковых червей. Адаптация малощетинковых червей и пиявок в процессе эволюции к жизни в пресных водах и на сушу сопровождался переходом к развитию метаморфоза.

Второй путь эволюционного развития Annelida связан с сохранением строения без сегментов и приспособлением к малоподвижному, неподвижному образу жизни на морском дне, что привело к формированию классов Echiurida и Sipunculida. Возможно, эти классы развивались независимо от разных аметамерных предков, а наблюдаемое у них сходство (мешковидное тело с хоботком) - лишь проявление конвергенции.

Классификация кольчатых червей. К аннелидам причисляют от 7000 до 16 500 видов, разделяемых в разных классификациях на разное число классов. Традиционная классификация предполагает деление на 3 класса: многощетинковые черви, малощетинковые черви и пиявки. Иногда в составе класса аннелид рассматриваются эхиуриды, мизостомиды и погонофоры. Помимо этих классов к аннелидам иногда относят представителей типа сипункулид.

По данным молекулярных исследований последнего десятилетия, ни одна из выделенных систем не является удовлетворительной. Возможно, все перечисленные «классы» (включая погонофор, эхиур и сипункулид), скорее всего, являются ближайшими родственниками отдельных групп полихет. Таким образом, система типа нуждается в коренном пересмотре.

ПОДТИП БЕСПОЯСКОВЫЕ (ASCLITELLATA)

Класс Многощетинковые кольчецы (Polychaeta)

Многощетинковые черви отличаются наибольшим видовым и экологическим разнообразием среди кольчатых червей. Класс содержит около 10 тысяч видов. Многощетинковые в основном морские свободноживущие животные. Лишь единичные виды встречаются в пресных водах или являются паразитами.

Многощетинковые очень разнообразны по строению тела и образу жизни. Некоторые из них, например, nereиды (рис.94, Б) активно плавают и зарываются в ил. У них удлинненное тело с обособленной головой и многочисленными парными конечностями - параподиями, снабженными пучками мелких опорных щетинок. Другие, как пескожил *Arenicola* (рис.94, А) глубоко зарываются в песок и имеют форму тела, напоминающую дождевого червя. При рытье у пескожила главное значение имеют сильно развитая мускулатура тела и гидравлический способ движения путем проталкивания жидкости из одного конца тела в другой. Третьи, сидячие полихеты - серпулиды, амфитрикс и сабеллария (*Serpula*, рис.94, Г, Д), живут в извитых, вертикальных известковых трубках. Из трубки они высовывают головной отдел с разнообразными жабрами. Другие группы полихет афродиты (*Aphrodita*) похожие на ежей, свободно ползают по дну. Плавают и быстро передвигаются амселидные филодоки (*Phyllodoce*). В толще воды висят на своих длинных усах томонтерисы (*Tomopteris*).

Внешнее строение. Тело состоит из трех отделов: головы, сегментированного туловища и анальной лопасти (рис.95). Головной отдел состоит из головной лопасти - простомиума и ротового сегмента - перистомиума. Рот расположен на перистомиуме.

Многощетинковые черви отличаются от других кольчатых червей наличием обособленного головной отделом с чувствительными органами и

тела, протонефридии, отсутствие метамерности тела и кровеносной системы, ресничный тип движения и др., свойственные низшим ресничным червям бескишечным турбеллариям. Это свидетельствует об их родстве с низшими червями.

Нервная система, близкая к ортогональной, наблюдается у личинок аннелид - трохофоры, а также у сипункулид и эхиурид. На ранней фазе развития у трохофоры наблюдается слепо замкнутый кишечник, как у плоских червей. Из эхиурид самцы *Bonellia*, как и ресничные черви, покрыты ресничным эпителием и обладают слепо замкнутым кишечником. У представителей типа эхиурид и сипункулид метамерность отсутствует, в у примитивных древних архианнелид и полихет метамерия затрагивает лишь эктодермальные органы. Только у высших представителей типа кольчатых червей (большинство многощетинковых, все малощетинковые и пиявки) метамерия касается эктодермальных и мезодермальных органов.

Целом свойствен не всем кольчатым червям и возникает в разных группах по-разному: телобластически из мезодермальных зачатков, возникающих из клеток-телобластов, или энтероцельно из первичной кишки, а также из схизоцеля, или из мускульного зачатка - миоцеля, или из половых желез. У одних групп колец целом целный (*Sipunculida*, *Echiurida* и некоторые *Archiannelida*), но у большинства других - метамерный с перегородками. Предполагается, что гипотетические предки колец были мелкими олигомерными (с малым количеством сегментов) или не сегментированными с цельным целомом и ресничным типом движения. Из современных аннелид наиболее близки к гипотетическим предкам некоторые древние архианнелиды и личинки метатрохофоры.

По современным мировоззрениям гипотетические предки аннелид эволюционировали по нескольким путям. Один путь привел к развитию полимерности строения в связи с укрупнением тела и развитием подвижности. На раннем этапе этой эволюции возник класс древние кольчицы, а на позднем - класс многощетинковые. С переходом к пресноводному и наземному образу жизни от полихет произошли малощетинковые черви. Переход малощетинковых к активному хищническому и паразитическому образу жизни привели к появлению класса пиявок. Об этом можно судить исходя из сходства примитивных представителей пиявок и малощетинковых червей. Адаптация малощетинковых червей и пиявок в процессе эволюции к жизни в пресных водах и на сушу сопровождался переходом к развитию метаморфоза.

Второй путь эволюционного развития *Annelida* связан с сохранением строения без сегментов и приспособлением к малоподвижному и неподвижному образу жизни на морском дне, что привело к формированию классов *Echiurida* и *Sipunculida*. Возможно, эти классы развились независимо от разных аметамерных предков, а наблюдаемое у них сходство (мешковидное тело с хоботком) - лишь проявление конвергенции.

Классификация кольчатых червей. К аннелидам причисляют от 7000 до 16 500 видов, разделяемых в разных классификациях на разное число классов. Тридигионная классификация предполагает деление на 3 класса: многощетинковые черви, малощетинковые черви и пиявки. Иногда в качестве класса аннелид рассматриваются эхиуриды, мизостомиды и погонофоры. Помимо этих классов к аннелидам иногда относят представителей типа сипункулид.

По данным молекулярных исследований последнего десятилетия, ни одна из выделенных систем не является удовлетворительной. Возможно, все упомянутые «классы» (включая погонофор, эхиур и сипункулид), скорее всего, являются ближайшими родственниками отдельных групп полихет. Таким образом, система типа нуждается в коренном пересмотре.

ПОДТИП БЕСПОЯСКОВЫЕ (ACLIPELLATA)

Класс Многощетинковые кольчецы (Polychaeta)

Многощетинковые черви отличаются наибольшим видовым и экологическим разнообразием среди кольчатых червей. Класс содержит около 10 тысяч видов. Многощетинковые в основном морские свободноживущие животные. Лишь единичные виды встречаются в пресных водах или являются паразитами.

Многощетинковые очень разнообразны по строению тела и образу жизни. Среди них, например, нереиды (рис.94, Б) активно плавают и зарываются в ил. У них удлинненное тело с обособленной головой и многочисленными сегментами конечностями - параподиями, снабженными пучками щетинок опорных щетинок. Другие, как пескожил *Arenicola* (рис.94, А) глубоко зарываются в песок и имеют форму тела, напоминающую дождевого червя. При рытье у пескожила главное значение имеют сильно развитая мускулатура тела и гидравлический способ движения путем проталкивания грунта из одного конца тела в другой. Третьи, сидячие полихеты - амфитрикс и сабеллария (*Serpula*, рис.94, Г, Д.), живут в извитых, склеенных известковых трубках. Из трубки они высовывают головной отдел с разнообразными жабрами. Другие группы полихет афродиты (*Aphrodita*) похожие на ежей, свободно ползают по дну. Плавают и быстро бегают листовидные филлодоки (*Phyllodoce*). В толще воды висят на своих длинных усах томоптерисы (*Tomopteris*).

Внешнее строение. Тело состоит из трех отделов: головы, расширенного туловища и анальной лопасти (рис.95). Головной отдел состоит из головной лопасти - простомиума и ротового сегмента - перистомиума. Рот расположен на перистомиуме.

Многощетинковые черви отличаются от других кольчатых червей наличием обособленного головным отделом с чувствительными органами и

наличием конечностей - пароподий с многочисленными щетинками преимущественно раздельнополые. Развитие происходит с метаморфозом

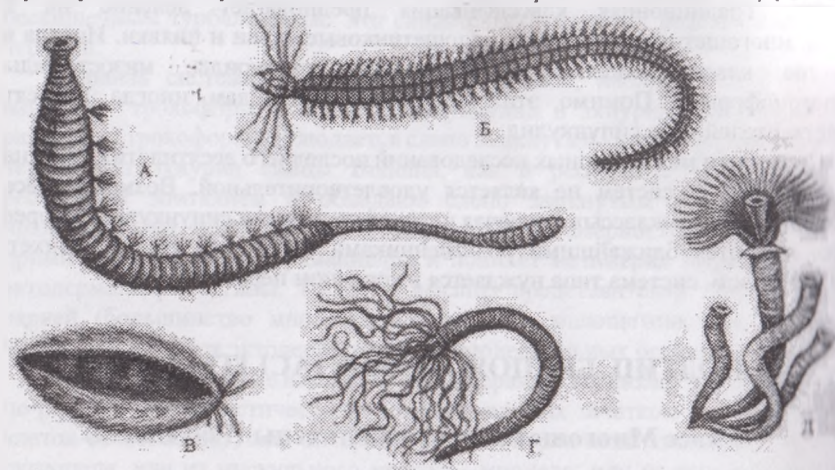


Рис. 94. Различные многощетинковые. А- пескожил, Б- nereis, В- морская мышь, Г- амфитрикс, Д- серпула,

Рот расположен на вентральной стороне перистомиума. На голове у многих полихет имеются глазки и чувствительные придатки. У nereis на перистомиуме находятся две пары глазков, щупальцы и двухчлениковые пальпы. На перистомиуме снизу находится рот, а по бокам - несколько усиков.

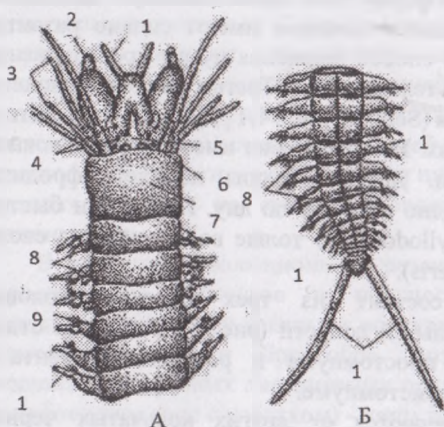


Рис.95. Внешнее строение nereisa Nereis pelagica (по Иванову). А - передний конец, Б- задний конец: 1-щупальца (антенна), 2-пальпы, 3- предротовые усики, 4- глаза, 5-перистомиум, 6-обонятельная ямка, 7-перистомиум, 8- пароподий, 9- щетинки, 10 - спинной усик, 11-пигидий, 12- анальные усики, 13-спинной кровеносный сосуд.

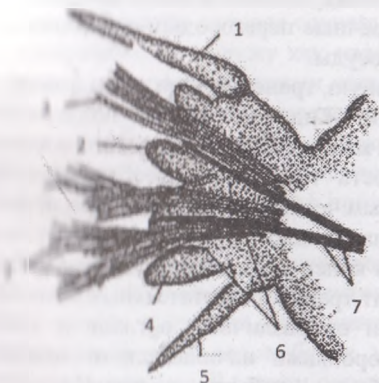


Рис. 96. Строение параподия нереиса (по Чжаню): 1-спинной усик, 2-спинная лопасть параподия, 3- пучки щетинок, 4, 6- брюшные лопасти параподия, 5-брюшные усики, 7-пучки щетинок.

У нереиды все сегменты туловища имеют по одной пары параподии, т.е. боковые выросты со щетинками. Параподии являются примитивными конечностями. При их помощи полихеты могут плавать, ползать или зарываться в грунт. Параподии состоят из базальной части, спинной (нотоподий) и брюшной (невроподий) лопастей. На спинной и брюшной стороне параподия имеются спинной и брюшной чувствительные усики (рис.96).

У некоторых полихет спинной усик превращен в перистые жабры. Спинная лопасть параподия вооружена одним пучком, брюшная - двумя пучками щетинок. Кроме того, каждая лопасть снабжена крупной

опорной щетинкой. К опорным щетинкам прикрепляются мышцы, обеспечивающие движение параподия и пучки щетинок. При плавании параподии совершают синхронные движения подобно веслам. У видов, ведущих роящийся или прикрепленный образ жизни, параподии редуцированы.

Кожно-мускульный мешок. Тело полихет покрыто однослойным эпителием, выделяющим на поверхность тонкую кутикулу (рис.97). У полихет из выделений железистых клеток формируется защитная трубочка. Под эпителием находятся кольцевая и продольная мышцы. Кольцевые мышцы образуют две спинные и две брюшные продольные мышцы. По бокам имеются веерообразные мышцы, приводящие в движение лопасти параподий. У полихет, обитающие в трубочках резкое молниеносное сокращение сильно развитых продольных мышц приводит к быстрому выталкиванию передней части тела в глубину трубочек. Это спасает от нападения хищников, главным образом рыб. Плавающие в толще воды пелагические полихеты пассивно переносятся течениями и поэтому мышцы у них слабо развиты.

Полость тела. У многощетинковых, как и у всех кольчатых червей, полость тела вторичная и называется целом, который устроен разнообразно. Основная полость тела ограничена эпителием, часто называемым энтодермой. Эпителий покрывает продольные мышцы изнутри и наружная поверхность кишечника. С развитием метамерии целомические мышцы развиваются в каждом сегменте над кишкой и под кишкой. Образуются спинной

и брюшной мезентерии, или брыжейки. Между целомическими мешками соседних сегментов формируются поперечные перегородки - диссепименты. В перегородках залегают кровеносные сосуды.

Целом выполняет опорно-двигательную, транспортную, выделительную, половую и гомеостатическую функций. Жидкость целома поддерживает тургор тела. При сокращении кольцевых мышц давление полостной жидкости усиливается, что обеспечивает упругость тела червя, необходимую при прокладывании ходов в грунте. Некоторым червям свойствен гидравлический способ движения, при котором полостная жидкость при сокращении мышц под давлением перегоняется в передний конец тела, обеспечивая энергичное движение вперед. По целому происходит транспорт питательных веществ из кишечника и продуктов диссимиляции от различных органов и тканей. Органы выделения-метанефридии с воронками начинаются от целома и обеспечивают удаление продуктов обмена, избытка воды. На стенках целомических мешков формируются гонады, созревают половые клетки, у некоторых видов даже развивается молодь. Производные целома - целомодукты служат для выведения половых продуктов из полости тела.

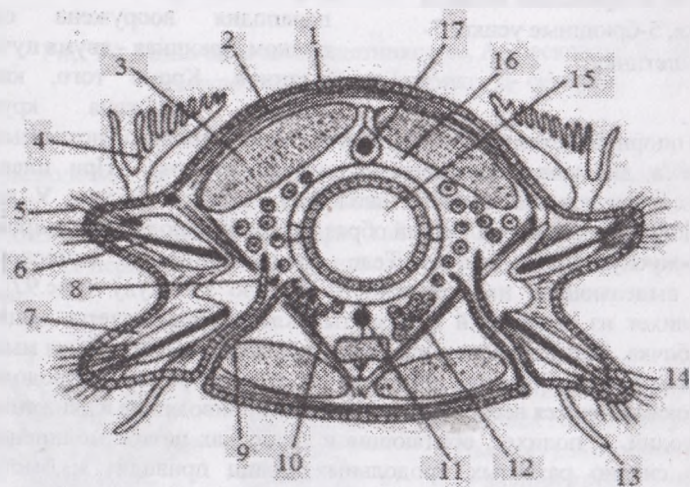


Рис. 97. Поперечный разрез многощетинковых червей (из Натанов). 1- кожный эпителий, 2- кольцевые мышцы, 3- продольные мышцы, 4- спинной усик (жабры), 5- спинная ветвь параподии, 6 - опорная щетинка параподии, 7- мышцы параподии, 8- воронка нефридии, 9-канал нефридии, 10-косая мезентерия, 11-брюшной сосуд, 12- яичник, 13- брюшной усик параподии, 14-брюшная ветвь параподии, 15- кишечник, 16-целом, 17- спинной сосуд.

Пищеварительная система состоит из трех отделов. Эктодермальный передний отдел начинается ротовым отверстием, расположенном на брюшной

устье второго сегмента - перистомиума. Ротовая полость переходит в глоточную глотку, которая служит для захвата пищи. У полихет глотка может выворачиваться наружу как палец перчатки. У хищных полихет глотка образована несколькими слоями кольцевых и продольных мышц, вооружена сильными челюстями и мелкими хитиновыми шипами. Челюсти при захвате глотки схватывают и размельчают пищу. У растительноядных и детритофагов глотка мягкая и подвижная, приспособлена к глотанию жидкой пищи. Из пищевода открываются протоки слюнных желез. Желудок развит у некоторых видов.

В среднем отделе кишечника происходит переваривание пищи и всасывание питательных элементов. У растительноядных червей средняя кишка длинная и извитая, наполнена непереваженными остатками пищи. У хищных видов этот отдел более короткий, редко с парными слепыми кишками-карманами. В заднем отделе кишечника вода частично всасывается в полость целома, что помогает регуляции водного баланса в организме. В этой части кишечника формируются фекальные массы. Анальное отверстие открывается на спинной стороне анальной лопасти.

Органы дыхания. Большинство дышать через кожи. Некоторые полихеты имеют спинные кожные жабры, образующиеся из усиков, щупалец и придатков головы. Газообмен протекает в капиллярах кожи или в кожных придатках.

Кровеносная система полихет замкнутая. Имеются спинной и брюшной сосуды, соединенные кольцевыми сосудами и периферические сосуды. По спинному пульсирующему спинному сосуду кровь течет к переднему концу тела, а по брюшному сосуду назад в направлении хвостового конца. В средней части тела кровь по кольцевым сосудам перегоняется из спинного в брюшной, а в задней части тела - наоборот. От кольцевых сосудов отходят артерии органам, где образуется капиллярная сеть. Из капилляров кровь собирается в венозные сосуды, которые впадают в брюшные сосуды. Кровь полихет окрашена в красный цвет в виду присутствия в ней растворенного дыхательного пигмента гемоглобина. Продольные кровеносные сосуды подвешены на брыжейке, а кольцевые сосуды проходят между висцериментами. У примитивных полихет (*Phyllodoce*) кровеносная система отсутствует.

Выделительная система. У многощетинковых червей впервые появляются выделительные органы типа метанефридии. Каждый сегмент имеет пара метанефридиев. Метанефридий состоит из воронки ресничками и выводит в полость тела. Реснички загоняют полостную жидкость с продуктами обмена (рис.98).

Из воронки нефридия отходит извитый канал, который проходит через брыжейку между сегментами и открывается наружу выделительным отверстием в следующем сегменте. В извитых каналах аммиак превращается в карбамидное соединение, а вода всасывается обратно в целом. Для большинства полихет метанефридии эктодермального происхождения. Выделительную

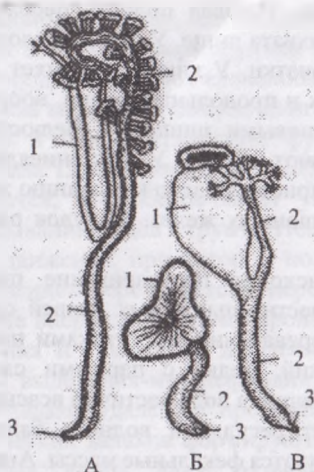


Рис. 98. Органы выделения
многощетинковых кольчатых червей
А- протонефридий и отдельно
лежащая половая воронка -
целомодукт. Б- половая воронка,
сросшаяся с каналом метанефридия.
В- протонефридий с присоединенной
к нему половой воронкой: 1 - половая
воронка, 2 - нефридиальный канал,
3 - наружное отверстие.

функцию могут выполнять хлорогенные клетки целомического эпителия. В них откладываются твердые частицы гуанина, соли мочевой кислоты. Постепенно хлорогенные клетки отмирают и удаляются из целома. Протонефридий, а их места занимают новые клетки.

Нервная система и органы чувств. Имеются парные надглоточные ганглии, образующий мозг, который имеет три отдела: прото-, мезо- и дейтоцеребры. Окологлоточные нервные тяжи - коннективы соединяют мозг с брюшной нервной цепочкой, которая состоит из парных ганглиев, на каждом сегменте тела (рис.99).

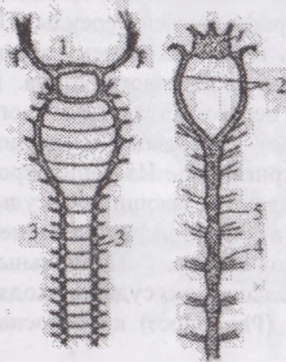


Рис. 99. Брюшная нервная цепочка (высшие
кольчатые): 1-головной ганглий, 2- окологлоточное
нервное кольцо, 3-продольные стволы,
4,5- ганглии на брюшной нервной цепочке.

Продольные нервные тяжи, соединяющие парные ганглии двух соседних сегментов, называются коннективами, а поперечные тяжи, соединяющие ганглии одного сегмента, называются комиссурами. При слиянии парных ганглиев образуется нервная цепочка.

Органы чувств развиты у свободноживущих многощетинковых червей. У них на голове имеются 2-4 не инвертированные глаза бокаловидной формы или в виде сложного глазного пузыря с хрусталиком (рис.100). У червей, живущих в трубках, многочисленные глаза расположены на перистых ресничках головного отдела. У полихет на голове и параподиях имеются органы чувств.

ощущения и осязания. У некоторых видов имеются органы равновесия - статолиты.

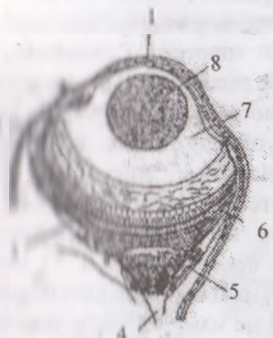


Рис.100. Строение глаз Много-щетиноквых червей. 1-роговица, 2-клетка, выделяемой стекловидным телом, 3- чувствительная к свету палочка, 4 - зрительный нерв, 5 - зрительный ганглий, 6- сетчатый слой, 7 – стекло-видное тело, 8- хрусталик.

Размножение и развитие. Многощетинковые черви размножаются как половым, так и бесполом способом (рис.101). Иногда наблюдается чередование половых и бесполок размножений (метегенез). Бесполое размножение происходит обычно путем поперечного деления тела (эпитокии) или почкованием.



Рис.101.Размножение многощетинковых червей. А- Бесполое размножение Autolytus (по Грассе). Б, В – самка и самец того же вида, появившиеся путем концевго почкования (по Свешникову).

Нередко половое размножение происходит с явлением эпитокии, что связано с резкой морфофизиологической перестройкой организма червя в период созревания половых продуктов (рис.102).

Эпитокия (от греч. *epi* - над, после и *tokos* - рождение), резкие изменения строения тела у многих ползающих многощетинковых червей в период полового размножения, когда черви переходят к плавающему образу жизни. Обычно эпитокия захватывает только те части тела, в которых созревают половые продукты (обычно это задние сегменты). В результате происходит резкое разделение тела на передний - атокный, т. е. бесполой, и

задний - эпитокный, или половой, отделы. Эпитокный отдел отрывается и плавает самостоятельно, рассеивая половые продукты.

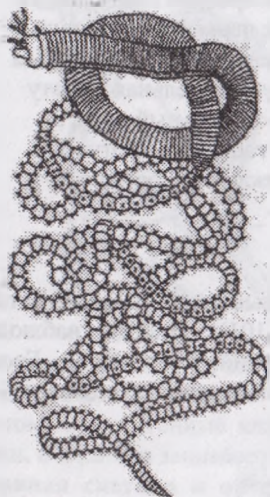


Рис. 102. Тихоокеанское палоло (*Eunice virides*).
Передняя утолщенная атокная часть тела и задняя утонченная эпитокная часть тела.

Эпитокция выражается не только в достижении половой зрелости и производстве гамет, но и направлена на усиление способности червей плыть и обнаруживать возможности партнера. Часто у эпитокных форм увеличиваются глаза, модифицируются параподии и щетинки, увеличиваются размеры сегментов и развиваются мышцы. У палоло передний конец червя не изменяется, а эпитокная область представляет собой цепочку набитых яйцами сегментов.

Половая система многощетинковых очень разнообразна. Половая система многощетинковых червей раздельнополые, половой диморфизм выражен. Половые органы, передних и задних, развиваются по отдельным сегментам или только в отдельных половых сегментах. Половые органы формируются на стенке целома. Половые клетки попадают в целом, где происходит их созревание. Половые воронки с короткими каналами

целомодуктами, через них половые клетки выводятся в воду. Оплодотворение наружное. У некоторых червей половые протоки не имеются, а половые клетки через разрывы стенки тела выходят в воду, где и оплодотворяются. В этом, родители особи погибают.

Для многощетинковых характерно полное, но неравномерное дробление оплодотворенной яйцеклетки. В результате дробления формируется личинка - однослойная личинка с ресничками. Бластула состоит из крупных макромеров и мелких клеток - микромеров. В дальнейшем, макромеры погружаются внутрь зародыша, образуя гастролу. На вегетативном полюсе формируется первичный рот-бластопор, на анимальном полюсе образуются скопление нервных клеток и ресничный хохолок - теменной султан ресничек. В результате формируется характерная для многощетинковых червей личинка - трохофора (рис. 103). Трохофора имеет шаровидную форму, на верхней части тела имеется султанчик - пучок из длинных ресничек. Тело личинки окру-

поясок из ресничек, расположенных в один ряд. Такой поясок, перед ртом располагается прототрохом. Иногда такой поясок имеется позади ротового аппарата. Кишечник трохофоры состоит из трех отделов. Между кишечником и телом имеется первичная полость. По двум сторонам кишечника располагается пара метанефридий.

Тело трохофоры состоит из головной и анальной лопасти и зоны роста. На этой стадии она напоминает низших червей. Трохофора в некоторое время

свободно плавает, затем приступает к метаморфозу. В процессе метаморфоза не сегментированная трохофора последовательно превращается в сегментированную

метатрохофору и нектохету. Метатрохофора состоит из головного отдела - простомиума, из нескольких туловищных сегментов и хвостового отдела - пигидиума. Метатрохофора

оседает на дно и его метаморфоз продолжается. В зоне роста клетки непрерывно делясь, образуют новые сегменты тела. В дальнейшем, на этих сегментах формируются параподии, щетинки. В этот период из мезодермы в каждом сегменте тела формируется пара целомических мешков.

Нектохета отличается сформировавшим головным мозгом и брюшной нервной цепочкой. Щетинки из щетинковых мешков выставлены наружу, оформляется параподиальный комплекс.

Рис. 103. Развитие многощетинковых червей. А - личинка трохофоры (вид с боку). 1- ротовое отверстие, 2- кишечник, 3- анальное отверстие, 4- прототрох (прототрохальный венчик), 5- теменная пластинка, 6- паранефрий (параподиальный венчик). Б - метаморфоз трохофоры в развитие взрослого червя.

число сегментов остается таким же, как у метатрохофоры. Их может быть у разных видов полихет разное число: 3, 7, 13. Спустя некоторое время формируются постларвальные сегменты, и образуется ювенильная стадия. В отличие от ларвальной сегментации, постларвальные сегменты у многощетинковых червей закладывают производные не только эктодермы, но и мезодермы. При этом в зоне роста телобласты последовательно отделяют парные парные целомические мешки, в каждом из которых формируется пара метанефридий. Вторичная полость тела постепенно заменяется

первичной. На границах соприкосновения целомических мешков формируются диссепименты и мезентерий. За счет оставшейся первичной полости тела в просвете мезентерия формируются продольные сосуды кровеносной системы, а в просветах септ - кольцевые. За счет мезодермы формируются мускулатура кожно-мускульного мешка и кишечника, выстилка целома, гонады и целоодукты. Из эктодермы формируются нервная система, каналы метанефридиев, передняя и задняя кишка. За счет энтодермы развивается средняя кишка. После завершения метаморфоза развивается взрослое животное с определенным числом сегментов для каждого вида.

Биологическое значение развития многощетинковых червей с метаморфозом заключается в том, что плавающие личинки (трохофоры, метатрохофоры) обеспечивают расселение видов, которые во взрослом состоянии ведут преимущественно донный образ жизни. У некоторых многощетинковых червей личинки малоподвижны и они утратили функцию расселения. Поэтому у них наблюдается забота о потомстве. В ряде случаев наблюдается живорождение.

Биологическое и практическое значение многощетинковых червей в океане очень велико. Они представляют важное звено в трофических цепях. Кроме того, они принимают участие в очистке морской воды и переработке органического вещества. Полихеты имеют кормовое значение. Для усиления кормовой базы рыб проведена акклиматизация нереид (*Nereis diversicolor*) в Каспийском море, которых завезли из Азовского. Некоторых полихет используют в пищу люди, например тихоокеанских червей палоло (*Euryteira viridis*).

Класс Многощетинковые делятся на подклассы Эхиуриды (*Echiurida*) Бродячие (*Errantia* или *Aciculata*) и Сидячие (*Sedentaria* или *Canalipalpata*). Основная часть многощетинковых червей относится к подклассу Бродячие (*Aciculata*), которые могут свободно передвигаться, ползая или плавая. Эти черви характеризуются наличием внутренних поддерживающих щетинок и параподий. Выше характеристика многощетинковых червей обсуждалась, в основном, на примере бродячих полихет. Ниже остановимся на других подклассах.

Подкласс Эхиуриды (*Echiurida*)

Эхиуриды - морские донные черви, обитают в толще грунта в изогнутых норах. Тело и целом эхиурид не разделено на сегменты, мягкое, похоже на сосиску, длиной обычно от 3 до 25 см, иногда до 50 см (*Urechis*). На переднем конце тела имеется ловчая подвижная лопасть (хоботок), способная вытягиваться и захватывать пищу. Эхиуриды способны отбрасывать хоботок или его часть, которая через пару недель отрастает вновь. Рот расположен у основания лопасти, а анус - на противоположном конце тела (рис. 104). Под хоботом - две брюшные щетинки, участвующие в рытье нор. Задний конец

рис. 103. 1 - концами щетинок, с помощью которых червь чистит своё

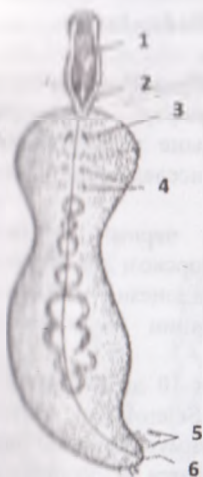


рис. 103. *Echiurus echiurus* с
вентральной стороны (по Граффу):
1 - хоботок, 2 - придаток хобота,
3 - щетинки, 4 -
анальные отверстия, 5 - анальные
щупальца, 6 - анус.

В обширном целоме лежат трубчатый кишечник, парные выделительные органы - метанефридии и анальные мешки, усеянные ресничными воронками - нефростомами. Анальные мешки являются характерным признаком эхиурид, они выполняют выделительную и дыхательную функции. Кровеносная система развита слабо, кровь бесцветная, содержит амёбоциты. Целомическая жидкость содержит эритроциты и лейкоциты. У взрослых особей в ней присутствуют также половые клетки. Целомическая жидкость выполняет дыхательную, питательную и выделительную функции.

Нервная система эхиурид примитивная и состоит из окологлоточного кольца и брюшного нервного ствола без ганглиозных расширений. Органы чувств слабо развиты. Органы выделения их

представлены протонефридиями, а у взрослых червей - метанефридиями и нефромиксиями, выполняющими преимущественно роль половых воронок.

Эхиуриды раздельнополы. У бонелии выражен половой диморфизм: самцы - крупные бочонковидные с хоботком. Самцы - мелкие, похожие на червей, обитают в нефридиях самки. Развитие происходит с метаморфозом. Из яйца выходит личинка трохофора.

Известно около 230 видов эхиурид. Многие признаки объединяют их с моллюсками, в то время как особенности раннего развития эмбрионов относят их к моллюскам. Ископаемые остатки эхиурид немногочисленны, самый ранний образец относится к каменноугольному периоду. Однако У-образные норы, похожие на убежища современных эхиурид, известны уже в девоне.

В некоторых учебниках (в том числе у Рупперт и др.) эхиуриды рассматриваются как отдельный тип животных. Многие морфологи считают, что эхиуриды и кольчатые червы сестринские таксоны. Они отказываются включать эхиурид в состав кольчатых червей, так как у эхиурид отсутствует сегментация тела. Однако, молекулярно-биологические данные, полученные

в ходе изучения нуклеотидных последовательностей нескольких генов, дают все основания причислить эхиурид к аннелидам.

Подкласс Сидячие полихеты (Sedentaria)

Отряд Сибоглиниды или Погонофоры (Pogonophora или Siboglinidae). Этот отряд включает погонофор (Pogonophora) и вестиментифер (Vestimentifera). Обе группы раньше рассматривались как отдельный тип, но результаты последующих исследований показали их принадлежность к полихетам.

Погонофоры группа морских кольчатых червей, обитающих в хитиновых трубках. Широко распространены на морском дне. Впервые были найдены при глубоководных тралениях в водах Индонезии в 1900 и описаны в 1914 году. Погонофоры во взрослом состоянии не имеют органов пищеварения.

Тело у погонофор нитевидное, при длине от 10 до 85 см его диаметр обычно не превышает 2 мм (у мелких видов рода *Sclerolinum*, обитающих на затонувшей древесине - 0,2 мм), по цвету преимущественно прозрачно-беловатое. У крупных же видов цвет тела колеблется от розового до ярко-красного оттенка, как, например вестиментифер *Riftia pachyptila*, которые имеют гигантские размеры: длина до 1 м, длина трубок - до 2,5 м при диаметре их тела около 20 мм.

Головной отдел тела, протосома, несёт щупальца (от 1 до 2000), образующие подобие бороды (рис.105). Эти щупальца напоминают лофофор мшанок и плеченогих. Туловище несёт прикрепительные сосочки, пластинки и содержит половые железы. Задний конец тела, опистосома, состоит из множества коротких сегментов с щетинками. За счёт этих щетинок погонофоры держатся в трубках. Рот, кишечник и анальное отверстие у взрослых особей отсутствуют. Кровеносная система с сердцем. Нервная система представлена брюшными мозгом и нервным стволом. Погонофоры раздельнополы. У личинки имеются нормальный рот и кишечник, которые позднее редуцируются.

Первоначально погонофоры были описаны как представители кольчатых червей. Затем стало господствующим мнение, что это обособленный тип вторичноротых животных, родственный полухордовым и хордовым. Об этом вроде бы говорили данные о ходе их эмбрионального развития, полученные А. В. Ивановым. Он описал у погонофор энтероцельное образование целома и образование целомического мезодермы за счёт бластомеров переднего квадранта В (признаки, характерные для вторичноротых).

Из-за сегментации опистсомы, ультраструктурного сходства в строении щетинок, а также из-за того, что личинка погонофор напоминает личинку аннелид, трохофору, их считают близкими родичами аннелид и всё чаще относят к типу кольчатых червей. Молекулярные данные свидетельствуют о принадлежности погонофор к многощетинковым червям.

В 1970-х годах на дне Тихого океана были найдены три новых вида, которые отнесли к новой группе погонофор - вестиментиферам (Vestimentifera). Вестиментиферы обитают на большой глубине (до нескольких км) в т. н. гидротермальных оазисах вблизи рифтовых зон - трещин в океанской коре, сквозь которые просачиваются горячие газы.

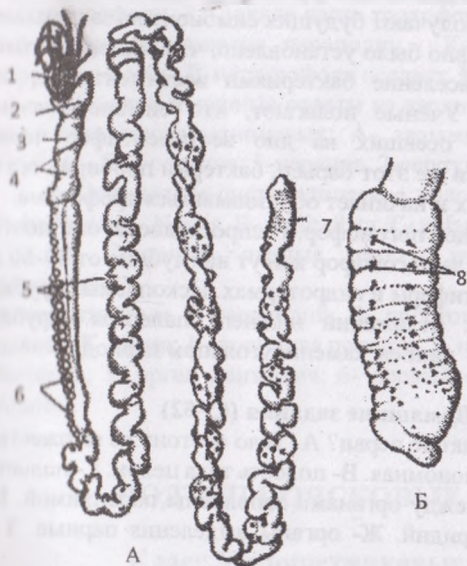


Рис. 105. Погонофора *Choanophorus indicus* (по Бубко). А - общий вид самца; Б - задний щетинконосный отдел тела:

1 - щупальца, 2 - головная лопасть, 3 - первый сегмент тела, 4 - второй сегмент тела, 5 - третий сегмент тела, 6 - папиллы, 7 - задний щетинконосный отдел тела, 8 - щетинки на заднем отделе тела

кровеносных сосудов) щупальцами. Название этих органов (от лат. vestimentum - одежда) и дало название классу. К настоящему времени известно около 15 видов этих животных.

Погонофоры - преимущественно глубоководные морские червеобразные животные, живущие на дне в трубках, выделяемых кожными железами. Трубка у типичных погонофор открыта с обоих концов, нижним концом она погружена в толщу рыхлых осадков. А у вестиментифер открыта только с верхнего конца, другим концом прикрепляется к каменистому субстрату.

Вестиментиферы и погонофоры питаются автотрофно за счёт бактерий-эндосимбионтов, населяющих их трофосому - массивный клеточный тяж, пронизанный кровеносными сосудами. В клетках трофосомы одного организма обитает только один вид бактерий из тех, что населяют трофосомы хозяина. Трофосома вестиментифер наполнена тионовыми бактериями. Сероводород, кислород и углекислый газ к ним попадают по кровеносной системе вестиментифер. Гемоглобин вестиментифер соединяется с кислородом и с сероводородом, при этом сероводород обратимо связывается с белковой частью молекулы, а кислород - с гемом.

В организме собственно погонофор также имеется аналог трофосомы, но сохраняющий связь с внешней средой. Симбионтами большинства погонофор также являются окисляющие сероводород бактерии.

Личинки вестиментифер имеют сквозной кишечник и после оседания на дно начинают питаться бактериями. Они не получают эндосимбионтов от материнской особи, так что каждое поколение заражаются эндосимбионтами заново. Раньше полагали, что они получают будущих симбионтов, заглатывая их из внешней среды. Однако недавно было установлено, что общепринятый взгляд на то, как происходит заселение бактериями вестиментифер, не соответствует действительности. Учёные полагают, что симбиотические бактерии проникают в молодых осевших на дно вестиментифер через наружные покровы тела. Преодолев же этот барьер, бактерии пробираются в мезодермальные клетки, из которых и начинается образовываться трофосома.

Сейчас известно около 150 видов погонофор. Распространены они почти во всех морях. Представители отряда погонофор живут на глубине от 40-60 м и до более чем 4000 м, а вестиментиферы в гидротермах. Ископаемые трубки погонофор известны из морских отложений нижнего палеозоя. Трубки вестиментифер хорошо известны в раннем каменноугольном периоде.

Многощетинковые черви. Домашние задания (С=52)

1. Чем характеризуются кольчатые черви? А- тело состоит из множества сегментов. Б- сегментация тела гомономная. В- полость тела целом. Г- полость тела первичная. Д- промежутки между органами заполнены паренхимой. Е- выделительная система протонефридий. Ж- органы выделения парные. З - кровеносная система незамкнутая.

2. Чем характерен целом кольчатых червей: А-парные мешочки в сегментах тела. Б- состоит из непарных мешочков. В- мешочки заключены в целомический эпителий. Г- мешочки соединены с кишечником. Д- поперечные перегородки делят мешочки на камеры. Е - число камер в 2 раза больше сегментов тела. Ж- заполнен полостной жидкостью. З- заполнен паренхимой.

3. Классы кольчатых червей: А- Немертины. Б- Малощетинковые. В- Поясковые. Г- Многощетинковые. Д- Безпоясковые. Е- Пиявки.

4. Характерные черты свободноживущих многощетинковых червей: А- живут в морях. Б- распространены в пресных водоемах. В- голова обособлена от тела. Г - голова конусовидная. Д- каждый сегмент тела имеет парапароподий. Е - на каждом сегменте имеется пара щетинок.

5. Строение головного отдела нерейса: А- состоит из плоских мышечных выростов. Б- на каждом сегменте имеется пара выростов. В- состоит из простомиума и перистомиума. Г-на простомиуме имеется по одной пары щупалца и усики. Д - имеются спинные и брюшные лопасти. Е- у основании каждой лопасти имеется усик. Ж - имеет два пучка щетинок. З- на простомиуме имеется две пары глазки. И- каждая лопасть снабжена опорной щетинкой. К- на брюшной стороне перистомиума расположен рот.

6. Строение параподия nereis: (см. задание 5)

7. Жизненный цикл многощетинковых червей расположите в порядке начинающей ресничной личинки: А - созревают половые клетки. Б - половые клетки выходят в целом. В - эпителиальная часть тела поднимается на поверхность воды. Г - происходит оплодотворение. Д - заполненные яйцами параподии превращаются в эпиток. Е - из яйца выходит трохофора. Ж - превращается в метатрохофору. З - задняя часть трохофоры образует новые сегменты. И - на сегментах развиваются параподии. К - метатрохофора превращается во взрослую особь. Л - метатрохофора оседает. М - образуется голова и хвост.

8. Составьте парные ответы из экологических групп и соответствующих им видов многощетинковых: А - зарывающие в песок. Б - обитающие в трубках. В - бродячие: 1 - nereis, 2 - серпула, 3 - пескожил.

9. Определите систематическое положение nereis от типа до вида: А - Polychaeta. Б - Nereis. В - Aclitellata. Г - pelagica. Д - Annelides. Е - Sedentaria

10. Составьте парные ответы из терминов и соответствующих содержаний:

А - перистомииум. Б - параподий. В - простомииум. Г - трохофора. Д - пальпы. Е - целом. Ж - септа: 1 - вторичная полость, 2 - перегородка целома, 3 - щупальцы, 4 - щетинка, 5 - орган движения, 6 - первый сегмент головы, 7 - второй сегмент головы.

ПОДТИП ПОЯСКОВЫЕ ЧЕРВИ (CLITELLATA)

Класс Малошетинковые черви (Oligochaeta)

Малошетинковые черви обитают в пресных водах и почве (рис.106), редко - в морях. Отличаются от многощетинковых червей гомономной сегментацией и отсутствием придатков тела в виде параподия, пальп или жабр. У парноподиев у них сохранились только щетинки. По бокам тела на каждом сегменте расположены рудименты параподиев - по четыре пары щетинки. Упрощение строения связано с адаптациями к роющему образу жизни. Половая система гермафродитная. Половые железы расположены на нескольких сегментах в передней части тела.

Морфофизиологическая характеристика. Длинное и червеобразное тело малошетинковых состоит от 5-6 до 600 сегментов (рис.107). На первом сегменте тела после головной лопасти находится рот. На задней части анальной лопасти имеется анальное отверстие. Малошетинковые двигаются сокращением мышц тела. При рытье норки черви опираясь на многочисленные щетинки, раздвигает почву.

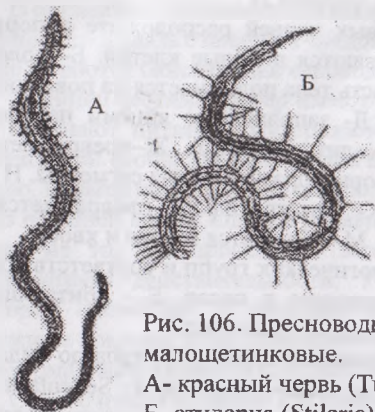


Рис. 106. Пресноводные малощетинковые.
А- красный червь (Tubifex),
Б- стилария (Stilaria).

Кожно-мускульный мешок. Строение кожно-мускульного мешка в основном сходно с многощетинковыми. Тело покрыто эпителием. Эпителий содержит многочисленные железистые клетки, выделение которых защищают тело червей от механических повреждений и высыхания. Под эпителием находятся кольцевые и продольные мышечные выстланные изнутри целомическим эпителием (рис.108).

Пищеварительная система. Кишечник дождевого червя проходит по всей длине тела и состоит из трех отделов. Передний отдел кишечника дифференцирован на ротовую полость, мускулистую глотку, относительно узкий пищевод, зоб и желудок. В стенках пищевода имеются три пары известковых желез, секреты которых нейтрализуют гуминовые кислоты в пище. Пища из желудка поступает в среднюю кишку, где происходит всасывание питательных веществ.

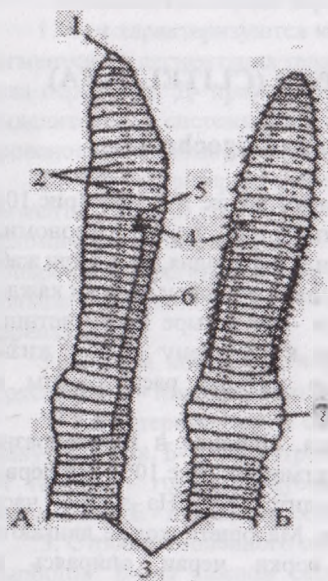
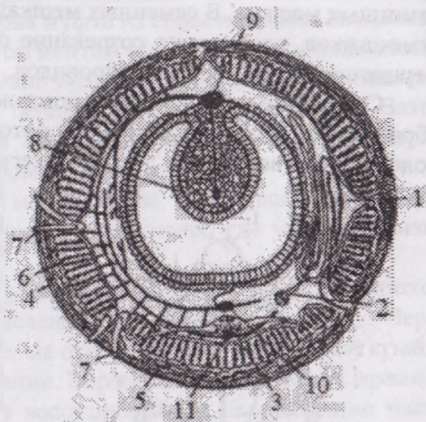


Рис. 107. Строение дождевого червя (передняя часть тела). А – вид с боку. Б- вид с брюшной стороны: 1- протостиум, 2- боковые щетинки, 3- брюшные щетинки, 4- мужское половое отверстие, 5- женское половое отверстие, 6- семенная борозда, 7- пояс.

Непереваренные остатки пищи вместе с минеральными частицами поступают в короткую заднюю кишку и удаляются через анальное отверстие. Средняя кишка имеет дорсально расположенную внутреннюю продольную

тифлозоль, свешивающаяся в просвет кишки и увеличивающая внутреннюю поверхность кишечника.

Рис. 108. Поперечный разрез кольчатого червя. 1-метанефридий, 2-воронка метанефридия, 3-ганглии брюшной нервной цепочки, 4-эпителий кожи, 5-поперечные мышцы, 6-продольные мышцы, 7-щетинки, 8-тифлозоль кишечника, 9-10-спинной и брюшной сосуды, 11-субнервные нервы.



Кровеносная система малощетинковых червей сходна по строению с такой у многощетинковых. Имеются спинной и брюшной пульсирующие сосуды, связанные с кольцевыми сосудами (рис.108). Кольцевые сосуды в области тифлозоль пульсируют и называются «сердцем». Дыхательный аппарат растворен в плазме крови. Наличие красного пигмента гемоглобина в плазме крови придает телу красную окраску и обеспечивает им нормальное дыхание в почве, даже в загрязненных водоемах с пониженным содержанием кислорода в воде. Через кровь транспортируются питательные вещества, кислород и продукты обмена.

Питательная система представлена метанефридиями. Способность метанефридиев экономить влагу в организме путем реабсорбции воды обеспечивает приспособленность олигохет к жизни на суше. Твердые вещества накапливаются в хлорогеновых клетках целомического эпителия. Избыток этих клеток, наполненных экскретами, удаляются через воронки метанефридиев или через особые поры в стенке тела.

Нервная система и органы чувств. Нервная система представлена парными ганглиями (мозгом) и брюшной нервной цепочкой. Органы чувств слабо развиты, чем у многощетинковых. Это связано с их образом жизни. Глаза отсутствуют. В коже имеются многочисленные тактильные и осязательные клетки. У дождевых червей отсутствуют светочувствительные клетки - фоторецепторы. Рецепторы в эпидермисе, но больше всего сконцентрированы на задней и передней сторонах червя. Эпидермальные рецепторы воспринимают температуру и реагируют на химические раздражители. Вкусовые рецепторы расположены только в эпителии щечной камеры, реагируют на химические раздражители (хеморецепторы).

Половая система. Гермафродитные половые органы дождевых червей сосредоточены в передних сегментах тела (рис.109). Две пары семенников расположены в 10-м и 11-м сегментах тела и прикрыты тремя парами семенных мешков. В семенных мешках накапливается сперма, вытекающая из семенников, происходит созревание сперматозоидов. Спермии поступают в мерцательные воронки семяпроводов.

Семяпроводы сливаются попарно по левой и правой сторонам тела, образуя два продольных канала, которые открываются парными мужскими половыми отверстиями на 15-м сегменте тела. Женские половые органы

представлены парой яичников, расположенных на 13-м сегменте, и парой яйцеводов с воронками. Яйцеводы открываются половыми отверстиями на 14-м сегменте. В 13-м сегменте диссепименты образуют яйцевые мешки, прикрывающие яичники и воронки яйцеводов. К женским половым органам относятся еще две пары семяприемников, расположенных на 9-м и 10-м сегментах тела.

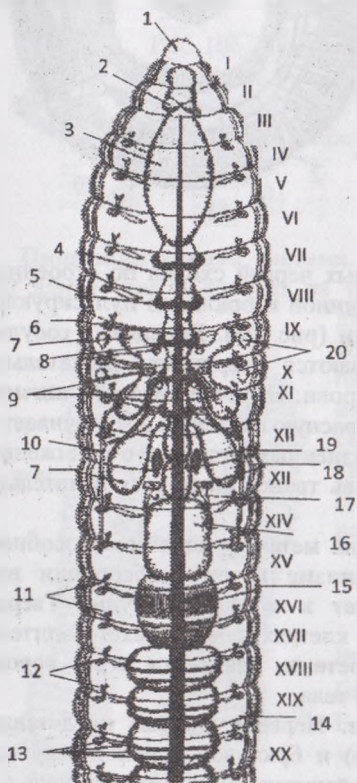


Рис.109. Анатомия дождевого червя. 1- ротовая лопасть, 2- надглоточный ганглий, 3- глотка, 4- пищевод, 5 и 13- кольцевые сосуды, 6- спинной сосуд, 7- семенные мешки, 8- семенники, 9- семенная воронка, 10-семяпровод, 11- диссепимент (целомическая перегородка), 12- метанефридии, 14- кишечник, 15 – желудок, 16- зоб, 17- яйцевод, 18- яичная воронка, 19- яичник, 20-семяприемник (римские цифра - нумерации колец).

Размножение и развитие. У взрослых дождевых червей на 32-37-м сегментах развивается железистый поясок. В период размножения сначала у всех особей развиваются только семенники. Черви соединяются навстречу друг другу головными концами. При этом поясок каждого червя располагается на уровне семяприемников другого червя. Поясок выделяет слизистую «муфту», соединяющую двух червей. Из мужских отверстий обоих червей выделяется сперма. По особым бороздкам на брюшной стороне тела

сперма попадает в семяприемники другой особи. Обменявшись спермами, черви размножаются.

Через некоторое время у червей созревают яичники. Благодаря перистальтическим движениям тела червя муфта из области пояска сползает к переднему концу тела. На уровне 14-го сегмента в муфту попадают яйцеклетки из женских половых отверстий, а на уровне 9-10-го сегментов выпрыскивается семенная жидкость. Так происходит перекрестное оплодотворение. Затем муфта сползает с головного конца тела и замыкается, образуя яйцевой кокон с развивающимися яйцами размером 4-5 мм в диаметре.

Малощетинковые развиваются без метаморфоза, что связано с переходом к жизни на суше или к обитанию в пресных водоемах, где условия жизни сравнительно благоприятны.

Безусловно размножение известно у некоторых пресноводных олигохет. При этом происходит поперечное деление червя на фрагменты. Через некоторое время из них развиваются целые особи. У дождевых червей крайне хорошо развита способность к регенерации. Перерезанный червь, как правило, переделяется на три части. Передняя часть тела, не погибает, а восстанавливает недостающие части тела. При этом легко восстанавливается задний конец тела, а головной конец тела восстанавливается очень редко.

Метаморфозы малощетинковых червей. Класс Малощетинковые червей включает более 5000 видов. Наиболее известными представителями малощетинковых являются дождевые черви семейства Lumbricidae (рис.110), которые обитают по всем континентам, за исключением Антарктиды. Семейство дождевых червей включает около 200 видов. Длина их тела достигает от нескольких сантиметров до 3 м и более метров. Самые крупные черви длиной до 3 м и более, встречаются в некоторых районах Австралии. В нашей стране встречается более 20 видов.

Крупных тропических дождевых червей местное население Южной Америки, Африки, Юго-Восточной Азии используют в пищу в варенном или жареном виде. Ими питаются многоножки, некоторые хищные жуки, кроты, землеройки, лягушки, птицы и многие другие животные. Особенно велико биологическое значение дождевых червей в почвообразовании. На их роль в почве обратил внимание еще XIX веке Ч. Дарвин. Дождевые черви, заглатывая почву, опавших листьев, остатков растений, способствуют ускорению процесса образования гумуса и минерализации почвы. Кроме того, они рыхлят почву, переминая, затаскивая органические остатки в глубокие слои почвы и вынося на поверхность обедненную органикой почву из глубоких слоев. Почва, пропущенная через кишечник червей, называется копролитом, который обладает лучшей структурностью.

В некоторых районах Земного шара в влажных почвах, богатых растительными остатками, обычными являются мелкие беловатые черви - личинки или личинки 5-10 мм. В пресных стоячих водоемах можно увидеть червей-трубочников или красных червей с длинными щетинками. Дождевые черви и трубочники питаются растительными остатками в почве, играют

важную роль в почвообразовательных процессах. Пресноводные черви питаются взвешенными органическими остатками и имеют существенное значение в очистке вод.

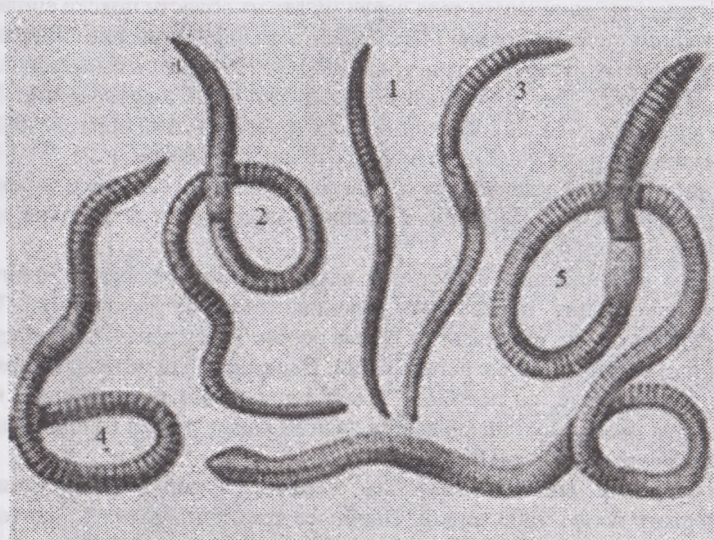


Рис.110. Часто встречаемые дождевые черви из семейства Lumbricidae: 1-четырехгранный червь (*Eiseniella tetraedra*), 2—зловонный червь (*Eisenia fetida*), 3-желтовато-зелёный червь (*Allofora chlorotica*), 4-красноватый червь (*Lumbricus rubellus*), 5-обыкновенный дождевой червь - выползок (*Lumbricus terrestris*).

Значение малощетинковых червей. Дождевые черви и энхитреиды, питаясь растительными остатками, участвуют в почвенных процессах. Прокладывая ходы, черви разрыхляют почву, улучшают ее аэрацию, обогащают ее гумусом. Красный калифорнийский червь был выведен учеными американского штата Калифорния в результате селекционной работы. Червь окрашен в насыщенный темно-красный (бордовый) цвет. Взрослая особь может достигать 9 см в длину. Продолжительность жизни червя составляет около шестнадцать лет. Его используют для производства биогумуса.

Пресноводные трубчатники тубифексы - грунтоеды имеют большое значение в биологической очистке водоемов. Они живут в вырытых в иле норах. Задняя часть их тела высовывается из ила и совершает колебательные движения, что облегчают их дыхание. Заглатывая грунт, они переваривают органические вещества и способствуют их минерализации. Пресноводные олигохеты играют существенную роль в питании рыб. Например, трубчатники,

образующие нередко плотные поселения на дне водоемов. Их часто специально размножают для кормления аквариумных рыб.

Мелкие беловатые кольчатые черви из семейства энхитреиды (Enchytreidae) длиной менее 10 мм часто встречаются во влажных почвах, богатых растительными остатками. Известно около 400 видов энхитреидов. Их плотность в почве может достигать 150-200 тыс. на 1 м². Энхитреид можно разводить в ящиках с почвой и использовать в качестве корма для аквариумных рыб и на рыбободных заводах.

Домашние задания Малошетинковые черви (С=51).

1. Чем характеризуются малошетинковые? А- голова обособлена от тела. Б- на голове мелкие щетинки, В-органы чувств хорошо развиты, Г- параподии отсутствуют. Д- голова не обособлена от тела. Е- на каждом сегменте по несколько пар щетинок. Ж- в передней части тела имеется поясok. З- кончик хвоста двураздельный.

2. Черты строения и размножение малошетинковых: А – гермафродиты, Б-раздельнополые, В-яйца откладывают в почву или в воду, Г- яйца откладывают в коконы, Д-развитие без метаморфоза. Е- развитие с неполным метаморфозом.

3. Черты адаптации червей к жизни в почве: А-головные выросты крупные, Б- головной отдел хорошо развит, В-голова конусообразная, Г – на сегментах тела сохранились по 4 пары щетинок. Д- кожа покрыта кутикулой, Е- кожа толстая, Ж- кожа покрыта слизью, З- кончик щетинок тела направлен назад, И-кожа тонкая, покрыта сетью капилляров. К- кончик щетинок направлен вперед.

4. Составьте парные ответы из частей тела и их значений: А- наружный вырост, Б- щетинки, В-кольцевые мышцы, Г-продольные мышцы, Д- вырост, Е-целом: 1- граничит целом, 2- облегчает движение и дыхание, 3- удлиняет тела, 4- в нем располагаются внутренние органы, 5- суживает тела, 6- является опорой при движении.

5. Расположите отделов пищеварительной системы в правильном порядке. А-зоб, Б- средняя кишка, В- пищевод, Г-желудок, Д-задняя кишка, Е- глотка.

6. Составьте парные ответы из отделов пищеварительной системы и их функций: А- глотка, Б-зоб, В- желудок, Г- средняя кишка, Д- тифлозоль: 1- измельчение пищи, 2- увеличение поверхности кишечника, 3- переваривание пищи, 4- высасывание пищи, 5- нейтрализация кислотности пищи.

7. Определите направление кровотока начиная от сердца: А- спинной сосуд, Б- брюшной сосуд, В- окологлоточные сосуды.

8. Чем характеризуется выделительная система малошетинковых? А- на каждом сегменте по одной пары, Б- открывается в полость кишечника, В- капиллы соединены между собой, Г- воронкой открывается в целом, Д- расширенная часть снабжена ресничками. Е- суженная часть снабжена

ресничками, Ж- расположены поперек тела, З- называются протонефридиями, И- называется почкой, К- называется метанефридием.

9. Отделы нервной системы расположите в порядке, начиная головной ганглии: А- подглоточный ганглий, Б- брюшные ганглии, В- надглоточный ганглий, Г- нервы отходящие от ганглиев, Д- около глоточное кольцо, Е- брюшная нервная цепочка.

10. Составьте парные ответы из видов и соответствующих им значений: А- Дождевой червь, Б- тубифекс, В- эйзения; 1- размягчает и обогащает почву гумусом, 2- используется для получения биогумуса, 3- выполняет роль биофильтра.

11. Определите систематическое положение дождевого червя от типа до вида: А- Oligochaeta, Б- lubricus, В- Clitellata, Г- terrestris, Д- Annelides.

12. Цифры на рисунке поперечный разрез червя замените следующими названиями: А- нервный ганглий. Б- продольные мышцы. В- тифлозоль. Г- кровеносный сосуд. Д- каналец метанефридия. Е- поперечные мышцы. Ж- воронка нефридия. З- щетинки. И- эпителий.

Класс Пиявки (Hirudinea)

Пиявки, в основном, паразиты, приспособлены к питанию кровью. Некоторые пиявки хищники, питаются мелкими животными: личинками насекомых и червями. Проглотят жертву целиком. Всего известно около 400 видов пиявок. Обитают, главным образом, в пресных водоемах, редко в морях и на суше. В тропических лесах Южной Америки, Юго-Восточной Азии встречаются древесные и почвенные пиявки, нападающие на теплокровных животных и человека. Пиявки, обитающие в воде, могут сосать кровь всех позвоночных животных, а также моллюсков, ракообразных, насекомых и червей.

Общая характеристика. Пиявки внешне отличаются от других кольчатых червей сплюснутым в спинно-брюшном направлении телом, наличием передней и задней присоски, отсутствием придатков и щетинок на теле. Передняя присоска окружает рот и состоит из четырех слившихся сегментов. Более крупная задняя присоска образована за счет слияния семи сегментов. При помощи присосок пиявки прикрепляются к телу жертвы. Анальное отверстие находится над задней присоской (рис.111). Сегментация тела пиявок гомономная. Количество сегментов тела у всех видов постоянно. Большинство видов имеет 33 (у видов отряда Acanthobdella 30) сегментов тела. Однако, у них внешние сегменты не сходятся с истинными внутренними сегментами. Каждому внутреннему сегменту соответствует 3-5 наружных сегментов.

Кожно-мускульный мешок и целом. Покров тела пиявок представлен однослойным эпителием, который выделяет на поверхности плотную кутикулу. Эпителий содержит много железистых клеток и пигментные клетки, определяющие окраску пиявок. Под эпителием располагаются кольцевые и

продольные мышцы (рис.112). У большинства пиявок целомическая полость заполнена паренхимой, и от него сохраняются лишь продольные лакунарные каналы. Полость тела полностью сохраняется лишь у примитивных щетинконосных пиявок. Плотные покровы и паренхиматозность защищают тело пиявок от высыхания и позволяют им выдерживать длительное пребывание на суше.

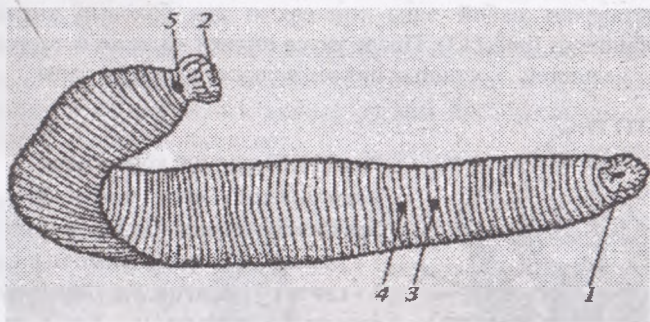


Рис. 111. Внешнее строение медицинской пиявки: 1-передняя присоска, 2-задняя присоска, 3-мужское половое отверстие, 4-женское половое отверстие, 5-анальное отверстие.

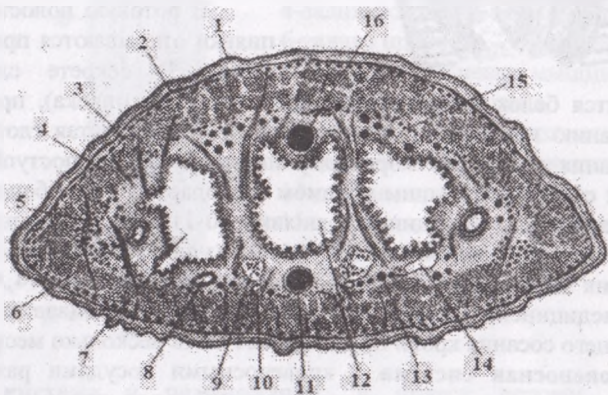


Рис.112. Поперечный разрез медицинской пиявки *Hirudo medicinalis* (по Петрушевскому): 1 - кожный эпителий, 2 - кольцевая мускулатура, 3 - диагональная мускулатура, 4 - продольная мускулатура, 5 - дорзо-вентральный пучок мускульных волокон, 6 - боковой лакунарный канал, 7 - боковой карман желудка, 8- нефридий, 9 - семенной мешок, 10-семяпровод, 11 - брюшной канал с брюшной нервной цепочкой, 12 - желудок, 13 - лакунарный канал, 14 - мочевого пузыря, 15 - ботрионидная ткань, 16 - спинной лакунарный канал.

Пиявки плавают, изгибая тело в вертикальной плоскости, или ползают по субстрату «шагающим» способом, попеременно присасываясь то передней, то задней присоской.

Пищеварительная система специализирована к сосанию крови. У хоботных пиявок имеется хоботок, а у челюстных пиявок в ротовой полости имеются три челюсти. С их помощью они прокусывают кожу жертвы. Челюсти представляют собой одна спинная и две боковых хитиновых пластинок с зубчиками (рис.113). После укуса пиявки на коже остается трех лучевой след от челюстей. У хищных пиявок челюсти редуцированы.

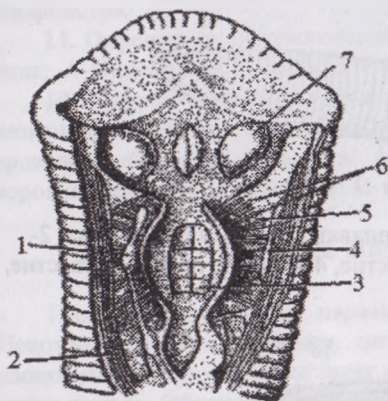


Рис.113. Передний конец тела медицинской пиявки, вскрытой с брюшной стороны (по Гертеру):

1 - ганглий, 2 - продольные мышцы, 3 - глотка 4 - лакуна, 5,6 - мускулатура глотки, 7 - челюсть.

В ротовую полость медицинской пиявки открываются протоки слюнных желез. В секрете слюнных желез

содержится белок - гирудин (от греч. гирудо - пиявка), препятствующего свертыванию крови в кишечнике пиявки. Мускулистая глотка служит для насасывания крови. По короткому пищеводу кровь поступает в желудок, который обладает большим объемом благодаря парным боковым карманам. Такие карманы у медицинской пиявки 10-11 пар. Переваривающий отдел средней кишки расположен между задними удлиненными карманами желудка. Кишечник заканчивается короткой задней кишкой (рис.114,А). Напившаяся крови медицинская пиявка в несколько раз увеличивается в объеме. До следующего сосания крови пиявка может жить несколько месяцев.

Кровеносная система с кровеносными сосудами развита только у низших щетинконосных и частично у хоботных пиявок. Такая замкнутая система имеет сходное строение с таковой у малощетинковых червей. У более высокоразвитых челюстных пиявок собственные стенки кровеносных сосудов редуцировано, и кровь течет по лакунам, возникшим вследствие зарастания целома с паренхимой. Лакуны две и они проходят по спине и брюшной стороне тела. У хоботных пиявок имеется лакунарная система и частично сохраняется кровеносная.

Дыхание пиявок осуществляется всей поверхностью тела. Только у некоторых морских пиявок по бокам тела имеются кожные жаберы.

Выделительная система. Метанефридии имеются только на средних сегментах тела. У медицинской пиявки 17 пар нефридиев. Воронки нефридиев

обращены в боковые лакуны целома. От воронки отходит слепо замкнутый канал, который образует расширение - резервуар. Из резервуара продукты обмена осмотически просачиваются в собственно нефридиальный канал и из него выделяются наружу.

Нервная система и органы чувств. Нервная система в виде брюшной нервной цепочки. У пиявок происходит частичное слияние ганглиев. Подглоточный узел состоит из четырех пар, а последний нервный узел из семи пар слившихся ганглиев. Бокаловидные органы являются органами химического чувства. Они расположены поперечными рядами на каждом сегменте. При их помощи пиявки чувствуют жертвы и нападают на него. На передних сегментах бокаловидные органы преобразованы в 1-5 пар глаз, которые различают только свет.

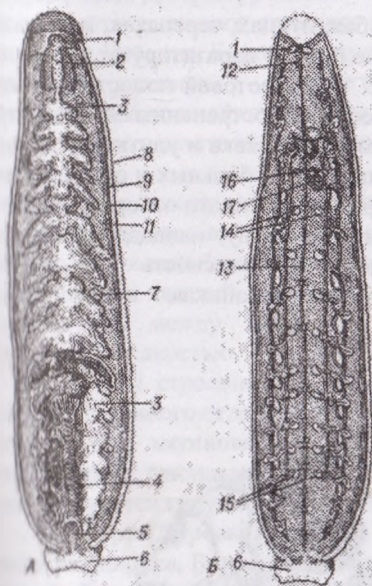


Рис. 114. Внутреннее строение медицинской пиявки.

А-строение кишечника;

Б-строение остальных внутренних органов.

- 1-челюсти, 2-глотка, 3- первая пара слепых карманов кишечника,
- 4-задняя кишка, 5-прямая кишка,
- 6-задняя присоска, 7- метанефридий,
- 8- кожа, 9- кольцевые мышцы,
- 10-продольные мышцы,
- 11- паренхима, 12- «мозг»,
- 13- брюшная нервная цепочка,
- 14-первая пара семенников,
- 15-последняя пара семенников,
- 16-яичник, 17-влагалище.

Половая система и размножение. У пиявок половая система гермафродитная. У медицинской пиявки в средней части тела расположены пять семенных мешков. Отходящие от них семявыносящие каналы по бокам тела сливаются в два семяпровода. В передней части тела каждый семяпровод образует клубочек, и затем сливаются в непарный семяизвергательный канал, который находится внутри совокупительного органа. Женские половые органы представлены одной парой яйцевых мешков, внутри которых заключена пара яичники. От яичников отходят яйцеводы, которые впадают в матку. Матка открывается во влагалище. Женское половое отверстие находится на брюшной стороне тела позади мужского (рис.114, Б).

У пиявок внутреннее оплодотворение. Кокон с яйцами откладывается на дно водоема или в почву. Кокон образуется из выделений кожных желез на 9-11-м сегментах, которые соответствуют пояску малощетинковых. Развитие без метаморфоза.

Систематика пиявок. Класс пиявок подразделяется на подклассы Древние, или Щетинконосные пиявки (*Archirudinea*) и Настоящие пиявки (*Euchirudinea*). Представители первого подкласса паразитируют на лососевых рыбах. Они сочетают признаки пиявок и малощетинковых червей. В частности, у них на переднем конце тела вместо присоски сохраняются крючкообразно загнутые щетинки, которые совместно с задней присоской служат для прикрепления к телу хозяина. Подкласс *Euchirudinea* подразделяется на отряды Хоботные (*Rhynchobdellea*) и Безхоботные пиявки (*Arhynchobdellea*).

Хоботные пиявки паразитируют на рыбах, птицах, черепахах, лягушках, на моллюсках и ракообразных. Безхоботные пиявки паразитируют только на позвоночных животных или хищничают. У них в ротовой полости развиты челюсти. Из челюстных пиявок наиболее распространенными являются медицинская пиявка (*Hirudo medicinalis*), конская пиявка и улитковая пиявка (рис.115). В природе пиявки чаще всего нападают на больных и ослабленных животных, поэтому играют роль как фактора естественного отбора. Вместе с тем пиявки могут наносить вред рыбному хозяйству, нападая на молодых разводимых рыб. Конская пиявка представляет опасность для многих домашних животных. Во время водопооя пиявки проникают в носоглотку, гортань и могут вызвать удушье.



Рис 115. Различные пиявки. А, Б- медицинская пиявка (вид со спинной и брюшной стороны), В - пиявка клепсина, Г - ложноконская пиявка, Д -рыбная пиявка, Е- рыба пораженная рыбной пиявкой.

Медицинскую пиявку специально разводят в медицинских целях, их используют против гипертонии. В тропических районах земного шара

обитает наземные древесные и почвенные пиявки, нападающие на человека и животных. Водные пиявки могут напасть на людей, работающих на рисовых полях.

Домашние задания. Пиявки (С=60)

1. Чем характеризуется строение пиявок? А-хорошо развит головной отдел тела, Б-тело несколько сплющено, В- число колец одиноков у всех видов, Г- внешние кольца не соответствуют внутреннему, Д- у низших имеются щетинки, Е- у низших сохранены параподии, Ж- все пиявки имеют присоски, З- все виды паразиты.

2. Черты внутреннего строения пиявок. А- у многих пиявок целом частично редуцирован, Б-полость тела первичная, В- целом у всех пиявок редуцирован, Д-гермафродиты.

3. Черты внешнего строения медицинской пиявки: А- распространен на Кавказе и Украине, Б- ротовая присоска впереди тела, В- на теле сохранились несколько щетинок, Г- внешне тело состоит более 100 колец, Д- задняя присоска на брюшной стороне тела, Е- Кожа пропитана твердым кальцием. Ж- Кожа покрыта плотной кутикулой, З- под кутикулой находятся слизистые железы.

4. Черты внутреннего строения пиявок: А- целом редуцирован, Б- в целом находятся внутренние органы, В-внутренние кольца 33, Г- число внутренних колец больше наружных, Д-числа внутренних и наружных колец равны, Е-на каждый внутренний колец приходится 3-5 наружных. Ж- промежутки между органами заполнена паренхимой, З-полость тела заполнена жидкостью.

5. Черты строения органов пищеварения медицинской пиявки: А-рот впереди головного отдела, Б- рот в углублении ротовой присоски, В- в ротовой полости три хитиновых челюстей, Г- пищевод расширен, Д-в пищевод открываются слюнные железы, Е- слюна сворачивает кровь, Ж-в составе слюны имеется гирудин. З- пищевод имеет боковые расширения.

6. Черты строения средней кишки медицинской пиявки: А- передняя часть расширена, Б- передняя часть узкая, В- передняя часть состоит из двух ветвей, Г- передняя часть образует несколько пар боковых мешков, Д- кровь переваривается в передней части кишечника. Е- кровь переваривается в задней части кишечника.

7. Черты строения дыхательной и выделительной системы медицинской пиявки: А- дышат в основном кожными жабрами, Б- дышат через кожи, В- органы выделения протонефридии, Г- органы выделения не имеют воронок, Д- органы выделения метанефридии, Е- органы выделения 17 пар, Ж- воронки выделительного органа открываются в полость тела, З- выделительные воронки имеют реснички, И- реснички гоняют жидкость по канальцам, К- жидкость поступает в канальцы диффузно.

У пиявок внутреннее оплодотворение. Кокон с яйцами откладывается на дно водоема или в почву. Кокон образуется из выделений кожных желез на 9-11-м сегментах, которые соответствуют пояску малощетинковых. Развитие без метаморфоза.

Систематика пиявок. Класс пиявок подразделяется на подклассы Древние, или Щетинконосные пиявки (*Archirudinea*) и Настоящие пиявки (*Euchirudinea*). Представители первого подкласса паразитируют на лососевых рыбах. Они сочетают признаки пиявок и малощетинковых червей. В частности, у них на переднем конце тела вместо присоски сохраняются крючкообразно загнутые щетинки, которые совместно с задней присоской служат для прикрепления к телу хозяина. Подкласс *Euchirudinea* подразделяется на отряды Хоботные (*Rhynchobdellea*) и Безхоботные пиявки (*Arhynchobdellea*).

Хоботные пиявки паразитируют на рыбах, птицах, черепахах, лягушках, на моллюсках и ракообразных. Безхоботные пиявки паразитируют только на позвоночных животных или хищничают. У них в ротовой полости развиты челюсти. Из челюстных пиявок наиболее распространенными являются медицинская пиявка (*Hirudo medicinalis*), конская пиявка и улитковая пиявка (рис. 115). В природе пиявки чаще всего нападают на больных и ослабленных животных, поэтому играют роль как фактора естественного отбора. Вместе с тем пиявки могут наносить вред рыбному хозяйству, нападая на молодых разводимых рыб. Конская пиявка представляет опасность для многих домашних животных. Во время водопоя пиявки проникают в носоглотку, гортань и могут вызвать удушье.

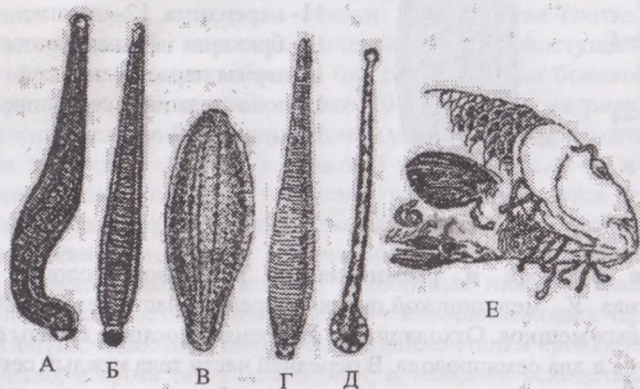


Рис 115. Различные пиявки. А, Б- медицинская пиявка (вид со спинной и брюшной стороны), В - пиявка клеписина, Г - ложноконская пиявка, Д - рыбная пиявка, Е- рыба пораженная рыбной пиявкой.

Медицинскую пиявку специально разводят в медицинских целях, и используют против гипертонии. В тропических районах земного шара

обитают наземные древесные и почвенные пиявки, нападающие на человека и животных. Водные пиявки могут напасть на людей, работающих на рисовых полях.

Домашние задания. Пиявки (С=60)

1. Чем характеризуется строение пиявок? А-хорошо развит головной отдел тела, Б-тело несколько сплющено, В- число колец одиноков у всех видов, Г- внешние кольца не соответствуют внутреннему, Д- у низших имеются щетинки, Е- у низших сохранены параподии, Ж- все пиявки имеют присоски, З- все виды паразиты.

2. Черты внутреннего строения пиявок. А- у многих пиявок целом частично редуцирован, Б-полость тела первичная, В- целом у всех пиявок редуцирован, Д-гермафродиты.

3. Черты внешнего строения медицинской пиявки: А- распространен на Кавказе и в Украине, Б- ротовая присоска впереди тела, В- на теле сохранились несколько щетинок, Г- внешне тело состоит более 100 колец, Д- задняя присоска на брюшной стороне тела, Е- Кожа пропитана твердым кальцием, Ж- кожа покрыта плотной кутикулой, З- под кутикулой находятся слизистые железы.

4. Черты внутреннего строения пиявок: А- целом редуцирован, Б- в целом находятся внутренние органы, В-внутренние кольца 33, Г- число внутренних колец больше наружных, Д-числа внутренних и наружных колец равны, Е-на каждый внутренний колец приходится 3-5 наружных. Ж- промежутки между органами заполнена паренхимой, З-полость тела заполнена жидкостью.

5. Черты строения органов пищеварения медицинской пиявки: А-рот впереди головного отдела, Б- рот в углублении ротовой присоски, В- в ротовой полости три хитиновых челюстей, Г- пищевод расширен, Д-в пищевод открываются слюнные железы, Е- слюна сворачивает кровь, Ж-в составе слюны имеется гирудин, З- пищевод имеет боковые расширения.

6. Черты строения средней кишки медицинской пиявки: А- передняя часть расширена, Б- передняя часть узкая, В- передняя часть состоит из двух частей, Г- передняя часть образует несколько пар боковых мешков, Д- кровь переваривается в передней части кишечника. Е- кровь переваривается в задней части кишки.

7. Черты строения дыхательной и выделительной системы медицинской пиявки: А- дышат в основном кожными жабрами, Б- дышат через кожи, В- органы выделения протонефридии, Г- органы выделения не имеют воронок, Д- органы выделения метанефридии, Е- органы выделения 17 пар, Ж- воронки выделительного органа открываются в полость тела, З- выделительные органы имеют реснички, И- реснички гонят жидкость по каналам, К- жидкость поступает в канальцы диффузно.

8. Уложите в порядок части нервной системы пиявок: А- брюшная нервная цепочка, Б- нервы органов, В- подглоточное нервное кольцо, Г- надглоточный ганглий, Д- брюшные нервные ганглии.

9. Органы чувств пиявок: А- бокаловидные органы, Б- пигментный красный глазок, В- глазки в виде желтых пятен, Г- бокаловидные глаза покрытые темным пигментом.

10. Черты кровеносной системы медицинской пиявки: А- сосуды находятся над кишечником, Б- стенки сосудов редуцированы, В- сосуды расположены в лакунах, Г- функции кровеносных сосудов выполняют лакуны, Д- имеется две боковых, по одному спинной и брюшной лакуны, Е- по одному боковой и спинной, два брюшные лакуны, Ж- роль сердца выполняют брюшные лакуны, З- роль сердца выполняют боковые лакуны.

11. Составьте парные ответы из терминов и их содержаний: А- лакуны, Б- бокаловидные органы, В- боковые мешки, Г- гирудин, Д- ганглии: 1- вещество препятствующее свертыванию крови, 2- скопление нервных клеток, 3- каналы из остатков целома, 4- орган химического чувства, 5- места хранения крови.

12. Как размножается медицинская пиявка? А- оплодотворение внешнее, Б- оплодотворение внутреннее, В- кокон откладывает под воду или на берег, Г- яйца развиваются в матке, Д- из кокона выходит ложноличинка, Е- развитие с метаморфозом, Ж- продолжительность жизни 5 лет, З- продолжительность жизни 20 лет.

13. Составьте парные ответы из пиявок и их свойств: А- медицинская, Б- ложноконская, В- туркистанская, Г- щетинконосные, Д- челюстные, Е- цейлонская: 1- высоко организованные, 2- низшая пиявка, хищник, 3- встречается на Кавказе и Украине, 4- распространен в Средней Азии, хищник, 5- кровососы млекопитающих и человека, 6- ведет наземный образ жизни.

ТИП МОЛЛЮСКИ (MOLLUSKA)

Мягкотелые, или моллюски - одна из наиболее богатых по числу видов разнообразию форм группа первичноморских животных, известная уже в докембрия. В состав моллюсков входит около 130 000 современных видов, большинство составляют брюхоногие (улитки) и двусторчатые (ракушки). Наиболее высокоорганизованными и физиологически совершенными являются головоногие моллюски. Другие группы моллюсков относительно невелики, однако их строение весьма оригинально. Среди моллюсков есть гиганты: у кальмаров рода *Architeuthis* туловище достигает 6,6 м в длину, щупальца вытягиваются на 18 м - это самые большие из современных беспозвоночных животных. Однако большинство видов малы по величине. Самые мелкие виды моллюсков с длиной тела менее 1 мм относятся к *Aplacophora*. Среди ракушек и улиток также имеются виды размером с

Таким, например, семейство Microhedylidae (заднежаберные брюхоногие, caudofoveata), обитающие между песчинками морского грунта.

Моллюски населяют самые различные местообитания и отсутствуют только на постоянных льдах горных вершин и полярных областей. Большинство видов моллюсков обитают в море, а несколько групп вообще исключительно морские (Aplousophora, Polyplousophora, Monoplousophora, Cephalopoda, Certhiropoda). Двустворчатые моллюски живут не только в море, но и в пресных водоёмах, а некоторые даже во влажной почве (несколько видов Puzosia). Гастроподы успешно завоевали сушу, некоторые лёгочные моллюски могут существовать даже в пустынях. Море заселено моллюсками до значительных глубин, причём с глубиной растёт доля хищных видов. Очень часто видовой состав таких морских местообитаний как коралловые рифы и прибрежный пояс, а также примыкающие зоны, как со стороны моря, так и со стороны суши. Там обитают, в частности, те переднежаберные гастроподы (Cephalopoda), которые способны выдерживать резкие колебания условий среды. Удивительным было открытие моллюсков как существенного элемента фауны глубоководных гидротермальных источников.

Моллюсками питается множество других животных - иглокожие, рыбы, ракообразные и млекопитающие. Массы плавающих в толще воды (Gymnosomata, Nauplius) потребляются усатыми китами. Моллюски играют важную роль как промежуточные паразитов (например, как промежуточные хозяева паразитических сосальщиков). Человеком ценится мясо Haliotis (морское улитка), Pecten (марикультура), устриц, многих других ракушек и улиток.

Раковины многих моллюсков, особенно красивые и причудливые, с древних времён являются объектом человеческой страсти к коллекционированию и торговли редкостями. Очень большую ценность имеет жемчуг, причём в торговле увеличивается доля жемчужин из марикультуры. Жемчужина в производстве жемчужниц принадлежит Японии, где годовой объём производимого жемчуга составляет несколько сотен миллионов долларов. Марикультуры жемчужниц существуют на других тропических побережьях. Из перламутрового слоя раковин изготавливаются пуговицы, бусы, ювелирные украшения, предметы культа. В древности из секрета муцинообразной железы брюхоногого моллюска пурпуры (Muricidae) получали краску, однако ныне это не имеет практического значения, поэтому на смену пурпуре пришли синтетические красители.

Моллюски характеризуются следующими основными признаками:

1. Большинство билатерально-симметричные животные, за исключением брюхоногих моллюсков, у которых более или менее резко выражена асимметрия.

2. Тело не имеет метамерного строения и разделяется на три отдела: голова (отсутствует у двустворчатых моллюсков), туловище (у многих в виде мантийной полости) и ногу.

3. Большинство моллюсков имеет раковину. Раковина разного строения. Раковина состоит из трех слоев. Наружный слой раковины (периостракум)

- конхиолиновый. Средний слой (остракум) - фарфоровидный, состоит из углекислого кальция. Внутренний слой (гипостракум) - перламутровый, образован листочками (пластинками) из углекислого кальция. Раковина - продукт выделения мантии.

4. Между мантией и телом находится мантийная полость. Органы, расположенные в мантийной полости (жабры, органы химического чувства осфрадии) или открывающиеся в нее (отверстия почек, задней кишки, полового аппарата), составляют мантийный комплекс органов.

5. Тело покрыто однослойным эпителием со слизистыми и белковыми железами.

6. Мускульный мешок отсутствует, развита специализированная мускулатура.

7. Моллюски — вторичнополостные животные, с неметамерным остаточным целомом.

Внешнее строение моллюсков. Тело моллюсков состоит по основному плану строения (рис. 116) из двух функциональных частей: цефалоподия (голова + нога) и висцеропаллия (внутренностный мешок с мантией). Цефалоподий лежит вдоль продольной оси тела и отвечает за локомоцию и контакт со средой. Висцеропаллий вмещает внутренности и (вместе с мантией, или паллием) обеспечивает защиту тела, особенно его спинной стороны.

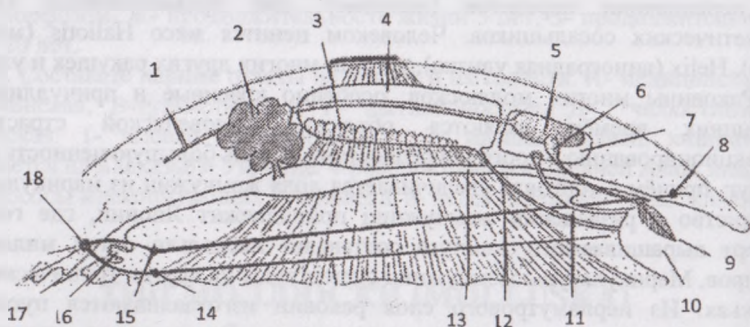


Рис.116. Схема организации раковинных моллюсков. По Gutting (1974. 1-аорта, 2-печень, 3-гонады, 4-гоноцель, 5-желудочек сердца, 6-предсердие, 7-перикард, 8-висцеральные ганглии, 9-жабра, 10-мантийная полость, 11-выделительная система, 12-гонодукт, 13-кишка, 14-педальный ганглий, 15-плевральный ганглий, 16-радула, 17-рот, 18-церебральный ганглий.

Разнообразие морфологических форм моллюсков происходит за счет разнообразия соотношений цефалоподия и висцеропаллия. Несмотря на все различия, моллюски имеют очень много общих черт, которые четко отличают их от всех других животных. В основе моллюски двусторонне-симметричные организмы, однако у них выражена тенденция к асимметрии, которая у брю-

коногих охватывает всё тело, а у других моллюсков ограничена некоторыми внутренними органами.

В голове находится центральная нервная система, иннервирующей передней части тела. Наряду с механо- и хеморецепторами, многие моллюски обладают и светочувствительными органами. На голове всегда есть рот. Однако другие органы могут быть сильно редуцированы (например, у двусторчатых или паразитических улиток).

Нога состоит в основном из мускулатуры и заполненных жидкостью лакун, которые при движении действуют как антагонисты друг - друга. Кроме того, в ноге имеются соединительная ткань, нервы, железы, и наружный эпителий. Мышечные волокна образуют трёхмерное переплетение, делая возможным разнообразную локомоцию. У подвижных моллюсков внутренние органы собраны в спинном внутренностном мешке.

С помощью ноги моллюски ползают, зарываются или плавают, причём разными способами. Скользящее движение мелких и лёгких видов обеспечивается биением ресничек подошвы ноги (водная лёгочная улитка *Littoraea peregra*). Более тяжёлые моллюски ползают за счёт волн мышечных сокращений, которые пробегают по подошве либо сзади наперёд, либо спереди назад. Во многих группах на ноге есть боковые расширения или лопасти («параподии»), которые служат для плавания -при этом их разнообразные движения часто поддерживаются изгибаниями всего тела (например, крылоногих и морских зайцев). У роющих видов нога уплощена (Gastropoda) или в виде утолщенного языка, которым животное может зарываться в грунт (Bivalvia). Наиболее сильно преобразована нога у голоногих, где она служит не только как эффективный двигательный орган, но и также для захвата добычи. Моллюски, живущие при сильном течении прикрепляются к твёрдому субстрату широкой подошвой за счёт клейкой слизи и присасывания.

Дорсальный эпителий вместе с подлежащей соединительной тканью, мышцами, чувствительными клетками, железами и нервами образует особое функциональное подразделение-мантию. Мантия создаёт защитное покрытие тела в виде твёрдых шипов, чешуй, пластин, раковин. С боковых сторон мантия выдаётся над внутренностным мешком в виде мантийного края, с внутренней стороны которого имеется мантийная борозда. У большинства моллюсков мантийная борозда расширяется в мантийную полость. В мантийную полость открываются пищеварительная, выделительная и половая системы. В ней находятся жабры, органы химического чувства (осфрадии) и железы.

Внутреннее строение. *Титичные жабры* моллюсков - ктенидии. Они состоят из опорного стержня и расположенных по его обеим сторонам лепестков, на которых происходит газообмен. В стержне проходят вносящий и выносящий кровеносные сосуды. Наличие только одной пары ктенидиев в мантийной борозде расценивается как исходное состояние, как например, у Gastropoda, Protobranchia и Coleoidea (рис.115). В процессы

эволюции жабры изменялись многократно - умножались, редуцировались или замещались вторичными дыхательными органами.

У водных видов ресничный эпителий мантийной полости и жабр образует поток воды, который служит, прежде всего, для дыхания. Кроме того, выделяемые жабрами слизи захватывает взвешенные частицы и удаляет из мантийной полости. У многих водных моллюсков жабры перехватывая пищевых частиц из воды, участвуют в питании.

Внутренностный мешок представляет собой грыжеобразный вырост на спинной стороне тела, где помещается большинство внутренних органов. Особенно хорошо выражен внутренностный мешок у *Gastropoda*, *Cephalopoda* и *Scaphopoda*.

Целом ограничен небольшими полостями (кроме головоногих моллюсков), это перикард, полости гонад и части выделительной системы. В перикард открываются ресничными воронками два метанефридия, которые у высших моллюсков функционально замещаются железистыми выделительными органами.

Внутренние органы плотно окружены и стабилизированы соединительной тканью, мышечными тяжами и кровеносными лакунами. Внутренних жёстких опорных элементов у моллюсков нет, то всё тело у них подвижно и меняет свою форму за счёт частичных изменений внутреннего давления в результате антагонистического действия мышцы - мышцы или мышцы - внутренняя жидкость.

Кишечник (рис.117) моллюсков относительно прост и состоит ротового отверстия, буккальной (ротовой) полости, фаринкса (глотки), пищевода, желудка, средней кишки и задней кишки с анусом. Кишка проходит либо почти прямо через тело (*Aplousophora*), либо закручена петлями перед терминальным анусом, либо образует крутой поворот с перемещением ануса ближе к голове (*Gastropoda*, *Cephalopoda*, *Scaphopoda*). Моллюски своим широким распространением и большим числом видов освоили самые разные источники питания.

Важнейшим устройством для добывания, обработки и глотания пищи является тёрка (радула). Она чаще всего состоит из продольной мембраны, в которой укреплены менее или более многочисленные зубцы, образующие продольные и поперечные ряды. Зубцы содержат хитин и твёрдые минеральные соли. Радула может выдвигаться изо рта на хорошо развитом мускулистом валике или языке и, соскабливать из субстрата обрастание. По мере стирания передних зубцов, сзади них вырастают новые ряды. У двусторчатых моллюсков радулы нет, они питаются преимущественно за счёт фильтрации.

В ротовой полости пища перемешивается с секретом слюнных желёз. Основное место пищеварения и всасывания - железы средней кишки, которые соединяются с желудком и часто составляют значительную часть объёма внутренностного мешка.

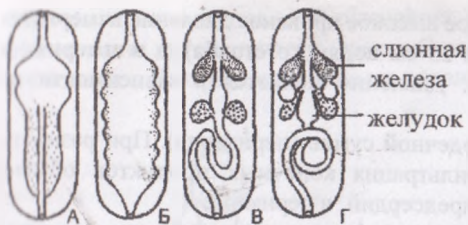
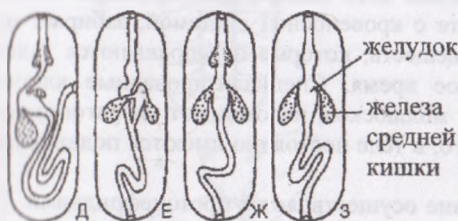


Рис.117. Схема
кишечного тракта в
разных таксонах
моллюсков:

А - Caudofoveata.
Б - Solenogastres.
В - Polyplacophora.
Г - Monoplacophora.
Д - Gastropoda.
Е - Cephalopoda.
Ж - Scaphopoda.
З - Bivalvia.
(По Salvini-Plawen
(1988), с
изменениями).



Некоторые тропические виды брюхоногих и двустворчатых моллюсков содержат в своём теле симбиотические водоросли или хлоропласты и при дефицита углерода и азота используют продукты их ассимиляции как дополнительные источники углеводов и аминокислот. Древоточцы (Teredinidae) усваивают бедную азотсодержащими веществами древесину также благодаря симбиотическим бактериям, которые восполняют это недостаток. У гидротермальных источников и в гнилом иле могут существовать некоторые виды двустворчатых и брюхоногих моллюсков, в лабрах которых есть специальные клетки бактериоциты с бактериями внутри. Бактерии и их хозяева-моллюски используют энергию, освобождающую при окислении сульфидов.

Кровеносная система моллюсков в принципе незамкнутая, однако, во многих группах выражена тенденция к развитию замкнутой системы. Кровеносная система наиболее близка к замкнутому типу у головоногих и некоторых брюхоногих.

Сердце располагается в задней части спинной стороны тела над задней кишкой. Оно состоит из одного желудочка и одного-четырёх предсердий. Число которых связано с числом жабр. От желудочка идёт одна аорта вперёд к голове и одна аорта назад к внутренностному мешку. От аорты отходят артерии. Последние переходят в лакуны. Далее кровь собирается в синус и, частично протекает через жабры. После этого кровь снова через предсердия попадает в желудочек сердца.

Кровь моллюсков (или гемолимфа) часто содержит дыхательные пигменты (гемоцианин, реже гемоглобин) и разные типы кровяных клеток. Кровь составляет примерно 60-80% массы мягкого тела (без раковины) у

Gastropoda и 50-60% у Bivalvia. Самое высокое кровяное давление измеряется в желудочке (у Anodonta 5, у Helix 25 см водяного столба), а в артериях и перикарде давление самое низкое. Давление меняется в зависимости от движений тела.

Сердце помещается в околосердечной сумке (перикарде). При разности давления осуществляется ультрафильтрация конечных продуктов обмена (экскретов) из сердца, особенно из предсердий, в перикард.

Выделительная система с парой метанефридиев начинается в перикарде и дальше продолжают каналом в мантийную полость. На этом пути в канале за счёт вторичного всасывания (реабсорбции) и секреции формируется вторичная моча. У многих моллюсков есть экскреторно активная ткань, которая, находясь в тесном контакте с кровеносной системой, забирает из крови конечные продукты обмена веществ, которые переправляются далее или запасаются на какое-то долгое время. Специализированные клетки (атроциты), запасющие экскреты у моллюсков, напоминают хлорогенные клетки кольчатых червей. Кроме того, в теле постоянно имеются подвижные фагоциты, собирающие отходы.

У личинок моллюсков выделение осуществляется протонефридиями. У взрослых терминальные клетки отделяются, и на их месте образуется нефростом. Выводной канал остаётся, один из его участков превращается в нефридиальный пузырь.

Нервная система (рис.118) в пределах моллюсков демонстрирует все стадии структурной и функциональной дифференцировки и усложнения. Нервные стволы имеются у Aplacophora, Polyplacophora и Monoplacophora, а также в виде pedalных стволов у Archaeogastropoda или в виде pedalных и висцеральных коннективов у Nautilus. У всех моллюсков отдельных частях тела есть ганглии. У Aplacophora есть парный церебральный ганглий; у Polyplacophora и Monoplacophora окологлоточное кольцо с ганглиями, а также латеральные и висцеральные коннективы.

У Conchifera имеются парные церебральные, pedalные, плевральные, а часто также и висцеральные ганглии. Церебральные ганглии координируют сложные реакции. Другие ганглии имеют определённые области действия и могут дополняться вторичными ганглиями, выступающими как локальные рефлекс-центры (например, буккальные ганглии в районе ротовой полости).

Помимо униполярных нейронов, составляющих большинство, есть более редкие биполярные и мультиполярные нервные клетки, а также гигантские нейроны, например, в брюшном ганглии Aplysia (1 мм в поперечнике). Нейросекреторные клетки локализованы преимущественно в церебральных, плевральных и висцеральных ганглиях.

Широко распространена кожная чувствительность к свету. У Aplacophora, Monoplacophora и Scaphopoda специальных фоторецепторов нет. У Polyplacophora есть эстеты, своеобразные органы чувств в наружном слое раковины. У Gastropoda и Cephalopoda имеются головные глаза самой разной степени сложности. У некоторых двусторчатых моллюсков (Pecten) есть

глаза по краю мантии. Polyplacophora и Conchifera могут воспринимать изменения в интенсивности света. Самые совершенные глаза имеются у головоногих. Доказана способность опознавать форму предметов у Coleoidea.

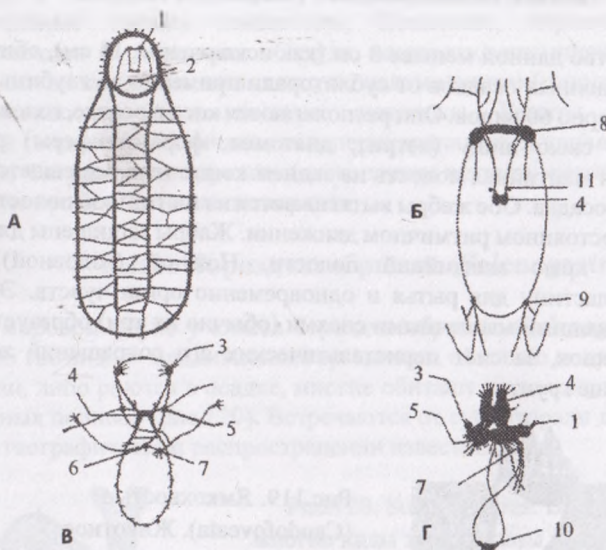


Рис. 118. Нервная система моллюсков. А - Polyplacophora (Chiton). Б - Bivalvia (Nucula). В - Archaeogastropoda (Patella). Г - Neogastropoda (Buccinum): 1-9- ганглии (1-буккальный, 2-субрадулярный, 3-церебральный, 4-педальный, 5-плевральный, 6- супраинтестинальный, 7-субинтестинальный, 8-цереброплевральный, 9- висцеропариетальный, 10- висцеральный), 11-статоцист (из Весхайде и Ригер).

Статоцисты образуются у Conchifera как впячивания эктодермы, замыкающиеся в пузырьки. Статоцисты иннервируются от церебральных ганглиев, хотя расположены около педальных ганглиев. Пузырёк статоциста изнутри выстлан рецепторным эпителием, в жидкости внутренней полости находятся известковые статолиты. У моллюсков широко распространены механорецепторы. Многие моллюски могут воспринимать изменения в гидростатическом давлении, температуре воды, магнитных и электрических полях.

Классификация моллюсков. По поводу систематики моллюсков существуют различные мнения. Обычно выделяют 8 классов современных и 2 класса ископаемых классов. Классы Ямкохвостые (Caudofoveata) и Бороздчатобрюхие (Solenogastres) в старых работах объединяются в класс Беспанцирные моллюски (Aplacophora). В русскоязычной литературе выделяются подтипы Боконервные (Amphineura), объединяющий панцирных

и беспанцирных моллюсков, и Раковинные (Conchifera), включивший остальных классов.

Класс Ямкохвостые (Caudofoveata)

Большинство длиной меньше 3 см (как исключение, 14 см), обитающих в верхнем слое донных осадков от сублиторали примерно до глубины 2200 м (рис.119). Примерно 60 видов. Они располагаются косо в осадке, головой вниз, где подбирают свою пищу (детрит, диатомеи, фораминиферы) радулой. Колоколовидная мантийная полость на заднем конце тела помещается прямо на поверхности осадка. Обе жабры вытягиваются из мантийной полости и находятся в постоянном ритмичном движении. Жабры защищены длинными спикулами по краю мантийной полости. Ножной (головной) щиток представляет пластину для рытья и одновременно орган чувств. Эпителий вместе с подлежащими мышечными слоями (обычно их три) образует кожно-мышечный мешок, за счёт перистальтических его сокращений животное двигается в толще грунта.



Рис.119. Ямкохвостые (Caudofoveata). Животное зарывается головой в мягкий осадок, выставляя над поверхностью грунта задний кончик тела с жабрами. Из Edlinger (1991)

Нервная система состоит из двух пар нервных тяжей, которые в передней трети соединены комиссурами, а на заднем конце связаны над задней кишкой одной супраректальной комиссурой. Над передней кишкой расположен церебральный ганглий, состоящий из двух слившихся частей. Другие меньшие ганглии иннервируют определённые органы в области передней кишки и мантийной полости. Глотка охвачена парой буккальных конических зубов. Сенсорные клетки имеются на ножном щитке и в чувствительном органе на спинной стороне мантийной полости.

В переднюю кишку открывается несколько пар желёз. Радула состоит из одного поперечного ряда зубов. От короткой средней кишки вентрально отходит относительно большая непарная мешковидная печень. В её стенках печени имеются клетки, секретирующие ферменты. Печень — центральный орган пищеварения. Задняя кишка открывается вентрально анальным отверстием в мантийной полости.

Кровеносная система незамкнутая. Сердце как бы впячено в перикард с дорсальной стороны, и состоит из желудочка и предсердия. Гемолимфа по перикарду поступает в головную область, далее по лакунам, в основном брюшной стороны, к жабрам и оттуда возвращается к сердцу. Специальные выделительные органы неизвестны. Возможно, первичная экскреция осуществляется в перикарде. Оттуда жидкость, насыщенная конечными продуктами метаболизма, выводится по целомодуктам (гонодуктам).

Низкокостные раздельнополые животные. Гаметы из дорсальной стороны гонады по ресничным гоноперикардиальным каналам поступают в перикард. Оттуда по гонодуктам и выводящим путям в мантийную полость и в море, так происходит оплодотворение.

Класс Бороздчатобрюхие (Solenogastres)

В мировой фауне у класса бороздчатобрюхие (Solenogastres) имеются примерно 180 видов - медлительные организмы, они либо ползают по выделяемой слизи, либо роются в осадке, многие обитают на колониях коралловых и губчатых животных (рис. 120). Встречаются от сублиторали до глубины 4000 м, но их географическом распространении известно мало.

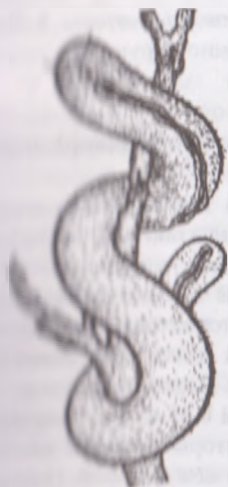


Рис. 120. Solenogastres. В то время как многие виды этой группы живут свободно в донном осадке, другие обитают как эпибионты на гидрополипах, альционариях и кораллах. Из Edlinger (1991).

Длина тела бороздчатобрюхих от нескольких миллиметров, редко до 30 см. Тело продолговатое, круглое на поперечном срезе, с продольным медиовентральным углублением (брюшная борозда), где имеются реснички. У нескольких родов в борозде имеется рудимент ноги в виде продольной складки. Мантийная полость расположена субтерминально, жабр нет, но у некоторых видов в ней имеются складки, видимо, участвующие в дыхании. В мантийной полости имеются известковые шипы и известковые чешуи. Под кутикулой имеется слой поперечно-мускульный мешок, с брюшной стороны он часто редуцирован. В брюшной борозде расположено много желёз, выделяющих слизь, по которой животное скользит с помощью ресничек. Большое количество желёз имеется также в области передней кишки. У некоторых видов она преобразована в помпу для высасывания гидроидных животных или для сбора объектов с субстрата. Радула у многих видов

двурядная, её зубы могут схватывать жертву, как щипцы. Примерно у одной трети известных видов радула полностью редуцирована. Пищеварение происходит в средней кишке. Нет ни желез средней кишки, ни выделительных органов. В фекалиях обнаружены клетки нефроциты, выводящие из тела мочевую кислоту и пигментные гранулы. Кровеносная система в принципе такая же, как у *Caudofoveata*.

Бороздчатобрюхие гермафродиты с парными дорсомедианными гонадами. Половые клетки попадают в перикард, а оттуда по гонодуктам в мантийную полость. У молодых особей (функциональных самцов) гонодукты могут выворачиваться и использоваться как копулятивные органы. В боковых стенках мантийной полости имеются стилеты, которые, наверное, действуют для стимуляции полового партнёра, как любовные стрелы у лёгочных моллюсков. Оплодотворение как будто всегда внутреннее. За неравномерным спиральным дроблением следует гастрюляция по способу иммиграции. Эмбрион окружается чехлом из крупных покровных клеток и развивается в перикалимму (как у *Protobranchia* и некоторых *Scaphopoda*). У других видов появляется личинка, подобная трохофоре, а у соленогастров с выводковой камерой в мантийной полости - упрощённая перикалимма. В ходе метаморфоза личинка вытягивается по главной оси тела, при этом рот и анус занимают субтерминальное положение.

Один из представителей бороздчатобрюхие - *Neomenia carinata*, 8-20 мм. спинная сторона с килем, живет на песчаном и заиленном грунте в Северном море, Северной Атлантике и Средиземном море.

Класс Панцирные моллюски или Хитоны (*Polyplacophora*)

Исключительно морские, в основном живут на твёрдых каменистых и скалистых грунтах мелководий, однако некоторые виды обитают на больших глубинах, до 4000 м. Из примерно 900 современных видов наибольшее разнообразие обнаруживается в районе Австралии. В течение дня животные спокойно сидят на одном месте, а в сумерках становятся активными. Ползание осуществляется посредством пробегающих спереди назад волн мышечных сокращений по широкой подошве ноги и облегчается выделением слизи.

Тело овальное или удлинённо-овальное (длиной 0,45-43 см) покрыто на спине восемью пластинами раковины (рис.121), которые обычно налегают друг на друга, как черепица, и подвижно соединены между собой. Пластины характерным образом структурированы и разделены на поля, а нередко и сильно пигментированы. Раковина окружена по периферии поясом (перинотум), у некоторых видов перинотум покрывает раковину, частично или полностью. Хитоны настолько крепко прикрепляются к твёрдому субстрату своей большой подошвой, что противостоят даже сильному прибою. Голова на брюшной стороне под раковинной и отделена бороздой от ноги. Вентрально голова и нога окружены мантийным жёлобом, где по бокам до 88 двуперистых жабр.

Самые большие жабры находятся ближе к выделительным отверстиям, вперёд и назад они становятся меньше. Число жабр слева и справа может различаться, а также может зависеть от возраста.

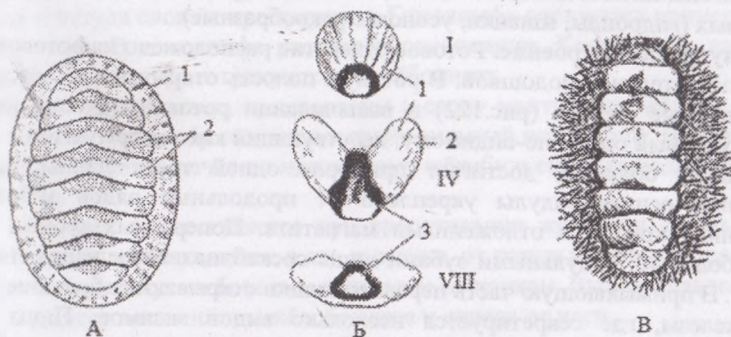


Рис. 121. Polyplacophora. А-хитон *Chaetopleura apiculata*, достигающий в длину всего несколько сантиметров, обычен на Атлантическом побережье Америки. 1-поясок (перинотум), 2-пластинки. Б-пластинки раковины хитона *Chelonicina*. I, IV и VIII номера пластинки, 1-артикуламентум, 2-вставочный придаток, 3-тегментум. В-хитон с спикулами на пояске (по Рупперту).

У современных видов пластины раковины состоят из нескольких удлиненных слоёв: тегментума, артикуламентума и, в местах прикрепления мускулов-ретракторов, гипостракума. Тегментум пронизан ветвящимися каналами, внутри которых имеются мантийный эпителий и перны. У наружных отверстий этих каналов на поверхности раковины находятся чувствительные органы-эстететы. В маленьких отверстиях (порах) имеются одиночные сенсорные клетки (микроэстететы), в больших же отверстиях помещаются макроэстететы, состоящие из многих рецепторных элементов, или микро- и макроэстететы вместе. У тропических видов, в первую очередь, макроэстететы дифференцированы в раковинные глаза с линзой и сетчаткой, они могут быть многочисленными и располагаться в правильном порядке.

Артикуламентум на II-VIII пластинах образует, помимо прочего, шаровидные отростки апофизы, вставленные под задний край передней пластины. С боковых сторон пластины укреплены в перинотуме. Кутикула перинотума по краям раковинных пластин уплотнена (задублена) отложениями хитона и пронизана известковыми спикулами и чешуями, состоящими из кристаллов CaCO_3 , и пигментных гранул. У некоторых родов (*Muralia*) на перинотуме есть изогнутые хитиновые волоски. Все эти образования создаются группами специализированных эпидермальных клеток. Полоски содержат сенсорные дендриты и связаны с кожными нервами.

Каждая из восьми раковинных пластин соединена с ногой двумя периферическими парами мышц, сокращение которых превращает

ползательную подошву в присоску. Сильные продольные мышцы дают хитонам возможность сворачиваться, подобно мокрицам. Хитоны сворачиваются, если их отделить от субстрата.

Хитоны питаются обрастаниями, в основном растительными, с добавкой животных (гидроиды, мшанки, усоногие ракообразные).

Внутреннее строение. Ротовое отверстие расположено на ротовом поле перед ползательной подошвой. В ротовую полость открываются буккальные или слюнные железы (рис.122) в выпячивании ротовой полости имеется субрадулярный орган, по-видимому, действующий как хеморецептор.

Радула большая, достигает примерно одной трети длины тела. В базальной основе радулы укреплено 17 продольных рядов зубов, чьи вершинки укреплены отложениями магнетита. Поперечных зубных рядов часто более 40. Радульными зубами пища соскабливается и направляется в глотку. В примыкающую часть передней кишки открываются большие сахарные железы, где секретируется несколько видов энзимов. Пища далее транспортируется в мешковидный или грушевидный желудок, к которому присоединены неравные по величине доли печени, где запасаются пищевые вещества. Средняя и задняя кишка длинные, уложены петлями. Анальное отверстие на вершине сосочка позади ноги в мантийном жёлобе.

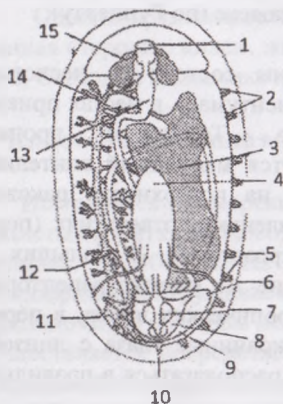


Рис.122. Схема внутренней организации хитона: 1-рот, 2- жабры, 3-лопасть печени, 4- гонада, 5-половое отверстие, 6-перикардальное отверстие, 7-желудок сердца, 8-перикард, 9-перикард, 10-анус, 11- выделительное отверстие, 12- перикардальный канал, 13-желудок, 14-нефридальный канал, 15-слюнные железы. Из Gotting (1974), с изменениями.

Нервная система в виде нервных тяжей, организованных по плану строения в окологлоточное кольцо, парные латеральные и вентральные коннективы. Многочисленные комиссуры соединяют контралатеральные коннективы. У нескольких видов выражены церебральные ганглии. Другие ганглии могут быть в буккальной и субрадулярной области. Простые органы осязания и химического чувства распределены по всему телу. Они сконцентрированы в осфрадиях в задней части мантийного жёлоба, в передних органах обоняния на чувствительных щупальцах, в субрадулярных органах и прежде всего в уникальных для животного царства органах эстетех, иннервируемых от латеральных тяжей.

Кровеносная система открытая. Сердце лежит под VII и VIII пластинами в уплотнённом перикарде (рис. 122). Оно состоит из трубковидного срединного желудочка и двух боковых предсердий. Желудочек спереди переходит в аорту, от которой ответвляются артерии. Гемолимфа по лакунам и синусам течёт к жабрам и оттуда снова к предсердиям. Гемолимфа составляет примерно 40% мягкого тела. В гемолимфе растворён гемоцианин. Кроме того, пигменты содержатся в отдельных гранулах и в амёбоцитах.

Жабры двуперистые, прикреплены к своду мантийного жёлоба. Биение ресничек эпителия жабр создает довольно сильный поток воды. Вода входит в мантийную полость, течёт по мантийному жёлобу и снова выходит на заднем конце тела.

Экскреция осуществляется при просачивании жидкости сквозь стенку предсердий в перикард, далее в его карманы, от которых начинаются каналы в продольно вытянутом боковом почечном мешочкам. Выделительное отверстие находится в мантийном жёлобе слева и справа от ноги.

Размножение и развитие. Большинство панцирные раздельнополые. Иногда парные гонады слиты друг с другом в одну (за исключением *Mutalochiton*), которая располагается ближе к спинной стороне, на уровне III-VI раковинных пластин. Парные гонодуks выводят гаметы из гонады наружу через правое и левое генитальные отверстия в мантийном жёлобе. Сперматозоиды обычно устроены просто («примитивный» тип), а ооциты окружены тремя оболочками, одна из которых (хорион) часто с шипами и выростами. У большинства видов наружное оплодотворение, но есть и яйцеживородящие виды. Есть хитоны, у которых яйца развиваются в мантийном жёлобе. Как правило, яйцо развивается свободно в воде до выхода свободноплавающей личинки трохофорного типа. Дробление полное, спиральное и поначалу почти равномерное. С восьмиклеточной стадии бластомеры уже сильно различаются по величине.

Представители. *Lepidopleurus asellus* (Lepidopleurida), до 20 мм, живёт в сублиторале Северного моря, чаще на раковинах двустворчатых моллюсков. *Lepidochitona cinerea* (Ischnochitonida), 22 мм, самый обычный хитон прибрежий Северного моря, живёт в литорале, на раковинах двустворчатых моллюсков, на камнях и скалах. Выражены абанальные жабры и осфрадии. Питается в поисках пищи не только ночью, но и днём. Самка откладывает примерно 1300 яиц. Многочисленные виды *Chiton* живут в тропических и субтропических морях. *Cryptochiton stelleri* (Acanthochitonida), 40 см длиной, самый большой хитон в мире. Кожистый перинотум полностью обрастает раковинными пластинами. Объект физиологических опытов.

Домашние задания: Ямкохвостые, Бороздчатобрюхие и Хитоны (С-39)

1. Чем характеризуется моллюски? А-тело заключено в раковине, Б- тело уплощено, В-голова отсутствует, Г-тело покрыто мантией, Д- пространство

между органами заполнено паренхимой, Е- органы расположены в полости тела.

2. Укажите слои покрова тела моллюсков (раковина с мантией) начиная с верхних слоев: А- фарфоровый слой, Б- перламутровый слой, В- конхиолин, Г- внутренний эпителий мантии, Д- наружный эпителий мантии, Е- средний слой мантии из соединительной ткани.

3. Чем характеризуется мантийная полость? А- мантийную полость находится между органами, Б- находится между мантией и телом, В- в мантийной полости находится нога, Г- в мантийной полости находятся жабры и органы чувств. Д- мантийная полость находится между раковиной и телом, Е- в мантийную полость открываются кишечник и половые протоки.

4. Чем характеризуется кровеносная система моллюск? А- сердце окружено перикардием, Б- кровеносная система замкнутая, В- сосуды связаны с капиллярами органов, Г- кровь вливается в пространство между органами. Д- сердце в виде мешка, Е- сердце трубчатое.

5. Характерные черты внутреннего строения моллюсков: А- многие дышат легкими, Б- дышат жабрами или легкими, В- почки в виде лентовидных метанефридий, Г- кишечник прямой трубчатый, Д- дышать только жабрами, Е- их печень участвует в пищеварение.

6. Классы типа моллюсков: А- брюхоногие, Б- хитоны, В- панцирные, Г- раковинные, Д- легочные, Е- двужаберные, Ж- головоногие, З- пластинчатожаберные, И- моноплакофоры, К- переднежаберные. Л- четырехжаберные. М- лопатоногие.

7. Характерные черты хитона: А- тело из головы и туловища, Б- тело из головы, туловища и ноги, В- голова в нижней стороне тела, Г- голова на переднем кончике тела, Д- нога в виде широкого клина, Е- нога в виде широкой подошвы. Ж- раковина состоит из 8 пластинок. З- раковина цельная, И- глаза истатоцисты слабо развиты. К- глубоководные формы, Л- обитают в прибрежной зоне, М- живут прижавшись к субстрату.

8. Какие черты свойственны мантии хитона? А- покрывает тело со спинной стороны, Б- тело покрывает целиком, В- образует круговые складки вокруг тела, Г- образует широкую полость, Д- образует мантийную борозду, Е- образует складки позади тела, Ж- в полость мантии открываются внутренние органы. З- в мантийной борозде находятся от 6 до 88 пар жабры.

9. Составьте парные ответы из терминов и их содержаний: А- эстеты, Б- мантийная борозда. В-статоцисты. Г- мантия. Д- мантийная полость: 1- полость между мантией и телом. 2- органы равновесия. 3- круговая борозда по бокам тела. 4- органы химического чувства. 4- кожа, покрывающая тело моллюсков.

Класс Моноплакофоры (Monoplacophora)

Моноплакофоры имеют цельную раковину. Долгое время они были известны только в ископаемом состоянии. Живая моноплакофора *Neopilina*

Galathea были обнаружены только в 1952 г. в Тихом океане на глубине 3590 м датской экспедицией на корабле «Галатея». Позднее было описано еще несколько других видов. Тело *Neopilina* в диаметре до 3 см, покрыто конусовидной раковиной (рис.123).

Под конусом раковины находятся слабо обособленная голова со щупальцами, округлая плоская подошва ноги и широкая мантийная борозда с пятью парами жабер - ктенидиев. На голове имеются щупальца, глаза отсутствуют. Раковина прикреплена к туловищу восемью парами мышц.

Пищеварительная система состоит из глотки, пищевода, желудка, средней и задней кишки. В глотке имеется радула. В желудок впадают протоки парных лопастей печени. В полости желудка имеется железа выделяющие пищеварительные ферменты, действующие на углеводы.

Кровеносная система незамкнутая. Сердце парное, состоит из двух желудочков и четырех предсердий. От желудочков отходит общая аорта, из которой кровь поступает в промежутки между органами (лакуны). В жабрах кровь обогащается кислородом. От пары жабер кровь поступает в боковые синусы или лакуны, а из них в задние предсердия. Из остальных четырех пар жабер кровь также поступает в боковые синусы, а из них - в передние предсердия. Целом представлен парными околосоудными сумками - перикардиями, парными спинными целомами и полостями двух пар гонад.

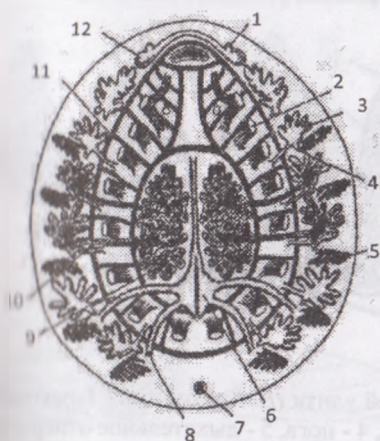


Рис. 123. Схема строения неоплины. 1-головные щупальцы, 2- мышцы ноги, 3-почка, 4-наружное отверстие почки, 5- жаберы, 6- желудочек сердца, 7-анус, 8- предсердие, 9- половая железа, 10- проток, соединяющий почку с целомом, 11- плевро-висцеральный ствол, 12- велум.

Выделительная система. Имеется шесть пар почек (целомодуктов). Внутренние концы передних четырех пар почек открываются в спинные целомамы, а двух пар задних почек - в околосоудные сумки. Почечные протоки открываются в мантийную полость.

Нервная система. Нервная система лестничного типа и имеет сходное строение с боконорвными моллюсками. Но в отличие от них обе пары стволов замкнуты сзади. Между педальными стволами одна комиссура, а педальные и бокоперитеритальные стволы связаны многочисленными комиссурами.

Органы чувств развиты слабо. На голове имеются щупальца, органы химического чувства, астатоцисты находятся в ноге.

Половая система. Моноплакофоры раздельнополые. Имеются две пары яичников или семенников. Протоки половых желез связаны с почками. Половые продукты выделяются в мантийную полость. Оплодотворение наружное.

Наличие примитивных черт организации моноплакофор (лестничный тип нервной системы, парное сердце, сохранение спинной части целома, метамерность строения ктенидиев, целомодуктов, гонад и мышц, связь почек с гонадами, особенности в строении органов чувств и развитие) показывают на единство происхождения боконервных и раковинных моллюсков.

Класс Брюхоногие (Gastropoda)

Брюхоногие - самый богатый видами класс моллюсков. Описано более 90 тыс. видов. Размеры тела варьируют от 1-3 мм до 30-60 см. Они заселяют моря, пресные водоемы и сушу. Многочисленны и в морях, где встречаются на дне в прибрежной зоне, а также и на больших глубинах. Большинство из них ползают по поверхности дна, некоторые могут зарываться в грунт.

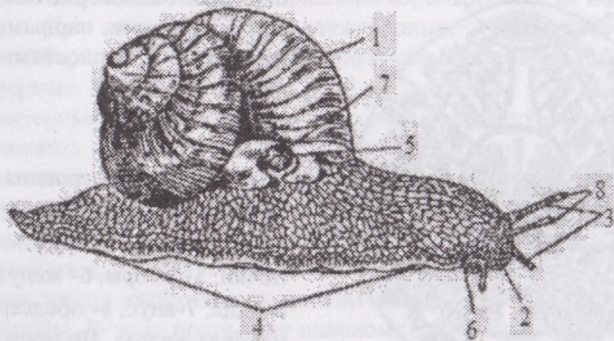


Рис. 124. Внешнее строение виноградной улитки (*Helix pomatia*): 1-раковина, 2-голова, 3-верхние и нижние щупальца, 4 - нога, 5 - дыхательное отверстие, 6—половое отверстие, 7- анальное отверстие, 8— глаза

Внешнее строение. Тело брюхоногих состоит из головы, ноги с плоской подошвой и туловища, покрытого раковиной (рис.124). На голове расположено 1-2 пары щупалец, глаза. Форма тела зависит от образа жизни. У плавающих киленогих и крылоногих моллюсков раковина отсутствует, нога превращена в плавники.

Стенка раковины состоит из наружного слоя - периостракума, фарфорового- остракума и некоторых третьего внутреннего перламутрового (гипостракум) слоев. Под раковиной находится мантия. Передний край мантии свисает над туловищем и образует мантийную полость. В ней находятся 1-2

пар перистые жабры - ктении. У основания ктений расположены органы химического чувства - осфрадии. Край мантии может образовывать длинную трубку - сифон, выступающий из-под раковины. Моллюски, зарывающиеся в грунт, общаются с внешней средой через сифон. Стенка мантийной полости у сухопутных улиток превращена в легкое.

Раковина выделяется известковыми железами мантии. Нередко ползающие брюхоногие (морские голожаберные, слизни и некоторых паразитические виды) не имеют раковину. У большинства брюхоногих раковина спирально закрученная или в форме колпачка (рис.125). Обороты спирали раковины могут располагаться в одной плоскости (плакоспиральные) или в разных плоскостях (турбоспиральные).

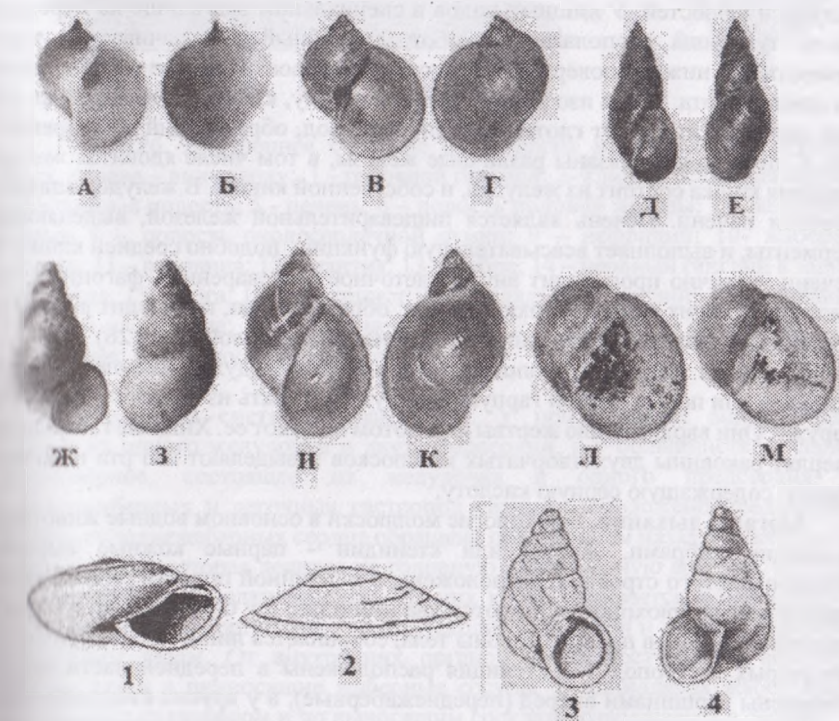


Рис. 125. Раковины наиболее распространенных в Узбекистане видов брюхоногих моллюсков. А, Б-*Lymanaea auricularia*; В, Г- *Lymanaea ovate*; Д, Е- *Lymanaea palustris*; Ж, З- *Lymanaea truncatula*; И, К- *Lymanaea peregra*; Л, М- *Lymanaea glutinosa*; 1-4- Форма раковины: 1,3,4-спирально закрученная; 2-чашечковидная. (Коллекция А. Пазилова и Ж.Кудратова, фото авторов)

Различают правозакрученные (спираль закручена по часовой стрелке) и левозакрученные (спираль закручена против часовой стрелки) раковины. Если последний оборот спирали раковины широкий и закрывает предыдущие обороты, раковины считает инволютным. Если все обороты спирали открытые, то раковина называется эволютной. У гребенчатожаберных моллюсков на спинной стороне задней части ноги раковина имеет крышечку. Моллюски с такими раковинами легче переносят неблагоприятные условия. В раковину они могут затягивать голову и ногу. При втягивании ног в раковину крышечка закрывает устье.

Пищеварительная система. Большинство видов брюхоногих детритофаги и фитофаги, соскабливающие пищу с субстрата при помощи радулы и челюстей. У хищных видов в специальном влагалище на передней части туловища располагается хобот, способный выворачиваться через отверстие на нижней поверхности головы, а ротовое отверстие располагается на конце хобота. Пища изо рта поступает в глотку, куда впадают протоки 1-2 пар слюнных желез. От глотки отходит пищевод, образующий расширение - зоб. С пищеводом связаны различные железы, в том числе ядовитая железа. Средняя кишка состоит из желудка, и собственной кишки. В желудок впадают протоки печени. Печень является пищеварительной железой, выделяющая ферменты, и выполняет всасывательную функцию, подобно средней кишке. В печени частично происходит внутриклеточное пищеварение - фагоцитоз. От желудка отходит тонкая кишка, которая, образуя петли, переходит в заднюю кишку, заканчивающаяся анальным отверстием над головой (рис.126).

У отряда ядозубых (Conus) отдельные зубы радулы, имеющие форму стилетов или полых внутри гарпунов, могут выступать из ротового отверстия наружу. Они вводят в тело жертвы яд и потом поедают ее. Хищные гастроподы сверлят раковины двухстворчатых моллюсков и выделяют изо рта в их тело слюну, содержащую серную кислоту.

Органы дыхания. Брюхоногие моллюски в основном водные животные, дышащие жабрами. Жабры или ктенидии - парные кожные выросты двоякоперистого строения, расположены в мантийной полости. У некоторых примитивных брюхоногих имеются два ктенидия, а у большинства в связи с редукцией органов правой стороны тела, сохраняется лишь один ктенидий. У некоторых гастропод 1-2 ктенидия расположены в передней части тела и обращены вершинами вперед (переднежаберные), а у других ктенидий один, смещен кзади по правой стороне и обращен вершиной назад (заднежаберные). Некоторые брюхоногие моллюски утрачивают ктенидии, и у них образуются вторичные кожные адаптивные жабры.

У сухопутных и вторичноводных моллюсков имеется орган воздушного дыхания - легкое. Легкое моллюсков - это видоизмененная мантийная полость, стенки которой пронизаны густой сетью кровеносных сосудов. Воздух поступает в легкое через дыхательное отверстие. Кислород через тонкие стенки мантии и сосудов диффундирует в кровь. Вторичноводные легочные моллюски дышат воздухом, всплывая на поверхность воды. При погружении

и поду их дыхательное отверстие закрывается. У водных моллюсков большое значение имеет кожное дыхание.

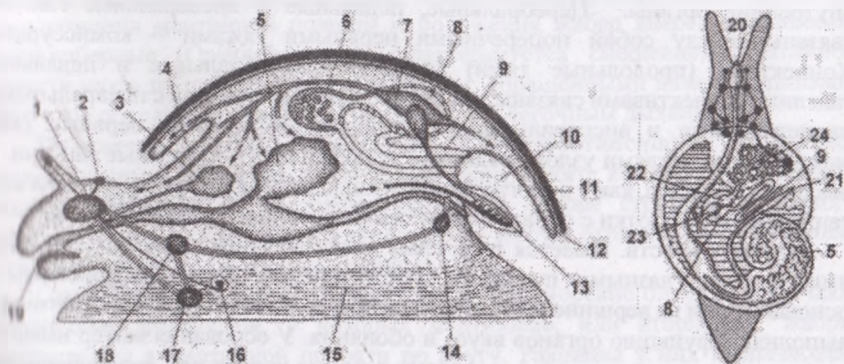


Рис.126. Внутреннее строение брюхоногих моллюсков. Слева-вид сбоку, справа — вид сверху: 1 - головной ганглий; 2- глаза; 3- слюнная железа; 4 - мантийная полость; 5 - печень; 6 - полость половой железы; 7 - желудочек сердца; 8 - полость околосердечной сумки; 9 - нефридий; 10- жаберная полость; 11 - раковина; 12 - мантия; 13 - жабра; 14 - нервный ганглий в задней части тела; 15 - нога; 16 -статоцист; 17 - педальный ганглий; 18 - ганглий в передней части тела; 19 - радула; 20 - рот; 21 - анальное отверстие; 22 - предсердие; 23 - желудочек; 24 - легкое.

Кровеносная система незамкнутая. У примитивных видов сердце состоит из одного желудочка и двух предсердий, а у большинства - сердце двухкамерное, состоящее из желудочка и одного предсердия. У переднежаберных и легочных гастропод сердце расположено предсердием вперед, и у заднежаберных сердце обращено предсердием назад. От желудочка отходит ворота, которая делится на головную и внутреннюю артерии, которые ветвятся на более мелкие сосуды. Из них кровь изливается в паренхиму и промежутки между органами, где происходит газообмен и кровь насыщается кислородным газом. От внутренних органов кровь поступает в венозные сосуды, затем в приносящие жаберные сосуды. В капиллярах жабер кровь обогащается кислородом и по выносящим сосудам возвращается в сердце.

Выделительная система представлена 1-2 почками типа целомодуктов. Многие брюхоногие имеют две пары почек. Внутренние концы почек в форме ворончатых воронок открываются в перикардий, который является участком полости, и их протоки открываются в мантийную полость по бокам от анального отверстия.

Нервная система состоит из пяти пар ганглиев: церебральных (головных), педальных (ножных), плевральных, париетальных и висцеральных в (см.рис.117. В,Г). Церебральные ганглии расположены над

глоткой и иннервируют органы чувств (щупальца, глаза), pedalные - ногу, pleuralные - мантию, parietальные - ктении и осфрадии, visceralные - внутренние органы. Церебральные, pedalные и visceralные ганглии связаны между собой поперечными нервными тяжами - комиссурами. Коннективы (продольные тяжи) соединяют церебральные и pedalные ганглии. Коннективами связаны также церебральные ганглии с pleuralными, parietальными и visceralными ганглиями. Поперечные нервные тяжи между двумя петлями узлов соединяют pleuralные и pedalные ганглии. У высших гастропод, как у виноградной улитки, наблюдается концентрация всех ганглиев около глотки с образованием окологлоточного нервного кольца.

Органы чувств. Имеется пара глаз, представленных простых глазными ямками, или глазными пузырями с хрусталиком. Глаза расположены у основания или на вершине щупалец. Передние головные щупальца у легочных выполняют функцию органов вкуса и обоняния. У основания жабер имеются органы химического чувства - осфрадии в форме валика или двоякоперистых жабер. Органы равновесия -статоцисты находятся в ноге рядом с pedalными ганглиями, иннервируются церебральными ганглиями. Статоцист является замкнутым пузырьком, выстланным мерцательными и чувствующими клетками. В пузырьке плавают статолиты из карбоната кальция. Органами осязания служат головные щупальца. Отдельные осязательные клетки рассеяны по всей коже.

Половая система. Большинство Брюхоногие гермафродиты. Гермафродитная половая система имеет довольно сложное строение. У виноградной улитки имеется гермафродитная железа, где развиваются мужские и женские половые клетки. От железы отходит гермафродитный проток, в расширенной части которого впадает белковая железа. Расширение протока образует два желоба: широкий - яйцевод и узкий - семяпровод. Затем общий проток разделяется на самостоятельные каналы. Яйцевод переходит в матку, куда впадают протоки пальчатых желез, сумка с известковыми иголочками (мешок любовных стрел) и проток от семяприемника. Матка переходит во влагалище, открывающееся женским половым отверстием в половой атриум (кожное впячивание). В семяпровод впадает железа, выделяющая секреты, формирующие часть сперматофора. Семяпровод переходит в более широкий семяизвергательный канал, который пронизывает совокупительный орган (пенис) и открывается в половой атриум. При копуляции улиток сперма поступает в семяприемники копулирующих особей. Оплодотворение происходит позднее. Яйца в матке оплодотворяются чужой спермой, поступающей из семяприемника.

Развитие. Большинство водные брюхоногие моллюски развиваются с метаморфозом. Их личинки парусник, или велигер, сходны с трохофорой. Все сухопутные, многие пресноводные и морские брюхоногие развиваются без метаморфоза.

Классификация. Брюхоногие подразделяются на подклассы Переднежаберные (Prosobranchia), Заднежаберные (Opisthobranchia) и

Легочные (Pulmonata). В основу такой классификации положены особенности строения жабер, радулы, нервной, кровеносной, выделительной и половой системы. Подкласс Переднежаберные моллюски выделен на основе переднего расположения мантийной полости и положения жабер вперед вершинами. Заднежаберные (Opisthobranchia) характеризуется смещением мантийной полости назад по правой стороне, жабрами, обращенными назад вершинами. Легочные объединяют наземных моллюсков с легочным дыханием.

Подкласс Переднежаберные (Prosobranchia). Подкласс характеризуется передним положением мантийного комплекса органов и раздельнополостью. В настоящее время на основе строения жаберного аппарата и радулы подкласс подразделяется на три отряда: Кругожаберные, Кожножаберные и Гребенчатожабные.

Отряд Кругожаберные (Cyclobranchia) или морские блюдца, включают брюхоногих моллюсков, у которых мантийные, или вторичные, жабры расположены в мантийной полости по кругу. Раковина у них колпачковая. Переднежаберные обитают на поверхности твердого субстрата, питаются водорослями и другими обрастаниями. Из этого подкласса морское блюдце (*Patella*) - промысловый моллюск, живет в полосе прибоя. У морского блюдца выражен своеобразный инстинкт «дома». Во время прилива ползает по камням, питается водорослями, а при отливе всегда возвращается на одно и то же место. В Черном море обычны *Patella pontica* и *P. vulgata*.

Отряд Кожножаберные (Scutibranchia). Имеют пара жабер, сердце с двумя одинаковыми предсердиями, пара почек, непарная гонада. Раздельнополые животные. Раковина колпачковидная (*Fissurella*), уховидная (*Haliotis*) или турбоспиральная (*Pleurotomaria*). Из вырезки раковины выступают кожные жабры. По мере роста моллюски ранее образованные отверстия зарастают. Морские ушки крупной уплощенной ногой присасываются к камням или скалам. Мясо морского ушка употребляется в пищу в странах Азии и Северной Америки. Высоко ценится и раковина *Haliotis*, имеющая красивый перламутр розового, белого или сине-зеленого цвета. В тропической зоне Тихого и Атлантического океана встречаются глубоководные моллюски с турбоспиральной золотисто-перламутровой раковиной (*Pleurotomaria*). Для морского аквариума в Японии (г. Тоба) был куплен один экземпляр живой плеуротомарии за 10 тыс. долларов.

Отряд Гребенчатожабные (Pectinibranchia). Форма ктенидиев гребенчатая. Наиболее разнообразный и многочисленный отряд переднежаберных моллюсков. Растительноядные и хищники. Живут в морях, но имеются пресноводные, реже наземные виды. Раковина чаще спирально закручена. У многих видов имеется крышечка на верхней стороне заднего конца ноги, которая закрывает устье при втягивании тела в раковину. Мантийный комплекс часто асимметричен, с одной жаброй, почкой и предсердием.

К отряду из морских форм относятся самые крупные брюхоногие с красивой раковиной: *Strombus*, *Cassis*, *Murex*, *Hemifusus*. В Черном море часто

встречается рапана, имеющая оранжевую окраску внутри. Этот вид завезен из Тихого океана. Раковины многих гребенчатожаберных используются как предметы украшения и для изготовления ювелирных изделий. Раньше мелкие раковины рода цилрей (*Succinea*) в Африке, Южной и Юго-Восточной Азии использовались в качестве денег. Название вьетнамских денег «донг» в переводе означает раковину. К промысловым моллюскам относятся трубачи (*Buccinum*). В России из трубачей дальневосточных морей изготавливают консервы.

Киленогие моллюски (*Heteropoda*) из этого отряда, живущие в теплых морях, ведут планктонный образ жизни. Изменение образа жизни приводит к преобразованию строения и функций раковин и превращение их в брюшные и хвостовые плавники. В пресных водах часто встречаются лужанки рода *Viviparus* со спиральной раковиной с крышечкой. У них жабры редуцированы, дыхание кожное. Развиваются без метаморфоза. Им свойственно живорождение. Яйца лужанки развиваются в мантийной полости, откуда выползают маленькие улитки. Среди гребенчатожаберных встречаются и виды, например *Parenteroghenos*, паразитирующий у иглокожих.

Подкласс Заднежаберные (*Opisthobranchia*). У них мантийная полость сдвинута на правую сторону. У многих видов раковина редуцирована, имеется по одной почки и предсердия. Гермафродиты. Живут только в морях. Известно около 15 отрядов.

Отряд *Покрытожаберные* (*Tectibranchia*) имеют раковину и один ктенидий. Это крупные моллюски, массой до 400 г и более. Живут в теплых морях. У типичного вида - морского зайца (*Aplysia*) - раковина тонкая, нога образует ползательную подошву. На голове находятся щупальца, напоминающие уши зайца. У них развита покровительственная окраска, часто с белыми пятнами.

Отряд *Голожаберные* (*Nudibranchia*). Голожаберные - ползающие донные моллюски, не имеющие раковины и ктенидиев. У них имеются адаптивные жабры на спинной поверхности тела. Иногда жабры ветвистые и тело моллюска похоже на растение. Основной их пищей являются гидроидные полипы. У некоторых голожаберных в отростках печени скапливаются непереваренные стрекательные клетки гидроидов. Эти клетки выстреливают при раздражении и защищают их от хищников.

Отряд *Крылоногие* (*Pteropoda*) живут в планктоне. У большинства моллюсков раковина редуцирована, тело прозрачное, а нога превращена в парные плавники. Типичным представителем этого отряда является морской ангел.

Подкласс Легочные (*Pulmonata*). Легочные наземные или вторичные пресноводные моллюски. У них мантийная полость преобразована в легкие. В передней части подошвы ноги расположена железа, выделяющая слизь. Жидкость железы смачивает подошву ноги и образует пленку при движении. Улитка скользит на этой тонкой пленке. Раковина обычно спирально закрученная, без крышечки. У слизней раковина редуцируется. Они могут

проникать в почву или прогрызать полости в тканях растений, грибов. У них билатеральная симметрия нарушена и имеют только одну почку, по одному легкое и предсердие. Все легочные моллюски гермафродиты.

Надотряд Сидячеглазые - пресноводные и некоторые сухопутные улитки. У них глаза расположены у основания второй пары щупалец. Они для заполнения легкое воздухом временами поднимаются на поверхность воды. Питаются приставшими к водорослям и подводным предметам органическими остатками и мелкими организмами, соскабливая их при помощи радулы. К ним относятся широко распространенные в пресных водоемах пресноводная улитка (*Limnaea stagnalis*), малый прудовик (*Limnaea truncatula*), катушки (*Planorbis*). Малый прудовик является промежуточным хозяином печеночного сосальщика.

Надотряд стебельчатоглазые. К этому надотряду относятся наземные улитки и слизни. У них на голове имеются две пары щупалец. Глаза расположены на кончике второй пары щупалец. Их щупальцы и кожа являются органами осязания и чувства запаха. У многих стебельчатоглазых имеется хорошо развитая раковина. В некоторых странах крупные виды улиток, например, виноградная улитка и тропические виды рода *Achatina* используются в пищу. Некоторые наземные виды улиток являются промежуточными хозяевами ланцетовидного сосальщика.

В южных странах, в том числе в Средней Азии широко распространены наземные слизни (*Limax*). У них остатки раковины покрыты мантией. Слизни вредят сельскохозяйственным растениям. Большинство легочных моллюсков питаются растениями или детритофаги и играют определенную роль в разложении растительных остатков и способствуют почвообразованию.

Практическое значение брюхоногих. Такие брюхоногие, как морское блюдце (*Patella*), морское ухо (*Haliotis*), трубачи (*Buccinum*), литорины (*Littorina*), морские зайцы (*Aplysia*) и некоторые другие используются в пищу населением морских побережий. В некоторых странах едят крупных сухопутных улиток, как виноградная улитка родов *Achatina*, *Helix*, а также слизней. В России ведется промысел трубачей рода *Buccinum* в морях Дальнего Востока и из них изготавливают консервы.

Широко ведется промысел брюхоногих с целью использования раковин различной формы и перламутра для изготовления украшений и ювелирных изделий. Из толстостенных раковин с розовым, оранжевым внутренним слоем (*Strombus*, *Strombus*) вырезают камни (обычно это рельеф с изображением профильного портрета). Особенно красивы изделия из перламутра *Haliotis*: сережки, броши. Перламутр раковин используется для изделий с инкрустацией, шкатулок, ваз, мебели.

Сухопутные улитки могут вредить культурным растениям. Вредителем огородников является виноградная улитка, а огородным культурам вредят слизни. Некоторые пресноводные брюхоногие (малый прудовик) и сухопутные улитки являются промежуточными хозяевами сосальщиков. Вместе с тем, брюхоногие моллюски имеют большое биоценотическое

значение в природе. Их численность и видовое многообразие велики, и они играют существенную роль в биологическом круговороте веществ. Большинство гастропод питается водорослями, детритом, и потому они имеют значение в разрушении и минерализации органических остатков. С другой стороны, водными брюхоногими моллюсками питаются рыбы, амфибии, а сухопутными - некоторые птицы, млекопитающие и насекомые.

Филогения брюхоногих моллюсков. Предки брюхоногих моллюсков вероятно были двусторонне - симметричными животными с парными органами мантийного комплекса (ктенидии, почки, предсердия). Доказательством этого является билатеральная организация личинки велигера. Кроме того, сохранение билатеральной симметрии в основных чертах во взрослом состоянии наблюдается у некоторых примитивных родах моллюсков, например у блюдечка (*Patella*). Предполагается, что первые брюхоногие внешне были сходны с *Patella*, но небольших размеров, с раковиной в форме колпачка. В процессе эволюции происходило увеличение размеров и удлинение туловища.

Среди современных брюхоногих наиболее примитивными можно считать подклассы кругожаберных (*Cyclobranchia*) и кожножаберных (*Scutibranchia*), имеющих наибольшее число плезиоморфных признаков. У них в меньшей степени нарушена билатеральная симметрия: сохранились парные ктенидии, почки, предсердия; наиболее полно представлены парные ганглии нервной цепочки.

Следующая ступень эволюции признаков представляют гребенчатожаберные (*Pectinibranchia*). Они утрачивают билатеральную симметрию (один ктенидий, одна почка, одно предсердие), наблюдается слияние висцеральных ганглиев, укорачиваются правые коннективы, усложняется радула. Подклассы легочных и заднежаберных моллюсков представляют самостоятельные и наиболее продвинутые ветви эволюции. Важным признаком легочных моллюсков явилось образование легкого, а также гермафродитизм и прямое развитие. Заднежаберные моллюски - особо уклонившаяся группа с выраженной тенденцией к утрате раковины и сложному преобразованию ноги.

Домашние задания. Брюхоногие моллюски (С=53)

1. Характерные черты брюхоногих моллюсков: А- раковина в виде спирали, Б- нога внутри раковины. В- билатерально симметричные, Г- раковина двустворчатая, Д-тело спирально завернуто в раковине. Е-тело без симметрии. Ж-тело состоит из туловища и ноги. З-тело состоит из головы, туловища и ноги.

2. Составьте парные ответы из органов брюхоногих и соответствующих им строения: А-глаза, Б- осязание. В-нога, Г-дыхание: 1- нижняя поверхность расширена, 2- одна пара на щупальцах или на их основании. 3- жабры или легкие. 4- одна или две пары щупальца.

3. Составьте парные ответы из органов виноградной улитки и соответствующих им признаков: А- нога, Б- щупальца, В- глаза, Г- раковина: 1-пара, находится по бокам головы, 2-спирально закручен, 3- уплощен, на брюшной стороне. 4- пара, находится на щупальцах.

4. Питание виноградной улитки расположите в правильном порядке: А- пища поступает в желудок, Б-остатки пищи выводится наружу, В- пища поступает в печень. Г- соскабливает пищу, Д-пища переваривается, Е- пища поступает в кишечник. Ж- пища проходит через глотку.

5. Определите последовательность дыхания пресноводной улитки: А- Кислород из легких поступает в кровь, В- Воздух поступает в легкие, Г- улитка поднимается на поверхность воды, Д-из крови в легкие выходит углекислый газ, Е- раскрывается дыхательное отверстие

6. Укажите путь прохождения крови начиная от сосуда, отходящего от сердца: А- полость между органами, Б- предсердие, В-мелкие капилляры, Г- легочные капилляры, Д-желудочек сердца, Е-сосуды, отходящие от сердца, Ж-сосуды к сердцу, З-сосуды к легким.

7. Составьте парные ответы из брюхоногих и их значений: А- пресноводная улитка, Б-голый слизень, В-виноградная улитка, Г-рапана: 1-промежуточный хозяин ланцетовидной двуустки, 2-хищник, 3- вредитель растений, 4-промежуточный хозяин печеночного сосальщика..

8. Укажите наземных моллюсков: А-рапана, Б-виноградная улитка, В-люперновная улитка, Г-голый слизень, Д-малый слизень, Е-битиния.

9. Укажите систематическое положение виноградной улитки начиная от самого высокого таксона: А- Helix, Б- Pulmonata, В-Gastropoda, Г-Pomatia, Д- Mollusca, Е-Conchifera.

10. Составьте парные ответы из брюхоногих и соответствующих им черт: А-голый слизень, Б- виноградная улитка, В-рапана, Г-голожаберный: 1- глаза расположены на стебелке, 2-обитает в дальневосточных морях и на Черном море, 3-имеет жаберные выросты на спине, 4- раковина редуцирована.

11. Какие брюхоногие встречаются в Средней Азии? А- рапана; Б- голый слизень; В-виноградная улитка; Г- прудовик, Д-рателла, Е-трубач,

Класс Головоногие моллюски (Cephalopoda)

Головоногие (Cephalopoda) характеризуются двусторонней симметрией и 8, 10 или большим количеством щупалец вокруг головы, развившихся из «ноги» моллюсков. Головоногие стали доминирующей группой моллюсков во время ордовикского периода и были представлены примитивными наутилоидами. Известно два современных подкласса головоногих: двужаберные (Coleoidea), который включает в себя осьминогов, кальмаров, каракатиц, и наутилоидеи (Nautiloidea), представленные наутилусами (Nautilus) и Allonautilus. У представителей подкласса двужаберных раковина редуцирована, либо полностью отсутствует, тогда как у представителей наутилоидей внешняя раковина остается. Головоногие

имеют наиболее совершенную, среди беспозвоночных, кровеносную и нервную систему. Описано приблизительно 800 современных видов (ископаемых видов насчитывается около 10 тыс.).

Головоногие - относительно небольшая, но весьма высоко организованная группа конхифер. Это исключительно морские животные, известные до глубины 5500 м (*Chiroleuthis lacertosa*), а возможно, проникающие ещё глубже. Помимо донных, есть многочисленные пелагические виды, часто хорошие пловцы, конвергентно похожие на быстрых пловцов в других группах животных. Многие пелагические виды, по-видимому, являются космополитами. У многих видов имеют место суточные и сезонные вертикальные миграции, а также часто нерестовые и кормовые миграции.

Внешнее строение. Длина тела головоногих - от нескольких сантиметров до 18 метров (с вытянутыми щупальцами) у некоторых кальмаров. Колоссальный кальмар - крупнейшее из современных беспозвоночных. Пойманная в 2007 году самка этого вида имела массу 425 кг.

Подавляющее большинство современных головоногих (подкласс Колеоидеи), в отличие от большинства других моллюсков, не имеют наружной раковины. Наружная раковина есть только у наутилусов и самок осьминогов-аргонавтов, которые не выделяют её мантией, а «лепят» руками. У наутилуса спирально закрученная раковина разделена перегородками на камеры (рис.127). Тело моллюска размещается только в последней камере, открывающейся устьем наружу. Остальные камеры заполняются газом и камерной жидкостью, что обеспечивает плавучесть тела моллюска.

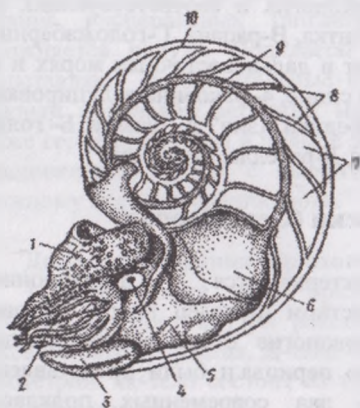


Рис. 127. Кораблик *Nautilus pompilius* (Tetrabranchia) с распиленной раковиной (по Оуэну). 1- головной капюшон, 2- щупальца. 3- воронка, 4 - глаз, 5- мантия, 6 - внутренностный мешок, 7 - камеры, 8 - перегородки между камерами, 9 - сифон, 10- стенки раковины.

У древних вымерших головоногих раковина была хорошо развита. У аммонитов была наружная, спирально закрученная раковина с камерами, но у них перегородки между камерами имели волнистое строение, что увеличивало прочность раковины. Именно поэтому аммониты могли достигать очень крупных размеров, до 2 м в диаметре. У другой группы вымерших головоногих - белемнитов раковина была внутренняя, обросшая кожей. Белемниты по внешнему облику

напоминали без раковинных кальмаров, но в их туловище находилась коническая раковина, поделенная на камеры. Вершина раковины заканчивалась острием - рострумом.

Голова несет на переднем конце рот, окруженный щупальцами. У некоторых древних форм, например, кораблика *Nautilus*, имеется значительное и 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 животное может закрывать вход в раковину. У высших головоногих всего 8 (отр. *Octopoda*) или 10 щупалец (отр. *Decapoda*), устроенных иначе, чем у *Nautilus*. Восемь щупалец *Octopoda* представлены широкими у основания, сужающимися 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 конечных щупальца, расширенных на конце. По бокам головы расположена пара очень крупных глаз.

Туловище со всех сторон одето мантией. На спине она образует покровы всего 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 полулунных ямок на брюшной стороне туловища, соответственно которым на внутренней поверхности мантии лежат два твердых, укрепленных хитином 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 (рис. 128), мускулистая коническая трубка, приросшая к туловищу. Расширенный задний конец воронки открывается в мантийную полость. 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, сжимание 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 обычно задним концом вперед. По бокам тела нередко образуются кожные выростки, поддерживающие тело в равновесии и служащие плавниками.

В мантийной полости на брюшной стороне тела открывается порошина. По бокам ее расположены половые и почечные отверстия и ктенидии. Нога, на первый взгляд, отсутствует, но это отсутствие лишь кажущееся. Нога Cephalopoda сильно видоизменена, и ей соответствует совокупность двух образований: воронки и щупалец.

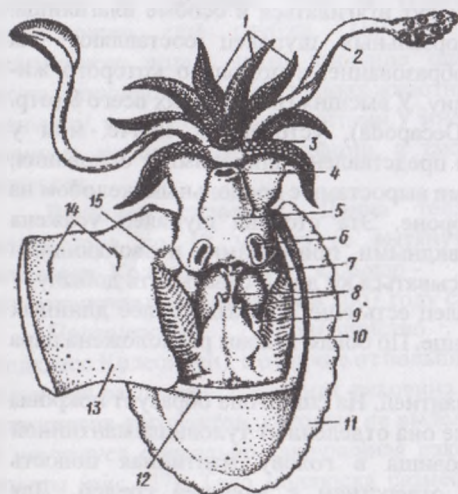


Рис. 128. Каракатица *Sepia officinalis* со вскрытой мантийной полостью, вид с брюшной стороны (по Пфуртшеллеру): 1 - руки, 2 - ловчая рука, 3 - рот, 4 - отверстие воронки, 5 - воронка, 6 - хрящевые ямки запонок, 7 - анальный сосочек с анальным отверстием, 8 - почечные сосочки, 9 - непарный половой сосочек, 10 - жабры, 11 - плавник, 12 - линия отреза мантии, 13 - отогнутая мантия, 14 - хрящевые бугорки запонок, 15 - мантийный звездчатый ганглий.

Раковина большей частью рудиментарна и хорошо развита лишь у наиболее древней из сохранившихся до сих пор форм, у кораблика Nautilus. У современных головоногих раковина более или менее редуцируется, уменьшается в размерах и обрастает боковыми складками мантии, становясь внутренней. У интересного глубоководного рода *Spirula* есть такая же, как у наутилуса, многокамерная раковина, но она так мала, что последняя камера содержит лишь небольшую часть животного и тело спиролы обрастает раковину со всех сторон (рис. 129).

У других представителей класса Cephalopoda, еще сохранивших раковину, она в виде известковой пластинки сложного строения, залегающей под покровами на спинной стороне туловища (рис. 130). Такова, например, раковина каракатицы (*Sepia*). Спинная сторона такой раковины прикрыта тонким роговым листком (проостракум), а задний конец образует очень маленький конус, заканчивающийся известковым рожком (ростром). Главную массу раковинной пластинки составляет множество плотных известковых пластиночек, отходящих от проостракума косо книзу (к брюшной стороне тела). Промежутки между пластиночками очень узки и заняты рыхлой известковой массой.

У некоторых других современных головоногих, например у кальмара (*Loligo*), от всей раковины сохраняется лишь спинной роговой листок (проостракум), скрытый под покровами, а у большинства Octopoda раковина

полностью исчезает. Своеобразной «раковиной» обладают Argonauta из Octopoda. 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 прикрепления яиц.

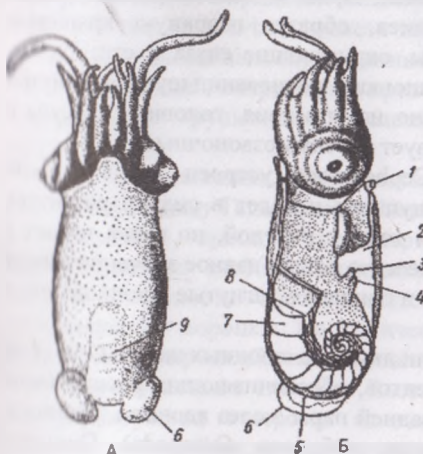


Рис. 129. Двухкамерный головоногий моллюск *Spirula* со спиральной многокамерной раковиной (из Натали). А - вид со спинной стороны; Б - продольный разрез. 1- воронка, 2- мантийная полость, 3-анальное отверстие, 4- выделительное отверстие, 5-орган свечения, 6 - плавник, 7 - раковина, 8 - сифон, 9 - участок раковины, покрытый мантией.

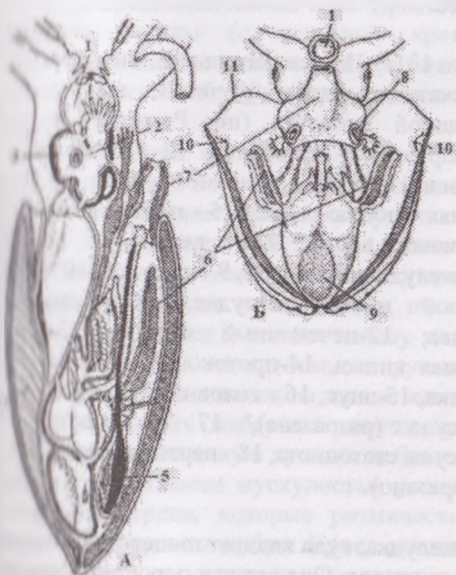


Рис.130. Внутреннее строение головоногих моллюсков. А - каракатица, Б- осьминогов: 1 - глотка с клювом, 2- головной мозг, 3-хрящевая капсула мозга, 4-остаток раковины, 5- чернильный мешок, 6- жабры, 7- воронка, 8- вороночные хрящи, 9- внутренний мешок, 10- хрящевые кнопки (запонки) мантии, 11- мантия.

Покровы. Кожа головоногих состоит из однослойного цилиндрического эпителия и подстилающего его слоя соединительной ткани. У 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.

Внутреннее строение. Интересно, что кроме наружного скелета из хитина 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 валика 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 (см. рис. 127, 129). Как видно из описания, головная капсула в физиологическом отношении соответствует черепу позвоночных.

Пищеварительная система у Cephalopoda устроен очень просто (рис. 131). Рот лежит в центре венца щупалец и ведет в сильно развитую мускулистую глотку. В глотке имеется язык с радулой, но терки играют лишь захватывающую и размельчающую пищу 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. Слюна содержит ряд гидролитических ферментов, обеспечивающих расщепление полисахаридов и белков. Выделения задней пары желез ядовиты. Длинный пищевод нередко образует расширение, зоб (отр. Octopoda). Пищевод переходит в мускулистый мешковидный желудок, занимающий заднюю часть пищеварительного комплекса.

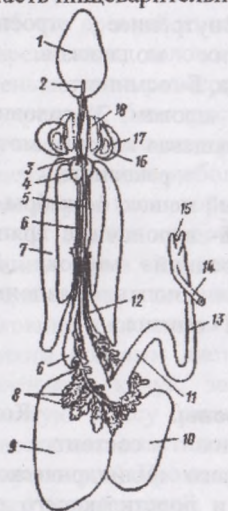


Рис. 131. Пищеварительная система каракатицы *Sepia officinalis*, вид с брюшной стороны (по Резелеру и Лампрехту): 1- глотка, 2- общий слюнный проток, 3 - слюнный проток, 4 - задняя слюнная железа, 5 - пищевод, 6 - головная аорта, 7 - печень, 8 - поджелудочная железа, 9 - желудок, 10 - слепой мешок желудка, 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).

От той же передней стороны желудка, куда впадает пищевод, начинается тонкая кишка, которая направляется вперед. Она ведет к порошнице, лежащей

на брюшной стороне туловища (внутри мантийной

в железупадают протоки двухлопастной, реже простой печени, секрет которой содержит широкий спектр пищеварительных ферментов. Печеночные протоки большей частью усажены многочисленными небольшими придатками, выделяющими ферменты, гидролизующие питательные вещества. Эти придатки называются поджелудочной железой. Как видно, печень и поджелудочная железа головоногих отнюдь не соответствуют в строении одноименным образованиям у позвоночных. В заднюю кишку, перед последней поранкой, открывается проток так называемого чернильного мешка. В задней грушевидной железе, выделяющая черную, как чернила, чернильную жидкость.

Органы дыхания. Головоногие имеют настоящие ктении. У всех головоногих два. у *Tetrapanchia* (*Nautilus*) их четыре. Ктении расположены в мантийной полости симметрично по бокам туловища. Жабры перистолетные, свободными концами направлены вперед. Обмен воды в мантийной полости обеспечивается сокращением мантийных мышц и перистолетными поронками. По количеству жабр *Cephalopoda* делятся на два типа: четырехжаберные (*Tetrapanchia*) и двужаберные (*Dibranchia*).

Выделительная система. Выделительная система состоит из 4 или 2 пар почечных отверстий. Их лежат по бокам порошицы, на особых почечных отверстиях, внутренние концы почек открываются в перикардальный отдел мантийной полости. Почечные мешки, иногда срастающиеся друг с другом, лежат в мантийной полости. Проходящие рядом с почками приносящие почечные сосуды (с венозной кровью) образуют многочисленные венозные выпячивания (венозные придатки), которыми вдаются в мантийную полость. Этим облегчается извлечение почками продуктов обмена веществ из крови.

Сердечно-сосудистая система. Сердце всех головоногих состоит из одного предсердия и двух желудочков. Два или четыре предсердия (рис.132). Головоногие имеют и заднего концов желудка отходят головная и внутренностная вены. Головная вена идет рядом с пищеводом и дает ветви к щупальцам и мантийной полости. Внутренностная обеспечивает кровью кишечник и половые органы. Внутренностная вена в капилляры, из которых берут начало вены. Вены собираются в голове в одну кольцевую вену, от которой рядом с пищеводом, по назад, отходит крупная головная вена.

Головная вена делится на заднем конце на 2 или 4 (смотря по количеству жабр) жабрных сосудов, которые принимают ещё кровь из жабр. Жабры имеют венозную кровь к жабрам. Перед поступлением в жабры они имеют сократимые мускулистые расширения, так называемые венозные расширения, которые ритмическими сокращениями способствуют поступлению крови в жабры. Кровь окисляется в капиллярах жабр и затем по артериям попадает в предсердия сердца. Капилляры вен и артерий в мантийной полости непосредственно переходят друг в друга, только в некоторых

местах между ними остаются лакунарные пространства, что делает кровеносную систему головоногих почти замкнутой. Кровь содержит гемоцианин - богатое медью соединение, которая на воздухе синее.

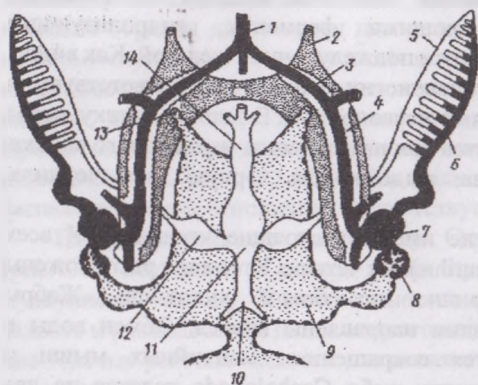


Рис.132. Центральная часть кровеносной системы, жабры и почки каракатицы *Sepia* (из Кестнера). 1-головная вена, 2-наружное отверстие почек. 3-полая вена, 4-почка, 5-уносящий жаберный сосуд, 6-приносящий жаберный сосуд, 7-венозное (жаберное) сердце, 8-перикардальная железа, 9-перикардальная полость, 10-внутренняя аорта, 11-желудочек, 12-предсердие, 13-

репо-перикардальное отверстие, 14-головная аорта (черным обозначены сосуды, по которым циркулирует венозная кровь, белым - сердце и сосуды с артериальной кровью).

Нервная система. Крупные ганглии образуют общую окологлоточную нервную массу - головной мозг, в который включены церебральный ганглий и большой висцеральный. Пара педальных ганглиев подразделяется на два нервных узла: брахиальный, или ганглий щупалец, и инфундибулярный, или ганглий воронки. От заднего отдела ганглиозной массы отходят два крупных мантийных нерва, образующих на внутренней поверхности мантии, по бокам в передней части туловища, два больших звездчатых ганглия. У более примитивных четырехжаберных центральная нервная система устроена проще. Она состоит из трех коротких нервных дуг, одной надглоточной и двух подглоточных, причем, по бокам пищевода все дуги соединяются между собой. Дуги усеяны ганглиозными клетками и несут характер нервных тяжей (как у *Amphineura*).

Органы чувств. Головоногие обладают высокоразвитыми органами чувств. Для чувства обоняния служат либо осфрадии, расположенные у основания жабр (*Nautilus*), либо пара расположенных под глазами обонятельных ямок (*Dibranchia*), небольших кожных углублений, выстланных чувствительным эпителием и иннервируемых от церебральных ганглиев. Острота обоняния довольно велика, что показывают опыты над ослепленными осьминогами, которые чувствуют положенную в аквариум рыбу на расстоянии 1,5 м. Имеется пара статоцистов, находящихся внутри хрящевой головной капсулы. Их удаление ведет к утрате способности ориентироваться и

пространстве. Статоцисты некоторых головоногих могут функционировать как орган слуха.

Очень важную роль в жизни головоногих играют глаза. Строение глаза очень схоже со строением глаза позвоночных. Это, однако, не свидетельствует о родстве этих групп. Глаза носят характер крупных, замкнутых, сложно устроенных глазных пузырей. Сначала у зародыша образуется первичная глазная ямка, которая отшнуровывается от кожи и дает глазной пузырь. Глубокая часть стенки пузыря превращается в сетчатку, а наружная, прилегающая к коже часть дает в совокупности с наружным эпителием двухслойное эпителиальное тело. Вокруг глаза возникает кольцевая складка кожи - радужина. Она нарастает над глазом в виде свода, но не вполне смыкается, поэтому в центре свода остается отверстие - зрачок. Между тем обоими слоями эпителиального тела выделяется одним слоем к наружи, 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, смыкается не полностью, сохраняя эксцентрическое отверстие. Сетчатка глаз состоит из очень длинных (иногда до 0,5 мм) клеток, к ней подходит зрительный нерв, образующий под самым глазом очень крупный зрительный ганглий, состоящий из нескольких ярусов нервных клеток. В отличие от многих других головоногих, у наутилусов зрение развито слабо. Их глаза, в остальном хорошо оформленные, не имеют хрусталика и представляют собой незамкнутую камеру с отверстием, через которое свет попадает на сетчатку через слой воды. Недостаток зрения у наутилусов компенсируется хорошим обонянием, позволяющим наутилусу находить добычу и партнёров для спаривания.

Глаза головоногих обладают аккомодацией, которая совершается не изменением кривизны хрусталика (как, например, у человека), а его приближением или удалением от сетчатки. Для этого служит особый ресничный мускул, прикрепленный к экватору хрусталика (подобно фокусированию фотоаппарата и глазу рыб и амфибий). Кроме того, в глазу кальмаров имеются приспособления к видению при более сильном и более слабом освещении. Острота зрения животного отчасти зависит от числа светочувствительных элементов. В глазах головоногих таких элементов очень много. Так, у каракатицы *Sepia* на 1 мм² сетчатки приходится 105000 клеток, у кальмара *Loligo* - 165000. Некоторые головоногие моллюски имеют цветное зрение. Доказательства были найдены у сверкающего кальмара, который различает красный, фиолетовый и жёлтый цвета за счет особых молекул сетчатки глаза.

Половая система и размножение. Головоногие раздельнополые животные. В редких случаях хорошо выражен половой диморфизм. Например, самка аргонавта (*Argonauta*) в несколько крупнее самца (рис.133). Самка в

период размножения выделяет вокруг тела при помощи особых желез на щупальцах тонкостенную пергаменто-образную выводковую камеру для вынашивания яиц. Самец аргонавта имеет особое удлиненное половое щупальце, заполняемое в период размножения половыми продуктами.

Половые железы и половые органы непарные. Только у наutilus сохранились парные протоки, отходящие от непарной гонады. У самцов семяпровод переходит в сперматофорную сумку, где сперматозоиды склеиваются в пакеты - сперматофоры. У каракатицы сперматофор имеет форму шашки, и его полость заполнена сперматозоидами, а выходное отверстие закрыто пробкой. В период размножения самец каракатицы при помощи полового щупальца с ложковидным концом передает сперматофор в мантийную полость самки. Там пробка разбухает и взрывается. Спермии входят в мантийную полость, и происходит оплодотворение яиц. У самца аргонавта во время брачного поведения половое щупальце автоматически отрывается (аутономия), плавает и активно заползает в мантийную полость самки. Сперматофоры выходят из полости щупальца, раскрываются и спермии оплодотворяют яйца. Французский зоолог Жорж Кювье в XIX веке обнаружил в мантийной полости самок аргонавтов половое щупальце с присосками, ошибочно принял его за новый вид паразита, относящегося к плоским червям, и назвал его *Hectocotylus* (тысячи щупалец). Название *гектокотиль* сохранилось за половым щупальцем головоногих моллюсков. У самок головоногих имеются особые нидаментальные железы, впадающие в яйцевод и выделяющие оболочку вокруг яиц. Оплодотворение происходит в мантийной полости самки.

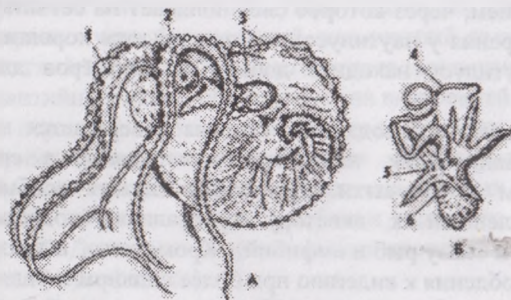


Рис.133. Аргонавт. А - самка, сидящая в раковине (уменьшено), Б -самец (увеличено): 1 - воронка, 2 - глаз, 3 - раковина, 4 - гектокотиль, 5 - воронка, 6 - глаз (по Догелю).

Головоногие откладывают яйца на дне. Иногда наблюдается забота о потомстве. Самка аргонавта вынашивает яйца в выводковой камере, и осьминоги размещают яиц в укрытиях из камней или в пещерах и охраняют их. Развитие прямое, без метаморфоза. Из яиц выходят маленькие сформированные головоногие моллюски.

Классификация. Головоногие - относительно небольшая, но весьма высоко организованная группа моллюск. Это исключительно морские животные, известные до глубины 5500 м (*Chiroleuthis lacertosa*), а возможно, проникающие ещё глубже. Помимо донных, есть многочисленнее

пелагические виды, часто хорошие пловцы, конвергентно похожие на быстрых пловцов в других группах животных (рис.134). Многие пелагические виды, по-видимому, являются космополитами. У многих видов имеют место суточные и сезонные вертикальные миграции, а также часто нерестовые и кормовые миграции.



Рис.134. Разнообразие головоногих моллюсков: 1 - осьминог; 2 - каракатица; 3 - кальмар; 4 - наutilus; 5 - аргонавт.

Современные головоногие делятся на два подкласса: четырехжаберные или наутилоидеи (*Tetrabranchia*=*Nautiloidea*) и двужаберные (*Dibranchia*=*Coleoidea*).

Подкласс 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 и настоящее время принадлежит один род *Nautilus* кораблик с небольшим количеством видов, обитающих в Индийском и Тихом океанах. Ископаемые формы *Orthoceras*.

Надотряд 2. Аммониты (*Ammonoidea*). Группа, целиком вымершая в меловом периоде. Представители *Turrilites*, *Ammonites*. Внутреннее строение аммонитов плохо известно, поэтому не ясно их систематическое положение. Устройство раковины приближает их к четырехжаберным.

Подкласс 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.

Отряд 2. Восьминогие (Octopoda). большей частью донные формы с мешковидным телом и вполне редуцированной раковиной; щупалец 8, ловчих щупалец нет. Представители: аргонавт *Argonauta*, осьминоги *Octopus*.

Многие головоногие моллюски имеют промысловое значение. Мясо каракатиц, кальмаров и осьминогов используется в пищу. Мировой улов головоногих моллюсков настоящее время достигает более 1600 тыс. т. в год. Каракатиц и некоторых осьминогов добывают также с целью получения чернильной жидкости, из которой изготавливают натуральную тушь и чернила высокого качества.

Филогения головоногих моллюсков. Самой древней группой среди головоногих моллюсков считается наутилиды. Их раковины в ископаемом состоянии известны в кембрийских отложениях. Примитивные наутилиды имели невысокую коническую раковину всего лишь с несколькими камерами и с широким сифоном. Предполагается о том, что головоногие моллюски произошли от древних ползающих раковинных моллюсков с простой конической раковиной и плоской подошвой, как у некоторых ископаемых моноплакофор. Существенным ароморфозом в возникновении головоногих является появление перегородок и камер в раковине, что положило начало развитию у них гидростатического аппарата и определило возможность всплывать на поверхность. Возможно, параллельно происходило формирование воронки и щупалец. Раковины древних наутилид были разнообразными по форме: длинные конические и плоские спирально закрученные с разным числом камер. Среди них встречались и гиганты до 4-5 м (*Eufodoceras*), которые вели придонный образ жизни. Наутилиды претерпели в процессе исторического развития несколько периодов расцвета и угасания и просуществовали до наших дней.

В Девоне параллельно с наутилидами начинает встречаться другая группа головоногих моллюсков - бактриты (*Bactritoidea*), сравнительно мелкие по размерам и слабо специализированные, чем наутилиды. Предполагается, что эта группа головоногих произошла от общих, пока неизвестных предков с наутилидами. Бактриты дали начало двум ветвям аммонитам и белемнитам.

Надотряд аммонитов (*Ammonoidea*) появился в девоне и вымер в конце мела. В период расцвета аммониты успешно конкурировали с наутилидами, численность которых в это время заметно падала. Раковина аммонитов была более легкой и прочной, чем у наутилид. Перегородки между камерами были волнистыми, а линии перегородок на раковине зигзагообразными, что увеличивало прочность раковины. Раковины аммонитов были спирально закрученными. По ископаемым остаткам можно предполагать, что у аммонитов имелось до 10 щупалец, возможно, были два ктенидия, клювообразные челюсти, чернильный мешок. У аммонитов, по-видимому,

шла олигомеризация метамерных органов. Аммониты были несравненно более разнообразными, чем наутилиты, и среди них встречались наземные, бентосные и планктонные формы. Большинство аммонитов имели небольшие размеры, но встречались гиганты с диаметром раковины до 2 м. Аммониты были одними из самых многочисленных морских животных в меловом периоде. Их ископаемые раковины служат руководящими формами в геологии мелового периода и позроста пластов.

Пятая ветвь. Эволюции головоногих, гипотетически выводимая от наутилитов, была представлена подклассом белемнитов (Belemninoidea). Они появились в триасе, процветали в меловом периоде и вымерли в начале палеогеновой эры. По своему внешнему виду они близко стояли к наутилитам, но относились к другому подклассу Coleoidea. По форме тела они напоминают современных кальмаров. Но белемниты отличались от них наличием тяжелой хитиновой раковины покрытой кожей. В геологических отложениях встречаются остатки раковин, особенно их концевые пальцеобразные отростки, получившие «чертовыми пальцами». Белемниты нередко были огромными: их длина достигала нескольких метров. Вымирание наутилитов и белемнитов, вероятно, было связано с усилившейся конкуренцией с костистыми рыбами. В кайнозое появляется безраковинные головоногие с быстрым реактивным движением, со сложноразвитой нервной системой и органами чувств. Они и стали «приматами» моря и могли начать конкурировать как хищники с рыбами. Эта группа появилась еще в меловом периоде и расцвета достигла в кайнозойскую эру.

Задачи задания. Головоногие моллюски (С=58)

1. Строение тела головоногих: А- состоит из головы, тела и ноги, Б- состоит из головы и туловища, В- билатериально симметричное, Г- без симметрии, Д- раковина редуцирована, Е-раковина покрывает голову, Ж- раковина спиральная, З- раковина под мантией.

2. Мантия головоногих: А- восемь или десять, Б- кончики утолщены, В- расширены у основания головы, Г- с множеством присосок, Д- покрыты мантийными полосками, Е-расположены вокруг рта, Ж- у десятиногих мантия удлинена, З- у восьминогих два из них укорочены, И-их функции связаны с движением, К-их функции ловля и присасывания.

3. Характерные черты мантии головоногих: А- сильными мышцами, Б- мантийная полость, В- на спине образует мантийную полость, Г- на брюшке образует мантийную полость, Д- ротовым отверстием открывается наружу. Е- мантийным отверстием сообщается внешней средой.

4. Как происходит реактивное движение головоногих? А- мышц мантии сокращаются, Б- происходит торможение мышц, В- щели мантии замыкаются. Д- мантийная полость сжимается, Е- мантийная полость расширяется, Ж- мантийная полость сжимается, З- мантийная полость расширяется, И- мантийная полость сжимается, К- мантийная полость расширяется, Л- мантийная полость сжимается, М- мантийная полость расширяется, Н- мантийная полость сжимается, О- мантийная полость расширяется, П- мантийная полость сжимается, Р- мантийная полость расширяется, С- мантийная полость сжимается, Т- мантийная полость расширяется, У- мантийная полость сжимается, Ф- мантийная полость расширяется, Х- мантийная полость сжимается, Ц- мантийная полость расширяется, Ч- мантийная полость сжимается, Ш- мантийная полость расширяется, Щ- мантийная полость сжимается, Ъ- мантийная полость расширяется, Ы- мантийная полость сжимается, Ь- мантийная полость расширяется, Э- мантийная полость сжимается, Ю- мантийная полость расширяется, Я- мантийная полость сжимается.

5. Какие органы находятся в полости мантии? А- желчные каналы, Б- слюнные железы, В- анальное отверстие, Г- половые железы, Д-мочеточники, Е- органы дыхания.

6. Каких органов окружает скелет головоногих? А- головного мозга, Б- нервных ганглиев, В- глаза, Г- щупалец, Д- мантийную полость, Е- орган равновесия.

7. Составьте парные ответы из органов и соответствующих им свойств: А-жабры, Б- чернильный мешок, В- печень, Г- челюсти, Д- осфрадий, Е- глаза, Ж- сперматофора; 1- пищеварение, 2- находится в мантийной полости, 3- образует дымовую завязь, 4- оплодотворяет самку, 5- размельчает пищу, 6- обладает свойством аккомодации, 7- чувствует запах.

8. Черты, свойственные головоногим: А-самцы мельче самок, Б- сперматозоиды выводятся в воду, В- сперматозоиды накапливаются в сперматофорах, Г- органов копуляции нет, Д- одна из щупалец превращена в орган копуляции, Е- оплодотворение в воде. Ж- оплодотворение в полости мантии, З- яйца покрыты оболочкой, И-охраняют яйца, К- развиваются метаморфозом.

9. Составьте парные ответы из головоногих и их характеристик: А- наутилус, Б- каракатицы, В- архитевнис, Г- кальмар, Д-аммониты, Е-осьминог, Ж- спидура, З- аргонавт: 1- длина до 19 м, 2- вымерли, 3- ловчих щупалец нет, 4- раковина спиральная. 5- тело плоское, широкое. 6- только самки имеют раковину, 7- тело торпедообразно удлинено. 8- раковина очень мелкая.

10. Определите систематическое положение каракатицы: А- Cephalopoda, Б- Conchifera, В-Officinalis, Г- Sepia, Д- Molluska, Е- Dibranchia, Ж- Decapoda.

Класс Двустворчатые или Пластинчатожаберные (Bivalvia или Lamellebranchiata)

Общая характеристика класса. Двустворчатые моллюски - морские и пресноводные малоподвижные животные. Их тело уплощено с боков и заключено в раковину из двух створок. К ним относят таких известных моллюсков, как беззубки, устрицы, мидии, морские гребешки и другие. В отличие от других моллюсков они не имеют головы и радулы. Их тело состоит из головы и туловища с ногой. По типу питания двустворчатые преимущественно фильтраторы. Большинство двустворчатые имеют сильно развитые пластинчатые жабры (ктении), выполняющие не только дыхательную функцию, но и роль фильтров для отсеживания пищевых частиц из воды. Многие двустворчатые закапываются в донный ил, спасаясь таким образом от хищников, некоторые лежат на морском дне или облепляют скалы и другие поверхности. Немногие виды, например морские гребешки, способны к непродолжительному активному плаванию. В целом же особенности внешнего и внутреннего строения двустворчатых отражают их экологическую специализацию к малоподвижному или неподвижному образу жизни.

Раковины двустворчатых моллюсков состоят из карбоната кальция и представляют собой две обычно равные по величине створки, скреплённые друг с другом на спинной стороне упругой белковой связкой - лигаментом. Кроме того, соединение раковин обеспечивают чередующиеся выступы (зубы) и выемки, расположенные по спинным краям каждой створке раковины и составляющие замок. Такое устройство раковины позволяет открывать створки для питания или передвижения и плотно закрывать их в случае опасности. У беззубок подобные выступы и выемки отсутствуют. По этой причине их относят к беззамковым. Как правило, раковины двустворчатых моллюсков симметричны. Размеры двустворчатых варьируют от нескольких миллиметров до метра и более. Однако у большинства представителей размеры не превышает 10 см.

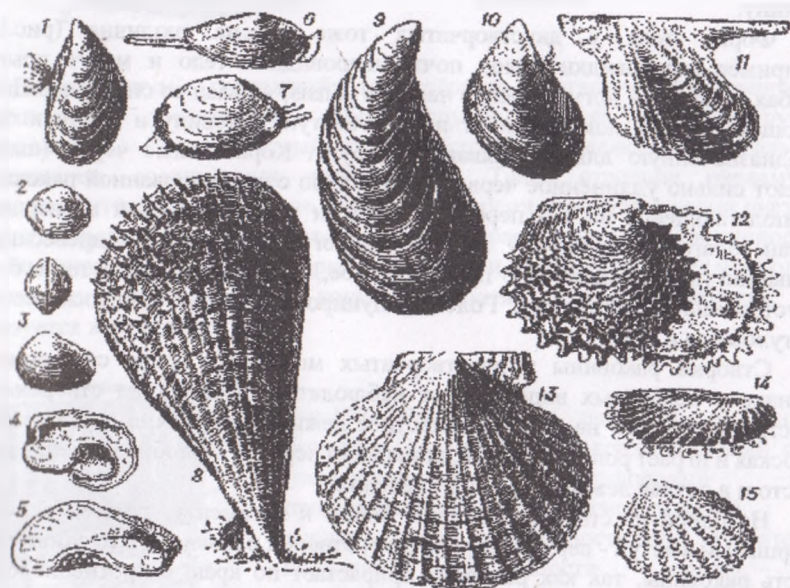


Рис.135. Разнообразие Двустворчатых моллюсков: 1- речная дрейссена (*Dreissena polymorpha*); 2- шаровка роговая (*Sphaerium corneum*); 3- горошинка речная (*Pisidium amnicum*); 4, 5- створка с выводковой камерой: 4- текалии (*Thecalia concamerata*), 5- минери (*Mineria minima*); 6- северная иольдия (*Yoldia hyperborea*); 7- известковая макома (*Macoma balthica*); 8- пинна иглистая (*Pinna muricata*); 9, 10- мидии: 9 - гигантская, или черная, ракушка (*Mytilus grayanus*), 10- черноморская (*M. galloprovincialis*); 11, 12 - морские жемчужницы: 11 - птерия пингвин (*Pteria penguin*), 12 - лучистая жемчужница (*Pinctada radiata*); 13 - приморский гребешок (*Palliopecten yessoensis*); 14 - солемия бореальная (*Solemya borealis*); 15 - неотригония жемчужная (*Meotrigonia margaritacea*).

Внешнее строение. Тело двусторчатых моллюсков, как правило, состоит из туловища, заключающего внутренние органы, и мускулистой ноги, в то время как голова редуцирована. Тело прикрыто раковиной из двух створок, выделяемых складками мантии. Нога, как правило, клиновидная, но у неподвижных форм редуцируется. Форма и размер раковин двусторчатых сильно варьируют. К классу двусторчатых относят самых маленьких по размеру представителей типа моллюсков. Взрослые особи наиболее мелкого вида, *Condylonucula maya*, достигают в длину лишь 0,5 мм. Гигант среди двусторчатых моллюсков гигантская тридакна (*Tridacna gigas*) - может достигать 1,4 м в длину и весить до 200 кг. Наибольшая длина тела у корабельного червя *Kiphus polythalamia* - 1,53 м. Крупнейшим ископаемым моллюском считается *Platyceramus*, чьи ископаемые остатки достигают до 3 м в длину.

Форма тела у двусторчатых тоже весьма различна (рис.135). Например, сердцевидки имеют почти шаровидное тело и могут прыгать, сгибая и разгибая ногу; морские черенки (*Ensis*) в связи со специализацией к роющему образу жизни имеют продолговатую раковину и сильную ногу, предназначенную для закапывания в грунт. Корабельные черви (шашни) имеют сильно удлинённое червеобразное тело с редуцированной раковиной, располагающейся на его переднем конце и видоизменённой в сверлящий орган, благодаря которому моллюск «прогрызает» ходы в древесине. У большинства же видов тело продолговатое, несколько сплюснутое с боков, двусторонне симметричное. Голова редуцирована, и тело моллюски состоит из туловища и ноги.

Створки раковины у двусторчатых моллюсков чаще симметричны. Однако у некоторых видов может наблюдаться асимметрия створок. Так, у устрицы створка, на которой животное лежит, выпуклая, а другая створка плоская и играет роль крышечки, прикрывая первую. Подобное явление имеет место и в случае лежащего на дне гребешка.

На одной из створок раковины ближе к лигаменту, замечен округлый шершавый выступ - верхушка (макушка) створки раковины. Это самая старая часть раковины, так как раковина прирастает по краю с противоположной стороны. Край створки, несущий макушку, называется спинным, или верхним, или замочным краем, противоположный ему край - брюшным, или нижним краем. На переднем конце раковины располагаются нога и биссусные железы (если есть), а на заднем конце открываются отверстия сифонов. Различают также передний и задний края створки (рис.136). На заднем крае располагается мантийный синус, отпечаток заднего мускула-замыкателя. Если расположить раковину верхушкой раковины вверх и передним концом от себя, то створку, находящуюся слева от плоскости смыкания створок, называют левой, а створка, находящуюся справа - правой.

В поперечном разрезе стенка раковины состоит из наружного конхиолинового - (перистракум), внутреннего известкового (остракум) и нижнего перламутрового (гипостракум) слоев (рис.137). Минеральный

компонент раковины (то есть входящий в состав остракума и гипостракума) может быть представлен исключительно кальцитом, как у устриц, или кальцитом и арагонитом.

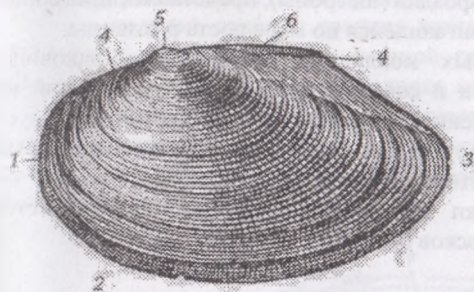


Рис.136. Строение раковины двусторчатых моллюсков: 1 - передний край; 2 - брюшной край, 3 - задний край; 4 - спинной, или замочный, край; 5 - макушка, 6 - наружная связка (лигамент) раковины.

Периостракум, состоящий из твёрдого органического вещества (конхиолина), представляет собой наружный слой и секретируется краем мантии. Перламутровый слой состоит из мелких минеральных пластинок, соединённых конхиолином. Такое строение перламутра вызывает интерференцию света, благодаря чему он переливается всеми цветами радуги. Перламутровый слой утолщается с возрастом моллюска и приростом его раковины. Если между створкой раковины и мантией попадает инородная частица, она обволакивается концентрическими слоями перламутра. Так образуется жемчужина.

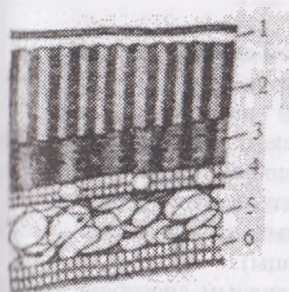


Рис.137. Разрез через раковину и мантию беззубки (по Лайдигу): 1-конхиолиновый слой (периостракум), 2-фарфоровый или призматический слой (гипостракум), 3-перламутровый слой (гипостракум), 4-эпителий наружной поверхности мантии, 5-соединительная ткань мантии, 6-эпителий внутренней поверхности мантии.

Прирост раковины происходит за счёт постепенного отложения краем мантии конхиолинового слоя, а также накопления в раковине минеральных веществ. На раковине заметны концентрические линии, свидетельствующие о неравномерном приросте в изменяющихся условиях окружающей среды (линии прироста). Однако определение возраста раковины по количеству таких концентрических линий не является достаточно точным. Более точно о возрасте моллюска можно сказать по количеству слоёв на поперечном срезе раковины. Створки раковины соединены лигаментом - связкой, состоящей из

утолщённого рогового слоя раковины. Этот факт свидетельствует, что раковина двустворчатых произошла от цельной. У двустворчатого моллюска *Agas* между макушкой и верхним краем располагается связочная площадка (арея). На ней имеются бороздки (шевроны), представляющие собой следы прикрепления связки, передвигающейся по мере роста раковины.

У большинства двустворчатых моллюсков на створках раковины расположен замок - система зубцов и соответствующих им углублений на спинном крае раковины с внутренней поверхности. Замок препятствует смещению створок относительно друг друга. Замок может быть равнозубый (таксодонтный) и разнозубый (гетеродонтный). У некоторых *Bivalvia* он редуцирован, например, у беззубки (*Anodonta*). Строение замка является важным для идентификации моллюсков (рис.138).

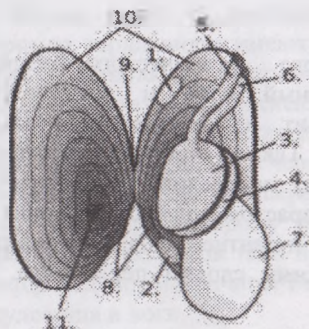


Рис.138. Вскрытая мантийная полость европейской жемчужницы (*Margaritifera margaritifera*). 1 - задний замыкатель, 2 - передний замыкатель, 3 - верхняя полужабра, 4 - нижняя полужабра, 5 - выводной сифон, 6 - вводной сифон, 7 - нога, 8 - замок, 9 - закругление, 10 - мантия, 11 - верхушка раковины.

Нога (мускулистый непарный вырост брюшной стенки) у двустворчатых моллюсков клиновидная, служит для зарывания в грунт и ползания. У наиболее примитивных форм (отряд *Protobranchia*) нога, как и у брюхоногих, с плоской ползательной подошвой. Некоторые двустворчатые, прикрепляющиеся к субстрату, имеют в ноге особую биссусовую железу, выделяющие биссусные нити, при помощи которых моллюск «прирастает» к поверхности дна (мидии). У многих двустворчатых, ведущих неподвижный образ жизни, нога редуцируется полностью (устрицы).

Пищеварительная система. В связи с пассивным способом питания, путём фильтрации, пищеварительная система двустворчатых имеет некоторые особенности.

Вода, поступающая через вводной сифон, направляется к переднему концу тела, омывая жабры и 2 пары длинных треугольных ротовых лопастей. На жабрах и ротовых лопастях имеются чувствительные клетки (органы вкуса) и мелкие желобки, по которым пищевые частицы транспортируются в рот, находящийся около переднего замыкателя. Из рта пища поступает в короткий пищевод и затем в мешковидный энтодермальный желудок. Так как у двустворчатых редуцирована голова, то глотка, радула и слюнные железы у них отсутствуют. В желудок открывается несколько пищеварительных желез.

часто через пару дивертикулов, как, например, двухлопастная печень. Печень не только выделяет пищеварительные ферменты, её клетки также фагоцитируют пищевые частицы. Таким образом, у двустворчатых имеется такженутриклеточное пищеварение.

От желудка отходит средняя кишка, которая далее делает несколько изгибов и направляется по спинной стороне туловища к заднему концу, переходит в заднюю кишку, которая открывается анальным отверстием в мантийную полость над задним замыкателем (рис.139). Экскременты с током воды выбрасываются через выводной сифон наружу. Задняя кишка обычно проходит через желудочек сердца (специфическая особенность двустворчатых).

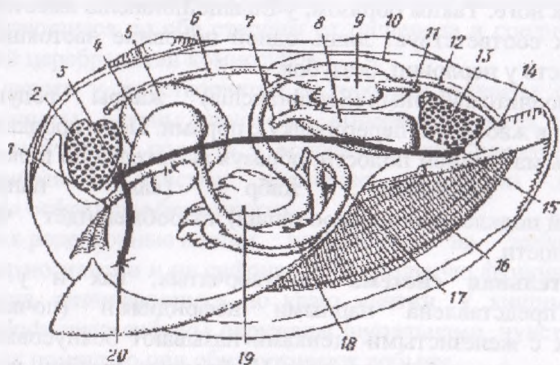


Рис. 139. Схема внутреннего строения пластинчатожаберного моллюска (из Реманс): 1 - рот, 2-передний мускул-замыкатель, 3 - церебро-плевральный ганглий, 4 - желудок, 5 - печень, 6- передняя аорта, 7 - наружное отверстие почки, 8-почка, открывающаяся в перикардий, 9- сердце, 10 - перикардий, 11-задняя аорта, 12- задняя кишка, 13-задний мускул-замыкатель, 14 - анальное отверстие, 15- висцеро-париетальный ганглий, 16 -жабры, 17 - отверстие гонады, 18 - средняя кишка, 19 - гонада, 20 - педальный ганглий.

Описанные выше особенности пищеварительного тракта характерны для фильтрующих двустворчатых. У хищных двустворчатых стебелёк может быть сильно редуцирован, но зато в ряде случаев имеется мускульный желудок, выстланный хитином, в котором пища перетирается ещё до начала пищеварения. В других случаях пищеварительный тракт хищных моллюсков схож с таковым у двустворчатых.

Дыхательная система представлена жабрами (ктениями). Особенности строения жабр варьируют у различных групп двустворчатых. Первичножаберные (Protobranchia), являющиеся наиболее примитивными двустворчатыми, имеют пару типичных ктений с жаберными лепестками.

У нитежаберных (Filibranchia) имеются нитевидные жабры. Нитевидные жабры характеризуются тем, что их жаберные лепестки удлинены в нити, образующие сначала нисходящее, а затем восходящее колено. Соседние нити скрепляются друг с другом при помощи жёстких ресничек, формируя пластинки, у части представителей жаберные нити свободны. Нитевидные жабры свойственны мидиям, устрицам, гребешкам.

У отряда Eulamellibranchia имеются пластинчатые жабры. Это дальнейшая модификация нитевидных жабр. В них возникают перегородки между соседними нитями, а также восходящими и нисходящими участками одной нити. Так образуются жаберные пластинки. Каждая жабра состоит при этом из двух полужабр: наружной, прилегающей к мантии, и внутренней, прилегающей к ноге. Таким образом, у Eulamellibranchia имеется 4 жабры, но каждая из них соответствует лишь одной половине настоящего ктенидия. Такие жабры есть у перловиц, беззубок.

У перегородчатожаберных (Septibranchia) жабры редуцированы и преобразованы в жаберную перегородку с порами. Перегородка отгораживает верхнюю часть мантийной полости, образуя дыхательную полость. Наконец, у видов, лишённых жабр (как, например, у представителей подкласса Anomalodesmata), газообмен идёт через стенку мантийной полости.

Выделительная система двустворчатых, как и у большинства моллюсков, представлена парными нефридиями (почками). Почки двустворчатых с железистыми стенками называют болюсовыми органами. Почки представляют собой длинные V-образные трубки, которые одним концом открываются в перикард, другим - в мантийную полость, откуда продукты обмена уносятся с током воды. По своему происхождению они являются типичными целомодуктами.

Кроме почек, выделительную функцию также выполняет стенка перикарда, видоизменённая в парные перикардальные железы. Иногда они обособляются от остального перикарда в виде двух мешковидных образований - кеберовых органов. Продукты выделения этих желёз попадают в перикард, а оттуда через почки транспортируются наружу.

Кровеносная система двустворчатых, как и всех моллюсков, незамкнутая, то есть кровь циркулирует не только по сосудам, но и по лакунам (промежуткам между органами). Сердце расположено на спинной стороне и состоит из 1 желудочка и 2 предсердий. Как упоминалось выше, сквозь желудочек проходит задняя кишка.

От желудочка отходят мощные передняя и задняя аорты, ветвящиеся в артерии. Из них кровь (гемолимфа) изливается в лакуны и отдаёт кислород тканям. Передняя артерия идёт вперёд над кишкой и снабжает кровью внутренности, ногу и переднюю часть мантии, а задняя направлена назад под кишечником и вскоре распадается на задние мантийные артерии. Далее уже ставшая венозной, кровь собирается в крупную продольную лакуну под сердцем и направляется в приносящие жаберные сосуды. Потом насыщенная

кислородом артериальная кровь по выносящим сосудам возвращается из жабр в сердце. В выносящие жаберные сосуды изливается также кровь, которая, минуя жабры, проходит через почки, где освобождается от продуктов обмена.

Кровь двустворчатых обычно лишена какого-либо дыхательного пигмента, хотя у представителей семейств Arcidae и Limidae имеется гемоглобин. Растворённый непосредственно в плазме крови. У хищного двустворчатого моллюска *Potamya* в крови есть красные амёбоциты, содержащие гемоглобин.

Нервная система. Как и у большинства моллюсков, нервная система у двустворчатых разбросанно-узлового типа. У них она устроена проще, чем у брюхоногих. Из-за редукции головы церебральные ганглии слились с плевральными, так образовались парные цереброплевральные сдвоенные узлы, располагающиеся по обе стороны от пищевода и соединяющиеся над глоткой тонкой церебральной комиссурой.

Органы чувств у двустворчатых моллюсков развиты слабо. В ноге имеютсястатоцисты - органы равновесия, иннервирующиеся церебральными ганглиями. В мантийной полости у основания жабр находятся осфрадии - органы химического чувства, возможно, осфрадии двустворчатых негомологичны осфрадиям брюхоногих.

Отдельные рецепторные клетки разбросаны на жабрах, ротовых лопастях, по краю мантии и на сифонах. Осязательную функцию выполняют также щупальца, развивающиеся по краю мантии. У хищных *Bivalvia* из отряда *Anomalodesmata* сифоны окружены щупальцами, чувствительными к вибрациям, с их помощью они обнаруживают добычу.

Многие двустворчатые лишены глаз, однако представители групп *Arcoidea*, *Limorsoidea*, *Mytiloidea*, *Anomioidea*, *Ostreoidea* и *Limoidea* имеют простые глазки, расположенные по краю мантии. Они состоят из ямки, выстланной светочувствительными клетками, и светопреломляющего хрусталика. У морских гребешков имеются инвертированные глазки довольно сложного строения, состоящие из хрусталика, двухслойной сетчатки и погнутой светоотражающей поверхности. У всех двустворчатых есть светочувствительные клетки, благодаря которым моллюски определяют, когда его полностью накрывает тень.

Половая система. Двустворчатые раздельнополые моллюски. Парные гонады расположены в передней части тела у основания ноги. Парные половые протоки (яйцеводы или семяпроводы), открываются в мантийную полость. У некоторых видов половые протоки отсутствуют, и половые клетки выходят из гонад в мантийную полость через разрывы тканей. Оплодотворение наружное. Мужские половые клетки из мантийной полости выводятся через сифон наружу, а затем током воды застревают в мантийную полость самок, где и происходит оплодотворение яиц. Оплодотворение возможно только при тесном скоплении моллюсков.

Развитие. Большинство двустворчатые моллюски развиваются с метаморфозом. Из оплодотворенных яиц выходит личинка велигер,

выполняющая расселительную функцию. Через некоторое время велигер оседает на дно и прикрепляясь биссусной нитью, теряет парус и превращается во взрослого моллюска. У некоторых пресноводных моллюсков (беззубка, перловица) из яйца развивается личинки глохидия (рис.140), имеющий тонкостенную двустворчатую раковину с крючками на брюшном крае.



Рис. 140. Личинка глохидий беззубки. 1-створки раковины, 2-зубчики раковины, 3-мускулы-замекатели раковины, 4- пучки чувствительных щетинок.

Личинка плавает в воде, хлопая створками. С помощью биссусной нити глохидий прикрепляется к жабрам мимо проплывающих рыб, а затем

зубцами раковины внедряются в их ткани. Развитие протекает в коже рыб и из глохидиев формируются маленькие моллюски, которые через разрыв опухолевых бугорков на коже рыбы выпадают на дно водоема. Эктопаразитизм личинок обеспечивает расселение моллюсков по водоему. Некоторые пресноводные двустворчатые развиваются без метаморфоза. Например, яйца шаровика (*Sphaerium*) развиваются в мантийной полости. Из яиц выходят маленькие двустворчатки.

Классификация. Класс двустворчатых моллюсков подразделяется на три надотряда: Первичножаберные (Protobranchia), Настоящие пластинчатожаберные (Autobranchia) и Перегородчатожаберные (Septibranchia). Хотя эти группы систематиками рассматриваются в разных рангах (от отряда до подкласса).

Надотряд Первичножаберные (Protobranchia) - примитивные двустворчатые. Многие из них характеризуются примитивным строением жабер, в виде парных перистых ктенидиев. Замок раковины многозубчатый. Зубцы замка почти одинаковые по форме, их число увеличивается по мере роста раковины. Клиновидная нога с небольшой подошвой без биссусной железы. В ноге имеютсястатоцисты открытого типа. Плевральные ганглии обособлены от церебральных ганглиев. Моллюски распространены в северных морях. Большинство виды собиратели-грунтоеды. В их ротовых лопастях имеются крупные и длинные придатки, при помощи которых они собирают детрит. К первичножаберным относятся мелкие морские двустворчатые *Nuculana*, *Goldia*. Моллюски *Nuculana pernula* образует плотные поселения.

Надотряд настоящие пластинчатожаберные (Autobranchia) - разнообразная группа с видоизмененными ктенидиями с нитевидными жаберными лепестками. Нити каждой стороны жабры образуют одну

полужабру, и потому в мантийной полости имеются четыре пластинчатые полужабры. Нити каждой полужабры могут быть свободными и соединяться между собой лишь щетинками, образуя нитевидные жабры. Если нити полужабр соединены между собой многочисленными поперечными мостиками, то образуется пластинчатые жабры. Жабры, кроме дыхательной функции, выполняют и роль фильтра для фильтрации пищевых частиц. Замки разнообразны по форме, у некоторых видов редуцированы. Нога клиновидная, или редуцирована. К надотряду относятся восемь отрядов морских и пресноводных двустворок.

Униониды (*Unionida*) - пресноводные двустворчатые, ведут преимущественно роющий образ жизни. Раковина с замком или без замка. Нога клиновидная, без биссуса. Жабры пластинчатые. Развитие с личинкой - глохидием или прямое. В реках наиболее часто встречаются беззубки (*Anodonta*) и перловицы (*Unio*). В реках Евразии и Северной Америки обитают пресноводные жемчужницы (*Margaritifera*), а на Дальнем Востоке - крупные гребенчатки кристарины (*Cristaria*). Наибольшее практическое значение имеет семейство пресноводных жемчужниц (*Margaritiferidae*), которые способны образовывать жемчуг. Среди семейства унионид (*Unionidae*) имеются промысловые виды перловиц и беззубок с красивым перламутром. К их числу относятся гребенчатки (*Cristaria*), раковина которых достигает 34 см. Из гребенчаток в Китае, Японии, Индокитае изготавливают изделия из перламутра.

Митилиды или мидии (*Mytilida*) главным образом, морские формы. Ведут малоподвижный или прикрепленный образ жизни. К ним относятся моллюски из семейств арки (*Arcidae*), устриц (*Ostreidae*) и мидий (*Mytilidae*). Представители всех этих трех семейств относятся к важнейшим промысловым видам моллюсков, используемых в пищу. Арки неподвижные моллюски симметричными створками и равнозубым замком. Нога хорошо развита и снабжена особой присоской для прикрепления. Устрицы обладают несимметричной раковиной, одним мускулом-замыкателем. У них замка нет, жабры нитевидные, нога отсутствует. Известно около 50 видов устриц. Их мировая добыча достигает нескольких десятков тысяч тонн в год. Существует множество ферм, где разводят устриц. Мидии обладают раковиной с симметричными створками с сине-фиолетовым перламутром, нога маленькая, с биссусной железой. Мидии прикрепляются ко дну при помощи биссусных нитей. Жабры нитевидные. Мировая добыча мидий в год составляет около 250 тыс. т. Мидии и устрицы — эффективные биофильтраторы, имеющие существенное значение в биологической очистке вод. К митилидам так же относятся камнеточцы (семейство морские финики - *Lithophagidae*), близкие к мидиям. Они протачивают ходы в известняке при помощи кислого секрета мантийной железы и прикрепляются к стенкам ходов биссусом, выставляя наружу сифоны.

Особый интерес представляет подотряд морские жемчужницы (*Pteriina*). Самым лучшим жемчуг дают пинктады (*Pinctada*) и птериин (*Pteria*). У них рако-

вины крупные, с толстым перламутром, с прямым замковым краем. Жемчужницы - неподвижные моллюски, прикрепляются ко дну при помощи биссуса.

Пектиниды (Pectinida). Среди пектинид наиболее известно семейство морских гребешков (Pectinidae). Гребешки - крупные моллюски с асимметричными створками раковины. Наружный край раковины с радиальными ребрами. Нога рудиментарна. Имеют только один мускул-замыкатель. Гребешок, сокращая мускула-замыкателя и хлопая створками раковины, реактивным способом может переплывать на небольшие расстояния. Среди гребешков много промысловых видов. На Дальнем Востоке в пищу употребляют *Patinopecten yessoensis*.

Люциниды (Lucinida) - обитатели морей и пресных вод. В пресных водах часто встречаются Семейства горошины (Pisidiidae) и шаровок (Euperidae). Эти мелкие двустворчатые с прямым развитием. Яйца у них развиваются в выводковых камерах на внутренних жабрах.

Венериды (Venerida) - Самый обширный отряд, включающий около 40 семейств. К отряду относятся самые крупные моллюски тридакны (Tridacnidae), достигающие до 250 килограммов весом (*Tridacna gigas*). Они встречаются в Индийском и Тихом океанах. У тридакны имеется только одна группа мышц - замыкателей. Тридакны, обычно, лежат на спинной стороне раскрытыми створками вверх. В утолщенном крае мантии тридакны живут симбиотические водоросли - зооксантеллы, которых они частично переваривают.

Семейства сердцевидок (Cardiidae) и венерид (Veneridae) - обширные группы морских тепловодных двустворок. Раковина сердцевидок напоминает по форме сердце. Замок хорошо развит. Нога длинная, и с ее помощью сердцевидки зарываются и даже подпрыгивают, спасаясь от врагов. Сердцевидки и венериды съедобны. Крупные виды являются промысловыми.

В пресных и солоноватых водах встречаются представители семейства дрейссены (Dreissenidae). Раковина дрейссены внешне похожа на мидий и прикрепляются к субстрату также при помощи биссуса. В реках и в опресненных участках Черного и Каспийского морей встречается *Dreissena polymorpha*. Она часто образует плотные поселения, и, нередко, засоряющие водостоки и трубы.

Среди венерид имеются экологически уклонившиеся виды семейства камнеточцев - фолад (Pholadidae) и семейство древоточцев (Teredinidae). Они обладают сверлильным аппаратом на раковине и длинными сифонами. Фолადы - довольно крупные моллюски, до 12 см в длину. Они повреждают известняки, песчаники и даже бетон. Древоточцы обладают червеобразным телом, поэтому их называют «корабельными червями». На переднем конце тела у них находится маленькая раковина, а на заднем - длинные сифоны. В Черном море распространен *Teredo navalis*.

Перегородчатожаберные (Septibranchia) - небольшие морские моллюски. Типичным представителем является Cuspidaria. У них жабры

видоизменены в перегородки и вместо них функционируют наджаберные участки мантийной полости. Раковина с оттянутым задним концом, из которого выдаются сифоны. Замок редуцирован. Нога клиновидная, с бороздой. Преимущественно хищные образ жизни.

Значение двустворчатых моллюсков. Начиная с доисторического времени, двустворчатые моллюски составляли важную часть рациона жителей побережья. Ещё римляне разводили устриц в прудах, а ныне большинство употребляемых в пищу двустворчатых моллюсков выращивают в мариккультуре. Изучение жизненных циклов съедобных двустворчатых сделало возможным разведение их в питомниках, а также разработку новых технологий их разведения. Помимо пищевого применения, двустворчатые являются производителями натурального жемчуга. Жемчужины используют в ювелирном деле, а перламутр из раковин двустворчатых - в изготовлении пуговиц или дешёвых украшений. Промысловое значение имеют различные жемчужницы, устрицы, грешки, мидии и некоторые другие моллюски (рис.141).

С ростом населения на Земле и с развитием технических способов добычи моллюсков объем мировой добычи моллюсков вначале непрерывно возрастал, а затем резко стала падать. Это привело к развитию мариккультуры - искусственное разведение морских животных. Особенно большие успехи достигнуто в разведении мидии и устрицы в США, Японии, Франции, Испании, Италии и России.

Для разведения моллюсков (например, мидий, жемчужниц, устриц, гребешков) на огороженной территории моря устанавливают плоты, к которым подвешивают коллекторы (веревки, метелки, поддоны), на которых оседают личинки моллюсков и дорастают за 2-3 года до товарных размеров. Морских гребешков обычно снимают с коллекторов и доращивают в индивидуальных сетках, погруженных в море. Из мяса моллюсков делают консервы. Отходы производства идут на корм животным, а раковины - на удобрения. Промысел моллюсков для получения перламутра и жемчуга сильно сократился за последние сто лет в связи с истощением природных ресурсов.

В Японии, начиная середины 50-х годов, налажено выращивание морской жемчужницы (*Pinctada*). Это привело к резкому повышению производства жемчуга. В 80-х годах добыча жемчуга в Японии стала достигать 90 тыс. жемчужин в год. Технология выращивания жемчужниц состоит в следующем. Одни хозяйства выращивают жемчужниц до трехлетнего возраста и передают их в жемчуговодческие хозяйства. Там жемчужниц подвергают операции введения бусинки в раковину жемчужницы. Это стимулирует выделение перламутра. Такая методика основана на процесс физиологической реакции жемчужниц к изоляции живого инородного тела путем обволакивания его перламутром. Оперированных моллюсков помещают в сита, которые подвешивают к деревянным плотам. Глубину погружения моллюсков в морскую воду регулируют в зависимости от условий сезона. Через 1-2 года

снимают «урожай»: извлекают из жемчужниц жемчужины. Затем проводится тщательная сортировка жемчуга по размерам и оттенкам, и из них изготавливаются различные ювелирные изделия.

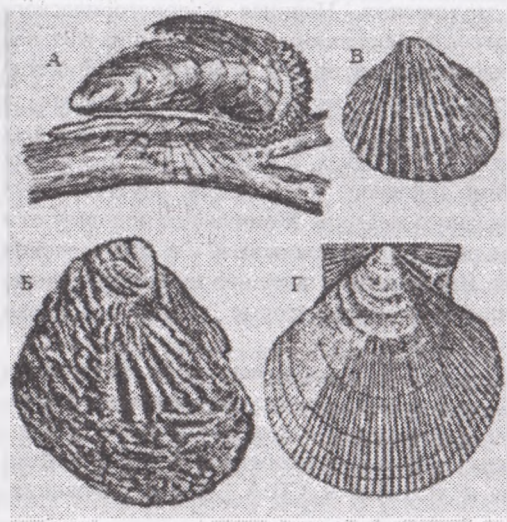


Рис. 141. Морские промысловые моллюски: А-мидия, Б-сердцевидка, В-гребешок, Г-устрица.

Двустворчатые моллюски поглощают и накапливают в своем теле тяжелые металлы и очищают воды от химического загрязнения. Моллюски могут фильтровать в среднем 1 л воды в час. Беззубки и перловицы в реках также представляют мощный биофильтр. Стало известно, что при средней плотности

этих моллюсков, в реках на расстоянии 10 км ниже по течению от крупного поселка или небольшого города вода полностью очищается от органического загрязнения. Поэтому в настоящее время ставится вопрос не о промысле пресноводных ракушек, а об их охране для очистки вод. Искусственное разведение морских промысловых моллюсков также способствует биологической очистке морской воды и накоплению донного ила, в котором развивается богатая фауна донных беспозвоночных. В настоящее время создаются технологии биологического контроля чистоты воды с использованием двустворчатых моллюсков.

Роль двустворчатых моллюсков велика в образовании осадочных пород. Отмирая, моллюски образуют на дне морей и океанов мощные пласты известковых осадочных пород. Ископаемые остатки двустворчатых моллюсков известны с кембрия. Во все геологические периоды они составляли господствующую группу морских беспозвоночных. Наиболее многочисленные виды ископаемых двустворок являются руководящими формами, по которым определяют возраст пластов Земли. Из раковин моллюсков состоят горные породы: мрамор, известняки, ракушечник.

Вредные двустворчатые моллюски. Двустворчатые моллюски участвуют в обрастании днищ морских кораблей и гидротехнических сооружений. Разрабатываются составы покрытий, предохраняющих корабли от обрастания моллюсками. Моллюски-древоточцы, например корабельный червь (*Teredo navalis*) протачивает ходы в деревянных сваях пристаней, днищах лодок. В

борьбе с древоточцем дерево просмаливают. Каменным сооружениям на море вредят камнеточцы (рис. 142).

Мелкая моллюска дрейссена (*Dieissena polymorpha*) встречается в реках и опресненных морских водах. Эта моллюска прикрепляется к твердому субстрату с помощью биссуса и образует значительные скопления, часто поселяясь в водопроводных трубах и в водоводах, приводит к их засорению.

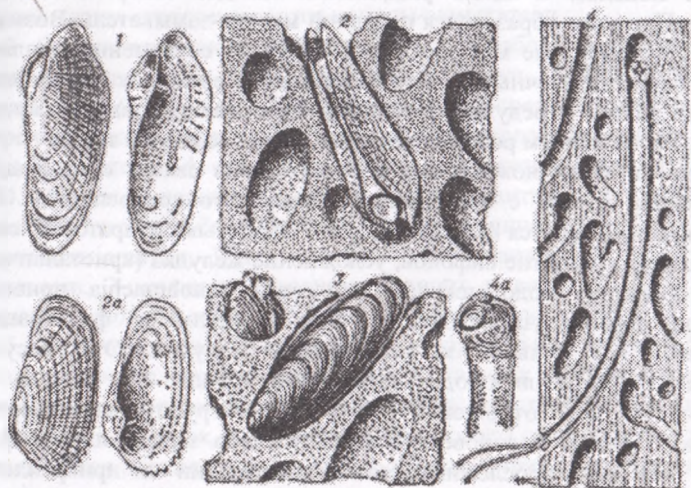


Рис. 142. Моллюски камнеточцы: 1 – раковина морского сверла (*Pholas dactylus*); 2 – белая барнеа (*Batea Candida*) в грунте, 2a – её раковина; 3 – обыкновенный морской финик (*Lithophaga lithophaga*) в камне; 4 – корабельный червь (*Teredo navalis*) в дереве, 4a – передний конец тела моллюска со "сверлом"

Филогенетия и экология двустворчатых моллюсков. Наиболее примитивными из двухстворчатых моллюсков являются первичножаберные (*Protobranchia*). У них больше проявляются признаки предков: узловая нервная система с неслившимися церебральными и плевральными ганглиями, рудимент плоской подошвы на клиновидной ноге, настоящие перистые ктении и парные зачатки сердца. От древних первичножаберных явно ведут свое начало *Autobranchia* с нитевидными или пластинчатыми жабрами - видоизмененными ктениями. Исходно у них нога с биссусной железой, но у многих видов биссусная железа имеется только на фазе личинки. У неподвижных видов нога редуцирована.

Экологическая специализация *Autobranchia* шла по пути совершенствования прикрепленного или роющего образа жизни и изменения жаберного аппарата, выполняющего дыхательную, фильтрующую и даже половую функции (на жабрах происходит развитие молоди). Надотряд

перегородчатожаберные (Septibranchia) представляют уклонившую группу, у них жабры редуцированы, а дыхательную функцию выполняют наджаберные полости.

Двустворчатые моллюски ведут начало от гипотетических предков, имевших цельную раковину. Переход таких форм от жизни на камнях к более мягким субстратам привел к необходимости защиты тела с боков. Раковина перегнулась пополам и затем разделилась на две створки, связанные лигаментом. При этом образовался передний мускул-замыкатель. Возможно, первичные двустворчатые моллюски отличались от современных наличием головы и переднекишечными образованиями. Переход к современным формам был связан с редукцией головы, образованием заднего мускула-замыкателя, образованием ротовых лопастей. Позднее возник замок.

Переход от первичножаберных к Autobranchia связан с адаптацией к сидячему образу жизни, с образованием биссусного прикрепления. Лабильные пальпы замещаются фильтрационным жаберным аппаратом. В связи с этим происходило развитие сифонов, усложнение желудка (кристаллический стебелек). Усиление вододвижущего аппарата Autobranchia привело к образованию перегородчатожаберных. Они перешли от фильтрации к хищничеству. Это привело к усложнению желудка. От биссусного прикрепления они перешли к подвижному образу жизни.

В экологическом отношении центральную группу двухстворчатых представляют донные полуповерхностные и слабо зарывающиеся формы (Nuculana). От них прослеживаются специализации к прикрепленным фильтраторам (мидии, устрицы) и к роющим формам с длинными сифонами. Среди них наиболее узкоспециализированными являются древоточцы и камнеточцы. Особенно большое многообразие проявляют неподвижные формы. Одни из них прикрепляются к грунту биссусом и лежат вниз брюшной стороной (мидия). Другие оседают на мягкий грунт вниз заостренной вершиной раковины, подобно пинне (Pinna), а их створки торчат брюшной стороной вверх. Тяжелые тридакны лежат на спине, приоткрыв створки. Большинство неподвижные двустворчатые лежат либо на правой створке, как гребешок (Pecten), либо на левой створке, как устрица (Ostrea).

Некоторые двустворчатые моллюски преодолевая неподвижность, проявляют способности к плаванию. Так, морской гребешок, лежащий на дне на одной из створок, может всплывать, хлопая створками и выстреливая воду из вырезок раковины по бокам от замка. Это подобно реактивному движению.

В процессе эволюции происходила и смена типов питания. Исходными формами среди двухстворчатых были детритофаги, собирающие частицы пищи при помощи ротовых лопастей. Большинство двустворок специализировались к биофильтрации. Фильтрация осуществляется с помощью жабер.

Домашние задания Двустворчатые моллюски (С=51).

1. Составьте парные ответы из отделов тела двустворчатых и соответствующих им строений: А-голова, Б- туловище, В-шупальца, Г-жабры

Д-органы чувств, Е-раковина: 1-вокруг рта, 2- слабо развиты, 3-из туловища и брюшка, 4-двустворчатая, 5- не развит, 6-пластинчатый.

2. Строение раковины беззубки: А- форма чашевидная, Б- форма яйцевидная, В-передний конец сужен, Г-задний конец сужен, Д- задний конец закруглен, Е-передний конец закруглен, Ж- на спинной части створки соединены лигаментом, З- створки на брюшной стороне соединены зубчиками. И-на спинной стороне створки соединены "замком", К- на передней и задней частях створок имеются мышцы-замыкатели.

3. Составьте парные ответы из слоев и работы раковины беззубки и соответствующих им признаков: А- створки отрываются, Б-створки закрываются, В-внешний слой раковины, Г-средний слой раковины, Д-внутренний слой раковины: 1-известковый, 2-перламутровый, 3- сокращении мышц-замыкателей, 4- ослаблении мышц и натяжении лигамента, 5- роговой.

4. Составьте парные ответы из частей мантии и их функций: А-вся мантия, Б- мантия по бокам тела, В- мантия на спинной стороне, Г-внутренняя поверхность мантии, Д-промежутки между мантией и телом: 1- покрыт ресничками, 2-окружает туловище, 3-висит в виде складки, 4- образует входной и выводной сифоны, 5-образует мантийную полость.

5. Характерные черты строения пищеварительной системы беззубки: А- ротовое отверстие покрыто ресничками, Б-желудок двураздельный. В- глотка открывается в желудок, Г- средняя кишка в виде прямой трубки, Д- печень открывается в желудок, Е- поджелудочная железа открывается в желудок, Ж-средняя кишка проходит через перекард. З- кишечник открывается в выводной сифон.

6. В каком порядке поступает вода и пища в организм моллюска? А-вода проходит через жабр, Б- с водой поступает кислород и пища, В- с помощью щупалец пища поступает в рот, Г-вода через вводной сифон поступает в мантийную полость, Д-вода с продуктами обмена веществ выходит через выводной сифон наружу, Е- кислород проникает в капилляры жабр.

7. Составьте парные ответы из органов и соответствующих им свойств: А-выделение, Б-нервные, В- половые, Г-сердце, Д-дыхание, Е-пищеварение: 1- расположен по бокам ноги, 2- пара, лентовидный, 3- из желудка, печени и кишечника, 4- 3 пара ганглии, расположены под мышцами- замыкателями и над ногой, 5- раздельнополый, 6- из желудка и двух предсердий.

8. Жизненный цикл беззубки расположите в порядке, начиная от яйцеклетки. А- личинки выходят из тела моллюска, Б- гложидий оседает на дно, В- из яйца выходит гложидий, Г-гложидий прикрепляется к коже рыб, Д- икра откладывается на жабры, Е- личинка развивается в молодой моллюск, Ж- личинка паразитирует в течение двух месяцев.

9. Составьте парные ответы из моллюсков и их значений: А- устрицы, мидии, Б- шашень, В- перловицы, Г- жемчужницы, Д- беззубка : 1- получают жемчуг, 2- продукт питания, 3- вредит рыбам, 4- используется для получения перламутра, 5- причиняет ущерб деревянным сооружениям.

Класс Лопатоногие моллюски (Scaphopoda)

Класс Лопатоногие объединяет около 300 видов морских моллюсков. Лопатоногие - узкоспециализированная к рытью группа морских моллюсков. У них имеется голова и цельная раковина. В связи с роющим образом жизни у них выработались специальные приспособления: лопатовидная роющая нога и отверстие на заднем конце раковины, через которое осуществляется ток воды из мантийной полости (рис.143). Раковина в форме изогнутой трубки, сужающейся назад. Широким концом раковина погружена в грунт, а узким выступает над ним. У них отсутствуют жабры, сердце рудиментарное. У личинок лопатоногих раковина закладывается в виде тонкой пластинки, перегибающейся на спинной стороне, а ее свободные края смыкаются на брюшной.

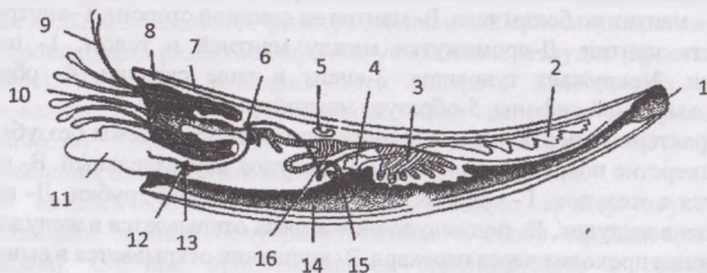


Рис.143. Схема продольного разреза лопатоногого моллюска (из Кестнера). 1- отверстие на вершине раковины и верхнее мантийное отверстие, 2- половая железа, 3-печень, 4-почка, 5-перикардий с сердцем, 6-церебральный ганглий, 7-раковина, 8- мантия, 9-ловчие щупальца, 10-ротовое отверстие, 11-нога, 12-педальный ганглий, 13-статоцист, 14-мантийная полость, 15- анальное отверстие, 16- желудок.

В строение тела лопатоногие имеют признаки, совмещающие некоторые черты пластинчатожаберных и брюхоногих моллюсков. По внешнему виду они слегка 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 двусторонним моллюскам.

Тело Лопатоногих билатерально симметричное. 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 для них пищей.

Нога приспособлена к копанию в грунте. Она заканчивается тупым конусом, у основания которого сидит пара боковых лопастей. Наличие такой ноги и дало основание для названия класса. 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-узлового типа. Органы чувств слабо развиты. Глаза редуцированы в связи с роющим образом жизни,статоцисты 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 типичная трохофорная личинка. Лопатоногие преимущественно южные, нередко тропические виды животных. Они известны с ордовика. Современные Scaphopoda распадаются на 2 семейства, различающиеся размерами и строением ноги.

Филогения моллюсков.

Происхождение типа моллюсков является одна из самых дискуссионных проблемой в зоологии. Одни ученые гипотетическими предками моллюсков считают кольчатых червей, другие - плоских червей. Наиболее аргументированной считается гипотеза происхождения моллюсков от первичных целомических трохофорных животных, от которых берут начало и кольчатые черви. Но если эволюция кольчатых червей сопровождалась усилением метамерности строения (принцип полимеризации), то эволюция моллюсков привела к утрате метамерии.

О родстве моллюсков и кольчатых червей свидетельствуют общие черты организации и сохранения у низших моллюсков некоторых примитивных признаков трохофорных животных. Так, у боконервных и моноплакофор

имеются черты метамерии в строении некоторых органов, лестничная нервная система. Метамерность боконервных явно вторичны и затрагивают лишь эктодермальные структуры (пластинки панциря, множество пар ктенидиев). А у моноплакофор метамерны не только ктенидии, но и почки, гонады. У моноплакофор целом представлен парными перикардиальными и дорсальными участками, а также полостями двух пар гонад. В эмбриогенезе моллюсков также проявляется сходство с кольчатыми червями, унаследованное от общих предков: спиральное дробление, телобластическая закладка мезодермы, метамерность некоторых зачатков. Для низших моллюсков характерна трохофорная личинка, похожая на трохофору полихет. Облик гипотетической группы первичных моллюсков строится на основе плезиоморфных (первичных) признаков, проявляющихся у современных моллюсков.

Предполагается, что первичные моллюски были билатеральными животными с мускулистой плоской ногой, слабо обособленной головой и с примитивной слабовыпуклой раковиной. Возможно, что предковые формы моллюсков были амерными - без следов метамерии. По мнению многих ученых, проявление неупорядоченной метамерии у боконервных и моноплакофор - явление вторичное. Однако, метамерия моноплакофор затрагивает производные целома и потому может рассматриваться как первичная. Вместе с тем на основе существующих доказательств можно допустить общее происхождение моллюсков и других трохофорных животных от первичных целомических животных (с метамерным или олигомерным строением).

От первичных моллюсков определились две линии, приведшие к образованию боконервных (*Amphineura*) с защитным панцирем и раковинных. Центральную группу образует класс панцирных (*Polyplacophora*), сохранивший еще многие предковые черты.

В подтипе раковинных моллюсков (*Conchifera*) ближе всего к первичным моллюскам стоит класс *Monoplacophora*. У ископаемых представителей этого класса форма раковины варьирует от чашевидной к конусовидной с простой или со спирально закрученной вершиной. От предков, сходных с моноплакофорами восходят линии эволюции ко всем современным классам раковинных моллюсков. На родственную связь классов головоногих с моноплакофорообразными предками указывают тип нервной системы с тяжами, развитость целома, следы метамерии у *Nautilus*. От примитивных предков, по-видимому, произошли брюхоногие, двустворчатые и лопатоногие. У брюхоногих моллюсков развивалась коническая и спирально закрученная раковина, что привело к нарушению билатеральной симметрии. У двустворчатых моллюсков исходная цельная раковина модифицировалась в двустворчатую раковину. В связи со специализацией к роющему образу жизни и биофильтрации у них редуцировалась голова. У лопатоногих исходная цельная раковина замкнулась в трубку.

Исходная жизненная форма моллюсков - водные животные, ползающие по дну эвгидобионты. К таким медленно ползающим моллюскам с панцирем или раковиной относятся Polyplacophora, Monoplacophora, многие Gastropoda. От ползающих форм прослеживаются главные линии экологической специализации моллюсков: к нектонному свободноплавающему образу жизни (большинство Cephalopoda), роющему (большинство Bivalvia, Scaphopoda), прикрепленному (частично Bivalvia и реже Gastropoda), планктонному (некоторые Gastropoda и Cephalopoda). Особый путь специализации прошли ползающие водные формы с выходом на сушу (Pulmonata из Gastropoda), из которых отдельные группы видов снова вернулись в воду. Даже краткая характеристика путей экологической эволюции моллюсков показывает, какое существенное место они занимают в различных биоценозах водной среды и суши.

ТИП ОНИХОФОРЫ, ИЛИ ПЕРВИЧНОТРАХЕЙНЫЕ (ONYCHOPHORA)

Онихофоры - влаголюбивые наземные беспозвоночные животные с сегментированным телом. Внешне напоминают кольчатых червей. Известно около 90-110 современных наземных видов. Все виды обитают во влажных местах, главным образом в тропиках. В основном, мелкие животные. Название типа произошло от древнегреческих слов: «коготь» и «несущий».

Тип содержит единственный класс Первичнотрахейные (Protracheata), разделённый на два семейства: Peripatidae - обитают в тропических районах Центральной Америки и Вест-Индии (включая острова Гаити, Ямайка, Пуэрто-Рико), на севере Южной Америки, в экваториальной Западной Африке и на юго-востоке Азии. Другое семейство Peripatopsidae - Чили, Южная Африка, Австралия, Новая Зеландия и Новая Гвинея. Онихофоры в ископаемом виде известны с кембрия.

Из-за наличия общих черт онихофор традиционно рассматривали в качестве связующего звена между кольчатыми червями и членистоногими. Как у кольчатых червей, у них сегментированное тело с мягкой стенкой, нерасчленённые придатки, парные нефридии в каждом сегменте и неветвистый пищеварительный тракт. С членистоногими их сближает трахейное дыхание и редукция целома: пространство между внутренними органами занято гемоцелом - полостью, заполненной кровью.

Обитают онихофоры в тропических и субтропических лесах - в лиственной подстилке, в гниющих пнях и под камнями, встречаются и на берегу моря, в кучах водорослей. Дело в том, что тонкая (в 1 мкм) кутикула и открытые отверстия трахей почти не препятствуют испарению воды, поэтому онихофорам приходится постоянно жить во влажной среде. Попав в места солнечные и ветреные, онихофоры быстро погибают, поэтому днём и не покидают сырых укрытий. В сухой сезон многие из них впадают в спячку:

леживаются, сворачиваются кольцом, чтобы уменьшить испаряющую поверхность тела и лежат в полной неподвижности порой полгода.

Онихофоры - активные хищники, питающиеся насекомыми, пауками и другими мелкими беспозвоночными. На охоту выходят ночью или во время ождя. Способ охоты очень своеобразный, чтобы обездвигить добычу, они выбрасывают клейкую слизь из двух специальных желёз, расположенных по бокам рта, поражая цель на расстоянии до метра. Быстро застывая, слизь клеивает жертву. Пищеварение у онихофор наружное, как у пауков: они прыскивают в тело добычи слюну, содержащую пищеварительные соки и ферменты, затем высасывают получившийся «бульон».

В ротовой полости лежат два мускулистых бугорка, снабженных хитиновой зазубренной пластинкой. Это челюсти, гомологичные ходильным 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 - средство защиты первичнотрахейных. Туловище с 14-43 парами нерасчленённых ног - выростов стенки тела, вооружённых слабыми коготками (рис.144,А), у самцов ног обычно меньше. У самцов на задних ножках имеются особые железы, которые выделяют феромон, привлекающий самок.

Мышечная система в виде кожно-мускульного мешка, характерного для червей. Ходильные конечности состоят из конического бугорка, или ножки, и сидящей на ней более короткой лапки с двумя хитиновыми коготками. Мышцы наружного слоя кольцевые, внутреннего - продольные. Ножки заканчиваются хитиновыми когтями и ходильными подушечками, с помощью которых эти животные передвигаются по ровной поверхности. 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. Как расположение, так и гистологическое строение мышц напоминает кольчатых. Полость тела первичнотрахейных в общем сходна с таковой членистоногих. Время от времени онихофоры линяют, что позволяет им увеличивать размеры тела.

Пищеварительная система в виде трубки, состоит из передней, средней и задней кишок (рис.144, Б). 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.

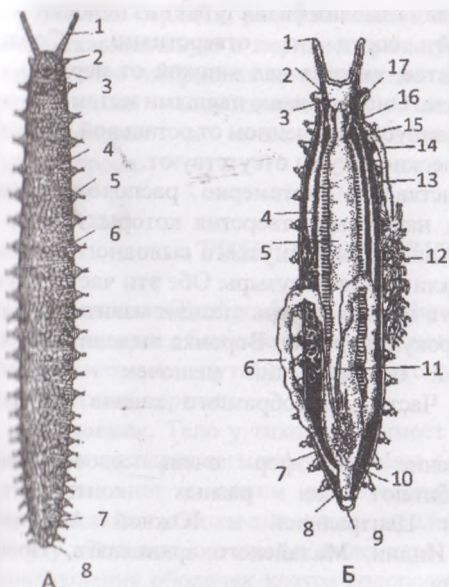


Рис. 144. Онихофоры:

А- *Euperipatus weldoni* с брюшной стороны (по Бувье): 1-антенна, 2-околоротовой сосочек, 3-рот с челюстями, 4- брюшные органы, 5-отверстия целоמודуктов, 6-ножка, 7- половое отверстие, 8-анус. Б-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 матком (6), 12-слизистая железа, 13-слюнная железа, 14-проток слизистой железы, 15- пищевод, 16- глотка, 17-околоротовой сосочек.

Нервная система устроена примитивно, но мозг состоит из трех отделов, как у членистоногих. 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 разветвленными брюшными нервными стволами. Нервные клетки равномерно распределяются по поверхности последних и не образуют ганглиозных скоплений. Между стволами имеются многочисленные тонкие комиссуры. На заднем конце тела, над задней кишкой, стволы соединяются. От нервных стволов уходят многочисленные нервы к ножкам и к стенкам тела.

Органы чувства представлены глазами и антеннами. 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. На поверхности тела рассеяны многочисленные мелкие дыхальца, или стигмы. Каждое ведет в пучок длинных неветвящихся хитиновых трахейных трубочек, плотно замкнутых на концах. По ним воздух свободно проникает в глубь тела, кислород воздуха диффузным путем проходить в миксоцель, окисляя гемолимфу, заполняющую полость тела.

Кровеносная система незамкнутая - гемолимфа поступает из полости тела в сердце- трубчатый спинной сосуд с отверстиями. Сердце первичнотрахейных длинное, трубчатое, тянется над кишкой от первого до предпоследнего туловищного сегмента. Оно снабжено парными метамерными остиями и лежит 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.

Географическое распространение онихофор очень своеобразно, близкородственные формы обитают на разных континентах. Первичнотрахейные известны из Центральной и Южной Америки, Центральной и Южной Африки, Индии, Малайского архипелага, Новой Гвинеи, Новой Зеландии и Австралии.

Онихофоры раздельнополы. Половая система самцов, помимо семенников и семяпроводов, открывающихся в общий канал, включает придаточные железы, которые вырабатывают оболочку сперматофоров - особых мешочков, в которые упакована сперма. Сперматофоры самцы некоторых видов (*Peripatopsis*) прикрепляют прямо к телу самок, после чего в этом месте кутикула растворяется и сперматофор погружается в полость тела, сперматозоиды выходят из него и мигрируют к яичникам. Но чаще сперматофоры откладываются в субстрат, и самки захватывают их половым отверстием. Оплодотворение происходит в организме самки. Самки обычно яйцеживородящие (зародыш развивается за счёт желтка, но вылупляется ещё в половых путях самки) или живородящие. У живородящих видов в матке образуется плацента, через которую к зародышу поступают питательные вещества. Развитие зародышей продолжается от 4 до 13 месяцев.

Долгое время онихофоры считались родственниками кольчатых червей. У них есть, среди прочего, червеобразное тело, тонкая и гибкая внешняя оболочка; многослойная мускулатура, парные органы выведения шлаков, а также просто сконструированный мозг и простые глаза. Однако решающим фактором было наличие сегментации в обеих группах. Но современные исследования не подтверждает близости этих групп.

В своих нынешних формах онихофоры, вероятно, очень тесно связаны с членистоногими, очень обширным таксоном, который включает, например, ракообразных, насекомых и паукообразных. У них есть общий экзоскелет, состоящий из α -хитина и неколлагеновых белков, гонады и органы выведения шлаков заключены в настоящую ткань целома, открытая кровеносная система

с трубчатым сердцем, расположенным сзади; брюшная полость, разделенная на перикардальную и перивисцеральную полости; дыхание через трахеи; и аналогичное эмбриональное развитие. Другая близкородственная группа - сравнительно малоизвестные тихоходки (Tardigrada). Онихофоры, членистоногие и тихоходки образуют монофилетический таксон Panarthropoda.

ТИП ТИХОХОДКИ (TARDIGRADA)

Тихоходки (Tardigrada, итал. «tardigrado» - тихоходка) микроскопические беспозвоночные, близкие к членистоногим. Впервые были описаны в 1773 году. Часто их путают с членистоногими, иногда с нематодами или с кольчатыми червями.

Строение. Тело у тихоходок имеет размер 0,1-1,5 мм, полупрозрачное, состоит из четырёх сегментов и головы. Снабжено четырьмя парами коротких и толстых ног с одним разветвлённым коготком на конце (рис.145). Передвигаются тихоходки очень медленно, со скоростью всего 2-3 мм в минуту. Ротовые органы в виде пара острых «стилетов», служащих для прокалывания оболочек клеток водорослей и мхов, которыми они питаются. Тихоходки имеют пищеварительную, выделительную, нервную и половую системы, но у них отсутствуют дыхательная и кровеносная системы. Дыхание кожное, а роль крови выполняет полостная жидкость.

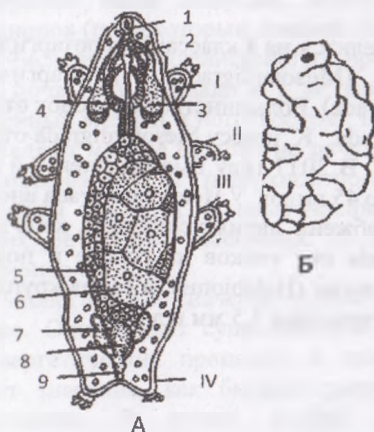


Рис. 145. Тихоходка *Macrobiotus*:
А-нормальное животное.
Б-высохшая особь (по Гертвигу):
1-надглоточный узел, 2-стилет,
3-слюнные железы, 4-глотка,
5-средняя кишка, 6-яичник,
7-мальпигиевы сосуды,
8-вздутие средней кишки,
9-порошица, I-IV - конечности

Тихоходки раздельнополые. Самцы тихоходок мельче самок и встречаются редко, поэтому возможен размножение самок без оплодотворения, т.е. партеногенезом. Во время размножения у самки созревает от 1 до 30 яиц. Оплодотворение внутреннее или внешнее, когда самец откладывает сперму на кладку яиц. Яйца откладываются в грунт, в мох

или воду. Развитие прямое, молодая тихоходка отличается от взрослой только меньшими размерами.

Образ жизни. Известно более 1000 видов тихоходок. Из-за микроскопических размеров и способности переносить неблагоприятные условия они распространены повсеместно, от Гималаев (до 6000 м) до морских глубин (ниже 4000 м). Тихоходок находили в горячих источниках, под льдом и на дне океана. Распространяются они пассивно - ветром, водой, различными животными. Большинство тихоходки населяет моховые и лишайниковые подушки на земле, деревьях, скалах и каменных стенах. Тихоходок во мхе может быть сотни, даже тысячи особей в 1 г высушенного мха.

Питаются тихоходки жидкостями водорослей и других растений, на которых обитают. Некоторые виды поедают мелких животных - коловраток, нематод, других тихоходок. В свою очередь они сами служат добычей для клещей и ногохвосток.

Тихоходки привлекают внимание своей поразительной выносливостью. При наступлении неблагоприятных условий они способны на годы впадать в состояние анабиоза, а при наступлении благоприятных условий - довольно быстро оживать. Выживают тихоходки в основном за счёт так называемого ангидробиоза, высушивания. При высыхании они втягивают в тело конечности, уменьшаются в объёме и принимают форму бочонка. Поверхность покрывается восковой оболочкой, препятствующей испарению. При анабиозе содержание воды способно доходить до 1 % от нормального. В состоянии анабиоза некоторые виды тихоходок могут выносить ионизирующее излучение в дозе 570 000 бэр. Для человека смертельная доза радиации составляет всего 500 бэр.

Классификация. Тип тихоходок делится на 4 класса: Гетеротаргидрады (Heterotardigrada), Мезотаргидрады (Mesotardigrada), Апотаргидрады (Apotardigrada), Эутаргидрады (Eutardigrada). Большинство тихоходок относят к классам Heterotardigrada и Eutardigrada. К классу Mesotardigrada относят единственный вид *Thermozodium esakii*. В 2017 году был выделен 4-й класс Apotardigrada, к которому отнесли около 45 видов. У Heterotardigrada внешние покровы склеротизированы, голова снабжена двумя усиками, а конечности имеют по четыре когтя. У Eutardigrada нет усиков на голове и покровы эластичные. К ним относятся морские виды (Halobiotus), и самая крупная из тихоходок, *Milnesium tardigradum*, достигающая 1,5 мм в длину.

VIII ГЛАВА

ТИП ЧЛЕНИСТОНОГИЕ (ARTHROPODA)

Членистоногие (Arthropoda от древне греческого - «артрос» - сустав, «пода» - нога) - самая процветающая группа животных на Земле, отличающиеся большим видовым разнообразием и высокой численностью особей. Известно более 1 млн. видов членистоногих, что в несколько раз превышает число видов всех остальных типов животных вместе взятых. Они широко распространены во всех существующих на Земле средах обитания. Их можно встретить во всех водоемах, в почве, в организме животных и растений, в различных органических остатках. Среди них имеются плавающие, ползающие, бегающие, роющие, летающие, малоподвижные и неподвижные формы. Они питаются всеми существующими органическими веществами. Их пищей могут быть не только живые ткани животных и растений, но и трудноперевариваемые древесина, воск, рог, кожа, волос, перо. Среди них есть паразиты человека, животных и распространители возбудителей опасных инфекционных и паразитарных болезней.

Представителями этого типа являются более 80% всех известных видов животных. Основная особенность представителей данной группы животных - наличие наружного скелета, образованного склеротизированной кутикулой, и гетерономно сегментированное тело с парными членистыми конечностями. Описано более миллиона видов членистоногих, но общее количество ныне живущих видов членистоногих может достигать 10 миллионов (по некоторым данным около 30 млн).

Численность членистоногих чрезвычайно высока. Так, в перегнойном слое почвы на площади в 1 м² может обитать до 1 млн. особей мелких почвенных клещей и ногохвосток. В толще морской воды основу планктона составляют мелкие веслоногие рачки. Их плотность может составить 30 тыс. экземпляров на 1 м³ поверхностного слоя воды. На морском дне плотные скопления образуют крупные членистоногие - крабы. Высока численность летающих насекомых. В стаях саранчи могут быть несколько миллионов особей.

Биологическое значение членистоногих в природных экосистемах очень велико. Они играют существенную роль в биологическом круговороте и биоэнергетических процессах в природе. Многие водные членистоногие имеют значение, как биофильтраторы в очистке вод от органического загрязнения. В почве велика роль членистоногих в процессах почвообразования. Среди членистоногих много объектов промысла и промышленного разведения. Отрицательное значение имеют членистоногие - вредители сельского и лесного хозяйства, а также паразиты и переносчики опасных заболеваний человека и животных.

Основными признаками типа членистоногих являются следующие:

1. Тело членистоногих покрыто твердой хитиновой кутикулой, выделяемой кожей - гиподермой. В состав кутикулы входят сложный углевод - хитин, белки и другие вещества. Кутикула очень эластична, обладает большой прочностью и защищает тело от хищников и различных внешних воздействий. Некоторые виды членистоногих имеют особо прочной кутикулы, пропитанной солями кальция, железа, кремния.

2. Кутикула состоит из наружного слоя - экзокутикулы с поперечно-волокнуистой структурой и внутреннего слоя - эндокутикулы столбчатой структуры, пронизанной поровыми канальцами. У сухопутных членистоногих дополнительно развивается еще поверхностный слой - эпикутикула, состоящей из липидных соединений и предохраняющей тело от потери влаги.

3. Хитиновый покров разделен на уплотненные участки - склериты и на тонкие мягкие мембраны между ними. Такое строение кутикулы обеспечивает подвижность тела членистоногих. Кроме защиты, кутикула выполняет еще и роль наружного и внутреннего скелета. К внутренним впячиваниям кутикулы изнутри прикрепляется мышцы. Твердый наружный скелет членистоногих имеет существенные преимущества в прочности по сравнению с внутренним скелетом позвоночных, что сопоставимо с прочностью технических конструкций: железной грубой или железобетонной сваей.

4. Рост членистоногих сопровождается линькой, т.е. сбрасыванием старой кутикулы. В линьки старая кутикула отслаивается от тела и сбрасывается. Рост животного продолжается до тех пор, пока новая тонкая кутикула не препятствует росту животного.

5. Сегментация тела членистоногих гетерономная. Группы сегментов различаются морфофункционально и обособлены в отделы тела. Обычно тело членистоногих делится на три отдела: голову, грудь и брюшко. На голове расположены рот и органы чувств. Головной отдел состоит из акрона и четырех сегментов. Акрон состоит из слившихся предротовой лопасти, соответствующей простомииуму и последующим двум сегментам кольчатых червей.

6. Грудной отдел выполняет локомоторную функцию, а в брюшке расположены внутренние органы. Расчленение тела у членистоногих варьирует от почти гомономной до гетерономной, как у большинства видов. Число сегментов туловища колеблется от 3-5 до нескольких десятков. Брюшко заканчивается анальной лопастью, или тельсоном, соответствующему пигидию кольчатых.

7. Конечности членистоногих по типу многочленного рычага представляют один из совершенных типов органов движения среди животных. Конечности, как и все тело, покрыты твердой кутикулой, но членистое строение обеспечивает их высокую подвижность. Кроме локомоторной функции конечностей, одни выполняют функции органов чувств (антенны), другие видоизменены в челюсти или выполняют дыхательную или половую функцию.

Мышцы членистоногих специализированы к выполнению различных функций. Мышцы лежат пучками рядом с рабочими органами. В головном отделе сильно развиты жевательные мышцы, а в грудном - двигательные мышцы. Отдельные пучки мышц обеспечивают подвижность сегментов тела. Мышечная ткань членистоногих в отличие от гладкой мускулатуры червей, поперечнополосатая как у позвоночных животных. Этим членистоногие существенно отличаются от червей, имеющих кожно-мускульный мешок и передвигающихся за счет сокращения всей мускулатуры тела. Относительная сила мышц членистоногих часто в несколько раз превышает мышечную силу млекопитающих. Например, насекомые могут передвигать груз, превышающий их собственный вес в 14-25 раз. Мышцы членистоногих могут сокращаться исключительно высокой частотой, что касается особенно для крыловых мышц насекомых.

9. Пищеварительная система состоит из трех отделов. В переднем отделе обособлен пищевод и жевательный желудок. В среднем отделе кишечника происходит пищеварение и всасывание пищи. Роль пищеварительных желез может выполнять печень или особые пилорические придатки кишечника.

10. Кровеносная система незамкнутая. Кровеносные сосуды развиты слабо. Кровь членистоногих смешена с полостной жидкости и называется гемолимфой, которая циркулирует частично по сосудам, а также по синусам миксоцеля в промежутках между органами. Трубочатое многокамерное сердце является видоизмененным спинным кровеносным сосудом. Кровь поступает в камеры сердца через парные боковые отверстия - остии с клапанами, а выталкивается через артерии в синусы миксоцеля.

11. Органы дыхания у водных членистоногих представлены жабрами, у наземной - легкими или трахеями. Некоторые мелкие членистоногие дышат через кожу.

12. Органами выделения у большинства водных членистоногих 1-2 пары видоизмененные почки - целомодукты. Для наземных форм характерны мальпигиевы сосуды - особые органы, экономящие влагу в организме.

13. Нервная система у примитивных видов представлена парными подглоточными ганглиями, образующими мозг, и брюшной нервной цепочкой, или лестницей. Однако, функционально она более сильно развита и имеют нейросекреторные клетки, обеспечивающие нейрогуморальную регуляцию функций организма. В пределах типа наблюдается тенденция к слиянию ганглиев брюшной нервной цепочки (принцип олигомеризации) с функциональной дифференциацией нервных клеток.

14. Членистоногие отличаются сложным поведением. Они ориентируются в пространстве при помощи органов чувств. У них развиты сложные фасеточные глаза, нередко и простые глазки, органы осязания, слуха, равновесия, химического чувства.

15. Членистоногие размножаются только половым путем. Они, в основном раздельнополые, гермафродиты встречаются очень редко. Некоторые виды могут размножаться партеногенетически, без

оплодотворения. Часто развиваются с метаморфозом, реже прямое, без образования личинок.

В Членистоногих объединяют четыре подтипа: Трилобитообразные (Trilobitomorpha), Хелицеровые (Chelicerata), Ракообразные (Crustacea) и Трахейные (Tracheata).

Роль членистоногих в природе очень значительна. Они населяют практически все среды обитания и влияют на них. Членистоногие служат пищей другим животным, участвуют в почвообразовании и круговороте органики в природе, опыляют растения, переносят инфекционные заболевания и наносят вред сельскохозяйственным культурам.

Некоторые представители (пчела, тутовый шелкопряд) являются своеобразными домашними животными.

Эволюция членистоногих. Согласно одной из гипотез, членистоногие возникли ещё до кембрийского взрыва. Уже в раннекембрийских (539-541 млн лет) слоях в Китае обнаружены явные мелкие членистоногие с раковинами примерно как у двустворчатых моллюсков. Самые ранние найденные окаменелости трилобитов датируются ранним кембрием (530 млн лет назад), но большое разнообразие видов и всемирное распространение даже ранних трилобитов приводит к выводу, что они к тому времени существовали уже давно. Повторное исследование окаменелостей фауны сланцев Бёрджес (возрастом около 505 млн лет) выявило много членистоногих, которых невозможно отнести ни к одной из известных групп. Это положило начало новому витку дебатов по поводу кембрийского взрыва. Окаменелость *Martella* из той же фауны предоставила исследователям первое ясное свидетельство линьки.

Самая ранняя окаменелость ракообразного датируется кембрием, 513 млн лет назад, а чуть позже, 500 млн лет назад, уже обнаруживаются десятиногие ракообразные, напоминающие креветок. С ордовикского периода и далее ископаемые ракообразные встречаются достаточно часто.

К типу членистоногих относятся самые ранние известные наземные животные. Они датируются поздним силуrom, около 419 млн лет назад. Вероятно, животные этого типа оставили и наземные следы возрастом около 450 млн лет. У членистоногих имелось несколько преадаптаций для освоения суши, в том числе суставчатый экзоскелет, предоставляющий защиту от иссыхания и силы тяжести, а также способы передвижения, независимые от наличия воды. В то же время гигантские пресноводные ракоскорпионы стали рекордсменами по размеру среди членистоногих, достигая длины в 2,5 м.

Самый древний известный представитель паукообразных, *Palaeotarbus jerami*, жил около 420 млн лет назад (силурийский период). *Attercopus fimbriunguis*, живший 386 млн лет назад (девонский период), обладал первыми известными органами для выделения паутиноподобных нитей, но паутинных бородавок у него не было, и поэтому его нельзя причислить к истинным паукам (которые впервые появляются в позднекарбонových отложениях, 299 млн лет назад). Из юрских и меловых пород известно уже много

каменелостей пауков, включая представителей многих современных семейств. Первые известные скорпионы с лёгочным дыханием датируются началом каменноугольного периода.

Древнейшее известное насекомое, *Rhyniognatha hirsti*, и одно из двух древнейших известных шестиногих (наряду с *Rhyniella praecursor*) было обнаружено в райниевом кремне (горная порода, окаменевшие болотные отложения в окрестностях деревни Райни, Шотландия) в 1919 году. Каменелости датируются ранним девонским периодом, около 410 млн лет назад. *Rhyniognatha* питалась, предположительно, спорофиллами сосудистых растений или же могла быть хищником. Возможно, это было одно из первых членистоногих, обладающих крыльями.

Классификация. Положение группы членистоногих в таксономической иерархии неоднозначно. Некоторые авторы считают, что разные подтипы членистоногих независимо произошли от червеподобных предков (другими словами, предполагалась полифилия членистоногих). В частности, эти авторы считали, что подтип трахейные (*Uniramia*) ближе к онихофорам (*Onychophora*), чем к остальным членистоногим. Это противоречит генетическим исследованиям. Поэтому большинство учёных не приняло эту точку зрения.

По более традиционной версии, кольчатые черви (*Annelida*) - ближайšie родственники как членистоногих, так и онихофор. Позднее некоторые авторы стали говорить о конвергентной эволюции, считая, что членистоногие ближе к нематодам (имея общие с ними способности к линьке), чем к аннелидам. В любом случае предполагается монофилия членистоногих как типа. Две вероятные родословные определяют два вышестоящих таксона: членистые (*Articulata*) и линяющие (*Ecdysozoa*), к которым можно было бы причислить членистоногих.

Классификация подтаксонов внутри группы членистоногих также неоднозначна. 4 основные группы (ракообразные, хелищеровые, трахейнодышащие и вымершие трилобитообразные) имеют ранг подтипов. Кроме них, есть и ряд ископаемых групп высокого ранга (в большинстве своём из нижнего кембрия), которые трудно отнести к какой-либо подгруппе либо по причине несхожести с известными группами, либо из-за неясности их родственных взаимоотношений.

Многоножек и насекомых часто объединяют в одну группу неполноусых. Некоторые последние исследования, однако свидетельствуют, что насекомые ближе к ракообразным, чем к многоножкам. Так, всё большее подтверждение получает концепция «*Pancrustacea*», основанная на том, что ракообразные и насекомые (вместе образующие *Pancrustacea* - более близкие родственники, чем многоножки и насекомые (объединяемые в других классификациях в группу *Atelocerata*)).

ПОДТИП ТРИЛОБИТООБРАЗНЫЕ (TRILOBITOMORPHA)

Трилобитообразные - примитивная вымершая группа морских членистоногих. В ископаемом состоянии встречаются с докембрия до конца палеозоя. К подтипу относятся несколько классов. Наиболее изученным среди них является класс трилобиты. Тело трилобитообразных подразделяется на голову и туловище с гомономной сегментацией. Они имели пару одноветвистых усиков - антеннул и двуветвистые конечности.

Вымерший класс Trilobita состоит из девяти признанных отрядов, более 150 семейств, более 5000 родов и более 15000 описанных видов. С каждым годом обнаруживается и описывается все больше видов. Их разнообразие делает трилобитов самой расходящейся группой среди всех вымерших существ. Самый крупный из известных трилобитов длиной более 70 см - это *Isotelus rex* из верхнего ордовика Северной Америки.

Строение тела трилобитов соответствует к типу членистоногих, и вместе с тем у них четко проявляются черты сходства с кольчатыми червями. Поэтому эта группа имеет теоретическое значение для понимания происхождения типа членистоногих.

Длина тела трилобитов не превышала 20 см. Они вели придонный образ жизни. У них голова была хорошо обособлена от тела и состояла из акрона и четырех сегментов (рис.146). На акроне находились органы осязания - одноветвистые усики (антеннулы). Остальные сегменты головы имели четыре пары головных конечностей, сходных с туловищными конечностями. Конечности состояли из базальной части- протоподита с жевательной поверхностью по внутренней стороне. От вершины протоподита отходил членистый отросток ноги и членистый жаберный придаток. Конечности трилобитов выполняли несколько функций: двигательную, дыхательную и жевательную. При помощи ног трилобиты ползали, плавали и захватывали пищевые частицы. Пищу размельчали жевательными поверхностями протоподитов ног и транспортировали по продольной брюшной борозде между ногами ко рту.

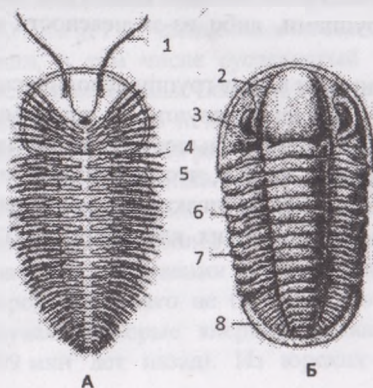


Рис. 146. Трилобитообразные.

А - схема строения примитивного трилобита (вид с брюшной стороны), Б - трилобита с развитой хвостовой щитью (вид со спинной стороны). 1- антеннула, 2- головной щит, 3-сложные глаза, 4-нога, 5-дыхательный придаток -эпиподит, 6-средняя часть спины, 7- боковая сторона тела, 8-хвостовой щит.

Туловище трилобитов состоит из множества гомономных сегментов. У многих трилобитов последние сегменты тела и анальная лопасть (тельсон) сливаются вместе, образуя хвостовой щит - пигидий. На голове сверху имеются два сложных фасеточных глаза и один непарный простой глазок на темени.

Хитиновые покровы трилобитов были прочными, пропитанными солями кальция и кремния. Такая броня служила надежной защитой от врагов. По спинной поверхности тела трилобитов проходят две продольные борозды, отделяющие центральную, выпуклую часть - рахис и две боковые полосы - плевры. На ископаемых панцирях трилобитов хорошо видны эти три продольные полосы тела, что соответствует названию (трилобиты - трехлопастные). Рахис представляет спину туловища с внутренними органами, а плевры - это оттянутые боковые края стенки тела, превратившиеся в своеобразные жаберные крышки, под которыми располагались ноги с жаберным отростком.

Развитие трилобитов проходило с метаморфозом. Тело личинки состояло из акрона, четырех сегментов и анальной лопасти - тельсона. Такая сегментация личинки сходна с метатрохофорой полихет. В период развития трилобиты последовательно линяли, после каждой линьки увеличивалось число сегментов тела. Зона формирования сегментов находилась перед анальной лопастью, как и у личинок кольчецов.

Трилобиты представляли самых примитивных групп членистоногих. Свойственные им гомономность сегментации тела, следы сегментации на голове, наличие антеннул - придатков акрона и гомономные конечности с жаберным придатком свидетельствуют об их близости к первичным членистоногим и их предкам - древним кольчатым червям. Вместе с тем наличие мощного панциря, уплощенность тела, сложные глаза на верхней стороне тела, расположение рта и ног на брюшной стороне тела являются специализации к донному образу жизни, к медленному ползанию или скольжению по дну. В случае опасности трилобиты сворачивали тело в кольцо, и при этом их голова и пигидий плотно смыкались, защищая мягкую брюшную сторону тела. В геологии и стратиграфии трилобитов используют в качестве руководящих форм.

ПОДТИП РАКООБРАЗНЫЕ (CRUSTACEA)

Общая характеристика. Ракообразные (Crustacea) - разнообразная группа членистоногих, раньше рассматривалась как класс подтипа рабдильных. Теперь большинством учеными рассматривается в ранге подтипа членистоногих. В общей сложности описано около 73 000 видов ракообразных. Ракообразные встречаются во всех соленых и пресных водоемах: в морях и океанах, реках, озерах, пересыхающих лужах, подземных водах. Большинство из них донные животные или входят в состав планктона. Ракообразные, в основном активные плавающие или ползающие животные.

Но среди них имеются и неподвижные прикрепленные формы — желуди и утки. Некоторые группы, например, мокрицы приспосаблились к жизни в наземной среде. Во влажных тропических районах в почве встречаются бокоплавы и наземные крабы. Среди ракообразных так же имеются и водные беспозвоночные и рыб.

Ракообразные играют большую роль в биологическом круговороте в водных экосистемах. Они являются основной пищей для рыб в водоемах. Планктонные ракообразные питаются одноклеточными водорослями и взвешенными в воде органическими частицами, а некоторые — в свою очередь питаются рыбами. Даже такие крупные морские животные, как бентосные киты, питаются мелкими рачками, которых выпцеживают из воды и огромными количествами китовых ус.

Ракообразные — одна из самых многочисленных групп биофилов, питающиеся мелкими организмами и известными органическими частицами, имеют большое значение в биологической очистке вод. Некоторые виды раков используются человеком в пищу и являются важным объектом промысла. В промышленном масштабе ловят крабов, лангустов, амарисов и креветок. На рыбодомовых хозяйствах разводят мелких рачков для корма рыб.

Внешнее строение. Размеры и форма тела ракообразных варьируют в широких пределах. Размеры самых мелких планктонных рачков едва достигают 1 мм длиной, а крупные бентосные крабы достигают до 80 см и более в длину. Японский краб в размахе ног достигает 1,5–2 м. У сидячих форм с известковым панцирем и паразитических форм сильно изменена форма тела.



Рис. 147. Строение конечностей нижних ракообразных.

1 — протоподит, 2 — эндоподит, 3 — экзоподит, 4 — стиподит (дыхательные придатки).

Тело ракообразных состоит из головного, грудного и брюшного отделов. У некоторых примитивных форм сегментация тела почти гомономная. Каждый сегмент тела несет по одной паре двуветвистых конечностей. Конечности раков состоят из базальной части — протоподита и отходящих от него двух ветвей: наружной — экзоподита и внутренней — эндоподита. Сам протоподит состоит из двух члеников: коксоподита и базиподита. На коксоподите имеется жаберный придаток — эпиподит, а к базиподиту прилегают экзоподит и эндоподит. Экзоподит нередко редуцируется, и ноги становятся одноветвистыми. Конечности примитивных раков многофункциональны:

... роль локомоторных и дыхательных органов и участвуют в приеме пищи (рис. 146). У высших раков наблюдается морфологическая и функциональная дифференциация конечностей.

У высших раков головной отдел образован из головной лопасти - акрона и четырех сегментов. На голове находятся придатки акрона - антенны первые (антеннулы) и конечности четырех сегментов: антенны вторые, верхние (максиллы) и две пары нижних челюстей - максиллы (рис. 148).

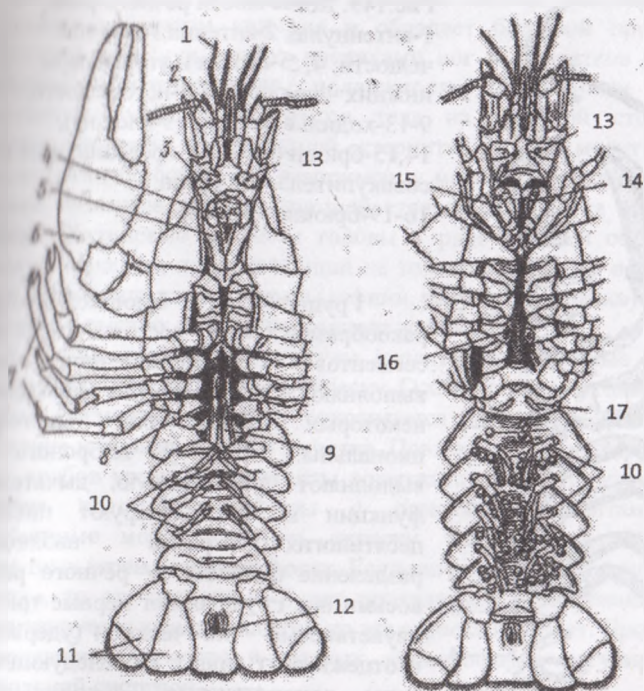


Рис. 148. Внешнее строение самца и самки речного рака с брюшной стороны (из Резелера и Лампрехта). 1- антеннула, 2- антенна, 3- верхняя губа, 4- мандибула, 5- ногочелюсть, 6- клешня, 7- грудные ходные ноги, 8- мужское половое отверстие, 9- совокупительные ножки, 10- брюшные ножки, 11- плавательная ножка, 12- анус, 13- отверстие антеннальной железы, 14- максиллы, 15- ногочелюсть, 16- женское половое отверстие, 17- рудиментарная ножка.

Голова слитная или как обычно состоит из двух сочлененных отделов: протоцефалона, образованного слиянием акрона и одного головного сегмента и гнатоцефалона. Протоцефалон несет две пары антенн. Гнатоцефалон образуется слиянием трех челюстных сегментов. У многих высших ракообразных, как у речного рака, гнатоцефалон срастается с грудным отделом, что приводит к образованию челюстегруды, часто называемой

головогрудью. Головогрудь покрыта спинным панцирем - карапаксом. В случае тело состоит из следующих отделов: голова - протоцефалон (один сегмент), челюстегрудь (три головных и восемь грудных сегментов) и брюшко (шесть сегментов и тельсон). У других ракообразных голова может сливаться с одним или несколькими сегментами груди, образуя головогрудь. Тогда тело подразделяется на головогрудь, грудь и брюшко.

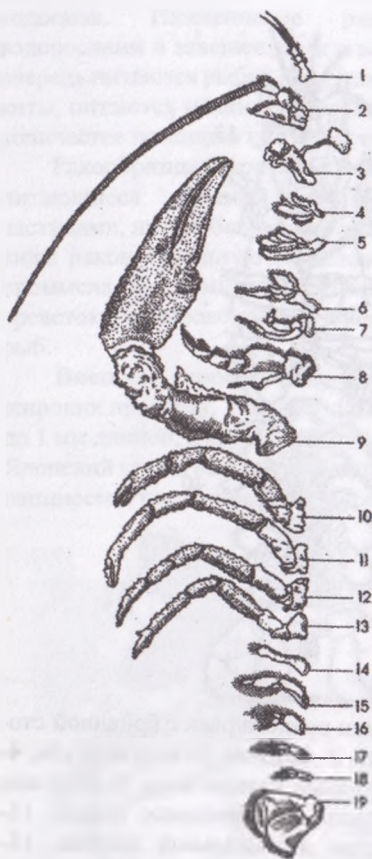


Рис.149. Конечности речного рака.
1-антеннула, 2-антенна, 3-верхние челюсти, 4, 5-первая и вторая пары нижних челюстей, 6-8-ногочелюсти, 9-13-ходильные ноги (9-клешня), 14,15-брюшные ноги, превращенные в совокупительный орган, 16-19-брюшные ноги.

Грудной и брюшной отделы ракообразных могут состоять из 5-8 сегментов. Грудные конечности обычно выполняют локомоторную функцию. У некоторых раков они многофункциональны. Так, у жаброногое выполняют плавательную, дыхательную функции и отфильтрируют пищу. У десятиногих раков наблюдается разделение функций. У речного рака из восьми пар грудных ног первые три пары двуветвистые - ногочелюсти (удерживают и отцеживают пищу), а последующие пары одноветвистые - ходильные. Первые две пары одновременно хватательные с клешней на конце (рис.149). Вместе с тем все грудные конечности речного рака несут у самцов функцию дыхания.

Брюшной отдел ракообразных состоит из нескольких сегментов и тельсона и часто лишен конечностей. У большинства высших раков на брюшке развиты двуветвистые конечности (рис.148). Они выполняют плавательную (креветки), дыхательную (ротоногие) функции. У речного рака первые две пары брюшных ног видоизменены в совокупительные органы, а остальные являются плавательными. А у самок первая пара редуцирована, а остальные брюшные ножки служат для плавления и вынашивания яйца и молоди. Последняя пара брюшных ног у многих

и виде сдвоенных широких пластинок (уроподы). Вместе с уроподами образуют плавник. Подгибая и распрямляя брюшко с помощью уропод, речной рак плавает задом наперед, а ползает по дну на пяти парах конечных ног в любом направлении. У раков без брюшных конечностей на брюшке имеются членистые придатки тельсона - вилочка (*furca*). У рака вилочки одновременно присутствуют брюшные конечности и вилочка. У раков брюшной отдел редуцирован.

Покровы тела. Хитиновая кутикула многих ракообразных плотная, пропитана карбонатом кальция и обладает большой прочностью. Между члениками тела, или между члениками ног и придатков имеются мягкие прокладки, обеспечивающие подвижность сочлененных участков тела. Широкие участки сегментов тела на спинной стороне образуют тергиты, а на брюшной - стерниты. Тергиты могут быть широкими, покрывающими по бокам, как например, у морских тараканов и мокриц. При сдвиге сегментов тела на спинной стороне образуется общий хитиновый панцирь. Хитиновые покровы головы в ряде случаев образуют спинную пластинку - карапакс, прикрывающий не только голову, но и грудь (у речного рака), или даже все тело (дафнии, ракушковые рачки). Боковых частей панциря у высших раков прикрывают жабры.

В состав хитиновой кутикулы входят разнообразные пигменты, придают покровительственную окраску. Особо большой стойкостью обладают каротиноидные пигменты, которые сохраняются даже при фиксации раков в формалине и проваривание в кипятке. Поэтому покровы вареных и жареных раков красные. Пигменты содержатся и в гиподерме - коже раков. В коже клетки-хроматофоры с разными пигментами. Некоторые пигменты могут изменять окраску, что зависит от распределения пигмента зерен в хроматофорах. Если пигмент равномерно распределяется по клетке, то эта окраска и будет проявляться в покровах. Если пигмент сосредоточен в центре клетки, то эта окраска исчезает. Процесс изменения распределения пигмента в разных хроматофорах регулируется нервной системой.

Пищеварительная система имеет передний, средний и задний отделы. Передняя кишка выстлана хитиновой кутикулой и представлена пищеводом и желудком. Желудок иногда состоит из жевательного и пилюльного отделов. В жевательном желудке у речного рака имеются мощные зубы, пропитанные карбонатом кальция, и особые жерновки - мандибулы. При сокращении мышечных стенок происходит перемещение пищи в желудке. В пилюльном отделе желудка пища перемешивается. В среднюю кишку впадают протоки парной печени. Печень выполняет не только роль пищеварительной железы, но и функцию переваривания пищи. Под действием ферментов печени происходит расщепление жиров, белков и углеводов. Имеется обратная связь между развитием средней кишки и печени. Например, у дафний маленькая печень, но длинная средняя кишка, а у речного рака, наоборот,

сильно развита печень, а средняя кишка имеет вид короткого слепого отростка и пища в основном переваривается и всасывается в трубочках печени. Задняя кишка прямая, выстлана кутикулой. Во время линьки вместе с наружным хитиновым покровом сбрасывается и хитиновая выстилка переднего и заднего отделов кишки. В период линьки ракообразные не питаются до отвердевания нового хитинового покрова.

Органы дыхания. У многих ракообразных органами дыхания являются кожные жабры в форме перистых или пластинчатых выростов. Обычно жабры находятся у основного членика грудных конечностей, и только у ротоногих (рак-богомол) и равноногих (водяные ослики) брюшные ножки полностью превращены в жабры. У высших ракообразных (раков, крабов) жабры образуются не только на ногах, но и на стенке тела в жаберных полостях под карапаксом. Большинство мелкие раки с тонкой кутикулой дышат всей поверхностью тела. Сухопутные ракообразные имеют специальные органы дыхания, приспособленные к дыханию в воздушной среде. Так, на брюшных ножках мокриц имеются псевдотрахеи, представленные в виде глубоких ветвящихся впячиваний. У сухопутных крабов под боковыми частями панциря долго сохраняется влага, и они дышат кислородом, растворенным в пленке воды, покрывающей тонкие мембраны жаберной полости. Для дыхания наземных ракообразных необходима повышенная влажность воздуха. Даже пустынные мокрицы, роющие в песке норы до 1 м глубиной, живут в микроусловиях с 90-процентной влажностью воздуха.

Кровеносная система. Как и у всех членистоногих кровеносная система ракообразных незамкнутая, гемолимфа течет по сосудам и лакунам миксоцеля. Сердце трубчатое с несколькими камерами и остиями, расположено над кишечником (рис. 150).

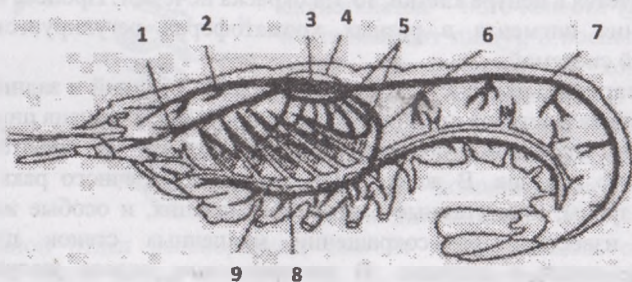


Рис.150. Кровеносная система речного рака. 1 –антеннальная артерия, 2- передняя аорта (глазная артерия), 3- сердце, 4- перикард, 5- жаберно-сердечные каналы, 6-нисходящая артерия,7- задняя (верхняя брюшная) артерия, 8- поднервная артерия, 9- брюшной венозный синус.

У примитивных форм, сердце длинное, многокамерное, с парными отверстиями - остиями в каждой камере. У большинства ракообразных сердце в форме короткой спинной трубки. У речного рака сердце компактное с тремя парами остий. У мелких планктонных рачков (циклопы) и у паразитов сердце редуцируется. Положение сердца зависит от расположения органов дыхания. Например, у раков, с грудными жабрами сердце находится в грудном отделе (у большинства видов), у видов с брюшными органами дыхания (мокрицы, водяные ослики) сердце в брюшке. У ротоногих раков жабры находятся в грудном и брюшном отделах тела. Продолговатое сердце расположено в грудной и брюшной полостях.

Сердце ракообразных находится в перикардиальном синусе миксоцеля. У речного рака перикардиальный синус замкнутый, в него впадают лишь венозные жаберные сосуды. Гемолимфа из перикардия через остии поступает в сердце. При сокращении камер сердца клапаны остий закрываются, а клапаны сердечных камер открываются. Гемолимфа из сердца поступает в артерии. У речного рака от сердца отходят три артерии к голове и две к внутренним органам. Из артерий гемолимфа выливается в промежутки между органами, отдает кислород тканям и насыщается углекислым газом. В почках освобождается от продуктов обмена. Кровь содержит дыхательные пигменты гемоцианин или гемоглобин, связывающие кислород. От внутренних органов кровь собирается в венозные сосуды и по жаберным приносящим сосудам поступает в капилляры жабр, где обогащается кислородом и освобождается от углекислого газа. Затем гемолимфа по выносящим жаберным сосудам поступает в перикардиальный синус, окружающий сердце. У мелких видов ракообразных кровеносная система часто редуцируется.

Органы выделения. Две пары почек расположены в головном отделе. Первая пара из них антеннальные, вторая пара — максиллярные железы. Каждая почка состоит из концевой мешочка и извитого выделительного канальца, который расширяясь, образует мочевой пузырь (рис.151).

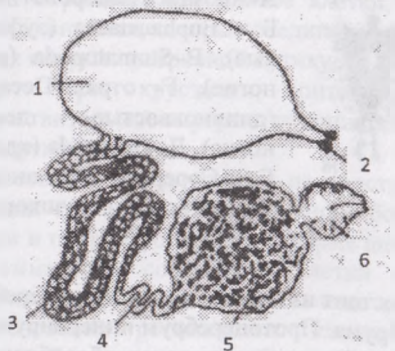


Рис.151. Орган выделения типа метанефридий (антеннальные железы).

1- мочевой пузырь, 2- выделительная пора; 3,4,5- различные части выделительного канала, 6- целомический мешочек.

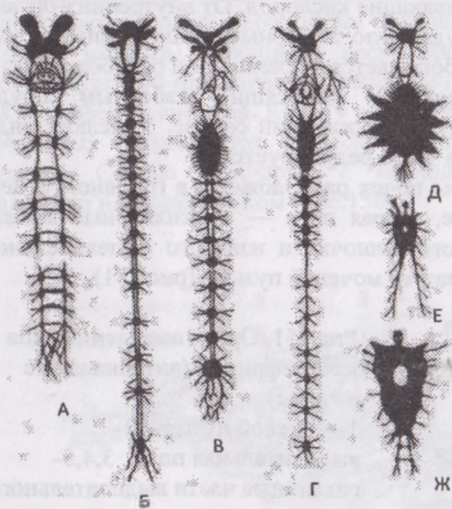
Выделительные поры первой пары почек открываются у основания вторых антенн, а второй пары почек - у основания второй пары максилл. Внутренние отверстия выделительных канальцев,

открывающихся в целом, соответствуют воронкам целомадуктов кольчатых червей. Обе пары почек одновременно присутствуют только у рачка *Nebalia* из высших раков и у морских ракушковых рачков. У остальных ракообразных имеется лишь одна из двух пар почек: антеннальные или максиллярные.

В период индивидуального развития ракообразных происходит смена выделительных желез. У многих высших раков в личиночном состоянии функционируют максиллярные, а во взрослом - антеннальные железы, а у остальных раков, наоборот, у личинок развиты антеннальные, а у взрослых - максиллярные железы. У речного рака, развивающегося без метаморфоза, имеются только антеннальные почки.

Нервная система ракообразных, как и у других членистоногих, представлена парными надглоточными ганглиями, окологлоточным кольцом и брюшной нервной цепочкой. Прimitивные жаброногие имеют нервную систему лестничного типа. У них парные ганглии соединяются комиссурами и образуют перекладины нервной лестницы. А

у большинства раков имеется типичная брюшная нервная цепочка (рис.152). У членистоногих наблюдается тенденция к олигомеризации, то есть слияние ганглиев из разных сегментов. Так у речного рака, тело которого состоит из акрона, 18 сегментов и тельсона, имеется лишь 12 нервных узлов в цепочке:



один подглоточный, пять грудных и шесть брюшных. А у циклопов и крабов все ганглии брюшной цепочки сливаются в один нервный узел.

Рис.152. Центральная нервная система ракообразных (по Гизбрех-ту):

А-*Anostraca* (жаброногие), Б - *Euphausiacea* (зуфазиевые), В-*Stomatopoda* (потоногие), Г- отряд *Decapoda* (длиннохвостые десятиногие), Д- *Decapoda* (крабы), Е - *Copepoda* (веслоногие), Ж- *Ostracoda* (ракушковые).

Головной мозг ракообразных состоит из парных долей протоцеребрума с грибовидными телами и дейтоцеребрума. Протоцеребрум иннервирует акрон и глаза, дейтоцеребрум - антеннулы. У некоторых раков обособлен еще и третий отдел мозга - тритоцеребрум, иннервирующий антенны, а у всех остальных видов нервы к антеннам отходят от окологлоточного кольца. В

состав ганглий так же входят нейросекреторная система (рис.153), клетки которой выделяют гормоны, влияющие на обменные процессы, линьку и развитие организма. Железы нейросекреторной системы располагаются в различных частях головного мозга и брюшной нервной цепочки, а также на пути зрительных нервов. Секреты этих желез поступают в гемолимфу. У некоторых раков гормоны из нейросекреторных клеток зрительных нервов поступают в синусовую железу, а оттуда в гемолимфу. Их действие вызывает сгущение или дисперсию пигмента в хроматофорах кожи, что приводит к изменению окраски.



Рис. 153. Схема нейросекреторной системы синусовой железы (из Велша): 1- брюшная ганглиозная система, 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.

Органы чувств. У многих раков хорошо развиты простые или сложные фасеточные глаза (рис.154). У одних ракообразных имеются только простые глазки (циклопы), или только

сложные (большинство высших раков), или присутствуют те и другие (жарпеды). Простой глазок представляет собой пигментный бокал, внутрь которого обращены зрительные клетки, от их наружных концов отходят нервные окончания, которые соединяются в зрительный нерв.

Глаз покрыт прозрачной кутикулой, образующей линзу - хрусталик. Свет проходит через хрусталик, зрительные клетки и попадает на их светочувствительные внутренние концы. Такие глаза являются обращенными, или инвертированными.

Фасеточные глаза состоят из простых глазков - омматидиев. Каждый омматидий состоит из конусовидного бокала, ограниченного пигментными клетками и покрыт роговицей в форме шестигранника. Светопреломляющую часть омматидия составляют клетки хрустального конуса, а ее светочувствительная часть представлена ретинальными клетками. В месте соприкосновения ретинальных клеток образуется светочувствительная палочка - рабдом, на которую фокусируется луч света. От ретинальных клеток отходят нервные волокна. Из них образуется зрительный нерв. Омматидии изолированы друг от друга пигментом и каждый из них воспринимает

небольшую часть изображения. Из частей, воспринимаемых отдельными омматидиями, складывается зрительное восприятие. Такое зрение называется мозаичным.

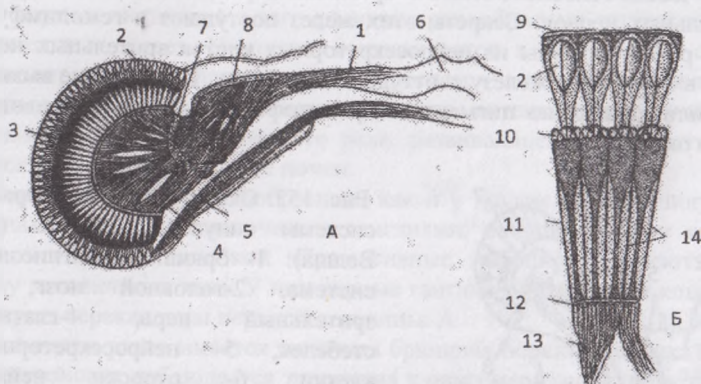


Рис. 154. Органы зрения ракообразных. Б- разрез через сложный глаз жабранога; В- участок разреза через сложный глаз (из Клауса): 1- зрительный нерв, 2- хрустальные конусы, 3- слой ретинальных и пигментных клеток, 4- нервные волокна, 5- мускул глазного стебелька, 6- мозг, 7, 8- ганглиозные скопления нервных клеток, 9- хитиновая прозрачная кутикула, 10- дистальные части ретинальных клеток, 11- ретинальные клетки, 12- базальная мембрана, 13- нервные волокна, отходящие от базальной части ретинальных клеток, 14- прослойки пигмента между отдельными омматидиями

Органы равновесия -статоцисты имеются у некоторых раков. У речного рака статоцисты находятся у основания антеннул и представляет собой глубокие впячивания покровов, выстланных изнутри тонкой кутикулой с чувствующими волосками (рис.155).

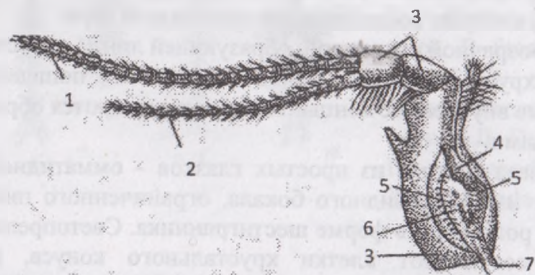


Рис. 155. Антеннула речного рака (из Шимкевича): 1,2 – два жгута усика, 3- основные членики, 4- отверстие ямки статоциста, 5- чувствительные волоски на дне статоциста, 6- песчинки внутри статоциста, 7- нерв. Оба жгута усажены освязательными и об онятельными волосками

Статолитами служат песчинки, попадающие в статоцист через его наружное отверстие. При изменении положения тела рака в пространстве статолиты раздражают разных чувствительных волосков, и нервные импульсы поступают в мозг. Во время линьки кутикулярная выстилка статоциста выпадает и рак теряет координацию движения. Органами осязания и обоняния служат многочисленные осязательные волоски и сенсиллы, расположенные на антеннах, ногах, вилочке.

Половая система. Ракообразные - раздельнополые животные. Редко встречаются гермафродиты среды неподвижных форм. У многих видов выражен половой диморфизм. У самцов речного рака 1-2 пары брюшных ног выполняют функции копулятивных органов. У паразитических и сидячих усконогих раков самцы в несколько раз мельче самок. Яичники, семенники, половые протоки и половые отверстия парные. При спаривании самцы приклеивают сперматофоры к телу самки или вводят их в женские половые отверстия.

У речного рака женские половые отверстия находятся на шестом грудном сегменте у основания третьей пары ходильных ног, а мужские - на восьмом грудном сегменте у основания пятой пары ходильных ног. У самцов рака 1-2 пары брюшных ног превращены в копулятивные трубочки. В период размножения они заполняются спермой, вытекающей из половых отверстий самца. При их помощи самец вводит сперму в половые отверстия самок. Форма и размеры сперматозоидов раков сильно варьируют. У некоторых мелких ракушковых рачков сперматозоиды в 10 раз длиннее самого животного и достигают 6 мм. У высших раков сперматозоиды как песочные часы с перетяжкой посередине и с тремя длинными отростками в форме треножника. При оплодотворении спермий прикрепляется к яйцу отростками, его хвостовая часть впитывая влагу, разбухает и взрывается и его головной конец с ядром вонзается в яйцо.

Развитие ракообразных сходно с кольчатыми червями. Дробление яйца спиральное неравномерное детерминированное. Постэмбриональное развитие большинства видов ракообразных сопровождается сложным метаморфозом. Усложнение метаморфоза зависит от количества желтка в яйцеклетке. При наличии малого количества желтка в яйце из него вылупливается просто устроенная личинка науплиус (рис.156), дальнейшее развитие которой до взрослого рака сопровождается поочередной сменой нескольких личиночных стадий.

Тело науплиуса состоит из акрона, антеннальных и мандибулярных сегментов, не разделенного на сегменты анального отдела. У науплиуса имеются пара антеннул (вырост акрона), две пары двуветвистых плавательных ног, гомологичных антеннам и мандибулам взрослых раков. Антенны расположены по бокам ротового отверстия.

Основания антенн служат для накопления пищевых частиц. По мере развития личинок антенны постепенно начинают передвигаться к голове личинки. Это доказывает происхождение антенн от пароподиев кольчатых

червей. Челюстные выросты науплеуса располагаются позади антенн и вначале выполняют плавательную функцию. У науплиуса имеются кишечник, головной мозг, две брюшные ганглии, науплиусовый глазок и пара органов выделения - антеннальные железы.

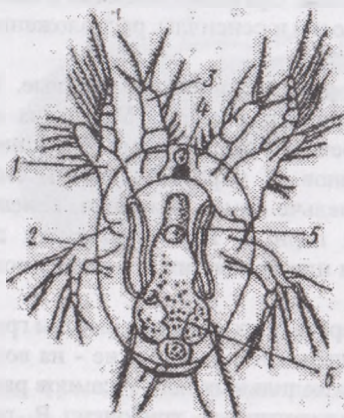


Рис. 156. Личинка науплиус ракообразных. 1- антенна, 2- мандибула, 3- антеннула, 4-науплесовый глаз, 5-антеннальная выделительная железа, 6- кишечник.

С формированием двух пар нижних челюстей (максилл) и передних грудных конечностей науплиус превращается в метанауплиус, у которого уже имеются все сегменты головы и тела с конечностями, внутренние органы, свойственные взрослому животному.

Яйцеклетки большинства высших ракообразных содержат много желтка. Поэтому стадии метаморфоза полностью или частично проходит внутри яйцеклетке. Речные раки, дафнии и другие пресноводные раки развиваются без метаморфоза. У них из яйца выходит маленький рачок, очень похожий на взрослого рака, и его дальнейшее развитие сопровождается увеличением размеров тела. У

крабов развитие личинки частично проходит внутри яйца. Поэтому отдельные стадии метаморфоза выпадают из жизненного цикла, и из яйца выходит личинка зоеа.

У высших раков, например у креветок, из яйца выходит также науплиус, затем развивается в метанауплиус ногочелюстями. Личинки несколько раз линяют, и потом появляется особая личиночная стадия - зоеа (рис.157), характерной для высших раков.

У зоеа имеются кроме развитых головных и переднегрудных конечностей, сформированное брюшко с последней парой брюшных ножек. Зоеа отличается от предыдущих личиночных стадий еще наличием фасеточных глаз. За стадий зоеа у креветок следует мизидная стадия (рис.158) с развитыми грудными ножками и зачатками всех брюшных конечностей. После линьки мизидной личинки формируется взрослое животное.

Линька ракообразных сопровождается сложными физиологическими изменениями в организме. Перед линькой в гемолимфе и тканях происходит накопление различных органических и минеральных веществ, активируется обмен веществ. Часть вещества из кутикулы поступает в гемолимфу. В результате чего старая кутикула утончается.

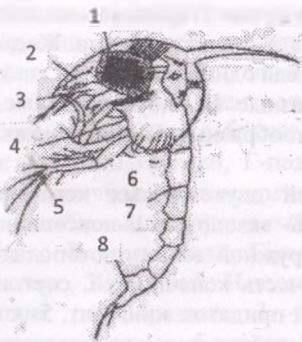


Рис. 157. Личинка зоеа краба. 1-сложный глаз, 2- антеннула, 3- антенна, 4, 5 2- ногоchelюсти, 6- зачатки грудных ног, 7- брюшко, 8-последняя пара брюшных ножек.

Из гиподермы под старой кутикулой за счет веществ гемолимфы и тканей формируется новая кутикула. Рак выползает из отверстия старой кутикулы, а старая кутикула - экзувий остается пустым. Гибкая и мягкая новая кутикула не препятствует росту организма. С накоплением минеральных веществ после линьки кутикула постепенно затвердевает, и рост животных прекращается до следующей линьки.

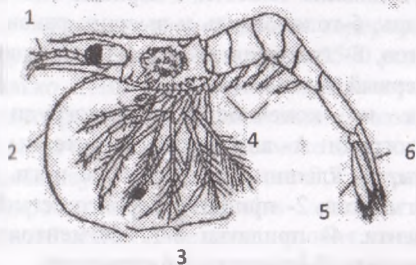


Рис. 158. Мизидная личинка креветки. 1-антеннула, 2-антенна, 3- грудные ножки, 4- брюшные ножки, 5-хвостовая плавательная ножка, 6-тельсон.

Линька контролируется гормональной системой ракообразных. В этом процессе большую роль играют нейросекреторные клетки синусоидных желез и гормоны эндокринной железы. Гормоны этой железы ускоряют линьку, а гормоны нейросекреторных клеток, расположенных на стебельке глаз, тормозят линьку. Во время линьки активизируются гормоны эндокринной железы. После завершения линьки в гемолимфе увеличивается поступление

гормонов нейросекреторных клеток.

Членистоногие. Ракообразные (С=78). Домашние задания

1. Черты строения членистоногих: А-тело не сегментировано, Б- билатерально симметричные, В- тело и конечности членистое, Г- тело состоит из головогруди и брюшка. Д- тело покрыто хитиновой кутикулой. Е-усики всегда две пары. Ж- рост сопровождается линькой. З- исключительно наземные животные. И-полость тела целом. К-полость тела смешенная.

2. Строение и функции кутикулы: А- прочная и твердая. Б- состоит из рогового вещества. В- у наземных покрыт липоидным слоем. Г- толстый и жесткий. Д-защита от механического воздействия. Е- участвует в водном обмене. Ж- выполняет осязательную функцию. З- опорный скелет для органов.

3. Черты строения членистоногих: А- сердце плоское. Б-сердце плоское или трубчатое. В- кровеносная система незамкнутая. Г-кровеносная система замкнута. Д- имеется брюшная нервная цепочка. Е- дышат легкими. Ж- дышат легкими, жабрами или трахеями. З- сегменты тела одиноковые.

4. Подтипы членистоногих: А - ракообразные. Б - паукообразные. В - жабрадышащие. Г - хелицеровые. Д - трилобитообразные. Е - многоножки. Ж - трахейные. З – мечехвосты.

5. Составьте парные ответы из частей двуветвистых конечностей ракообразных и их строений: А-протоподит, Б- экзоподит, В-коксоподит, Г- базиподит, Д- эндоподит, Е- эпиподит: 1-наружной ветвь протоподита, 2-внутренний ветвь протоподита, 3-базальная часть конечностей, состоит из коксоподита и базиподита, 4- имеет жаберный придаток эпиподит, 5- к нему прилегают экзоподит и эндоподит, 6-жаберный придаток коксоподита.

6. Составьте парные ответы из частей головы раков и особенностей их строения: А-голова, Б- акрон, В-антеннулы, Г-антенны, Д- мандибулы, Е-максиллы, Ж-гнатоцефалон, З- челюстегрудь, И- карапакс, К-протоцефалон: 1-придатки первого сегмента головы, 2-нижние челюсти, 3-верхняя челюсть, 4-головной сегмент, 5-спинной панцирь, 6-головогрудь у высших раков. 7-состоит из акрона и четырех сегментов, 8- головная лопасть, 10- придатки акрона, 11-второй отдел головы, 12- первый отдел головы.

7. Составьте парные ответы из конечностей головогруды и соответствующих им сегментов головогруды: А- антеннулы, Б- антенны, В- верхние челюсти, Г- нижние челюсти, Д- клешни, Е- ходильные ноги, Ж- глаза: 1-не относятся к придаткам сегментов, 2- придатки первого сегмента головы, 3- придатки седьмого сегмента, 4- придатки 8-11 сегментов, 5- придатки акрона, 6- придатки 2 и 3 сегмента, 7-придатки 4-6 сегментов.

8. Составьте парные ответы из органов брюшного отдела тела речного рака и соответствующим им признаков: А — брюшные ножки, Б- совокупительный орган, В-тельсон, Г- плавник, Д- анальное отверстие. 1- двуветвистые, кроме 1и 2-пары. 2- находится на середине тельсона. 3- видоизмененные 1 или 1 и 2 пары брюшных ножек. 4- хвостовая пластинка. 5- последняя пара брюшных ножек вместе с тельсоном.

9. Какие черты характерны для брюшного отдела речного рака? А- состоит из 6-8 сегментов, Б- у самца 1 и 2-пара конечности образуют орган совокупления. В- у самки относительно узкое. Г- у самки относительно широкое. Д- за исключением 1.2-пары, двуветвистые. Е- все конечности двуветвистые. Ж- последняя пара конечностей широкая. З- конечности одноветвистые. И- служат для вынашивания яиц. К-служат для передвижения по субстрату.

10. Определите расположение отделов пищеварительной системы речного рака: А- жевательный желудок, Б- задняя кишка, В-ротовая полость, Г-средняя кишка, Д-глотка, Е- сетчатый желудок, Ж- передняя кишка.

11. Жабры речного рака: А-представляют собой как кожные выросты, В- расположены в полости тела, В- у высших раков лежат у основания

ногочелюстей, ходильных ног и даже на стенке покровов, Г- в виде перистых или пластинчатых выростов, Д- называются тычинками, Е- так же развиты у основании антенн, Ж- сухопутные раки дышат всей поверхностью тела, З- у низших раков развиты головные жабры.

12. Определите расположение отделов нервной системы рака начиная от головного отдела: А-брюшная нервная цепочка, Б- нервы органов, В-надглоточный ганглий, Г-подглоточный ганглий, Д- брюшные ганглии, Е-окологлоточное нервное кольцо.

13. Составьте парные ответы из терминов и их значений. А-карапакс, Б- рабдом, В- омматиды, Г-ретиальные клетки, Д- тергит, Е-стернит, Ж-науплиус, З- экзувий, И-зоэа: 1- первая личинка ракообразных, 2- личинка высших ракообразных, 3 – старая сброшенная кутикула, 4- брюшная пластинка покрова, 5-глазки, 6-покров тела, 7-светочувствительная палочка, 8- светочувствительные клетки, 9- спинная пластинка.

Разнообразие ракообразных

Подтип ракообразные содержит почти 67000 описанных видов (42 отряда, 1003 семейств, более 9500 родов), которые, как полагают, составляет только 1/10 часть общего количества ракообразных. Хотя большинство ракообразных имеют небольшие размеры, их морфология сильно различается и включает в себя как самого большого членистоногого в мире - японского краба-паука с размахом ног 3,7 метра, так и самого маленького, длиной 100 микрометров-*Stygotantulus stocki*. Несмотря на разнообразие форм, ракообразных объединяет особая личиночная форма, известная как науплиус.

Классификация ракообразных весьма разнообразна и разными учеными предлагается разная система подтипа. Хотя ранг подтипа ракообразных особо не оспаривается, количество включенных в нее классов существенно различается в разных источниках. В книге Э.Рупперта (Ruppert et al, 2004) подтип разделена на 13 таксонов на ранге класса. В Всемирном реестре морских животных обычно используются система, где подтип включает 2 подкласса и 7 классов. Однако, наиболее широко распространенной системой подтипа ракообразных является система, разработанная Ж.Мartiном и Г. Дэвисом (2001), которая включает 6 классов. Эта система использована и в учебнике).

Система подтипа Ракообразных:

Класс Cephalocarida — Цефалокариды

Класс Branchiopoda — Жаброногие

Подкласс Phyllopoda — Листоногие

Подкласс Sarsostraca — Сарсостраки

Класс Maxillopoda — Максиллоподы

Подкласс Branchiura — Карповые вши

Подкласс Copepoda — Веслоногие

Подкласс Mystacocarida — Мистакокариды

- Подкласс Pentastomida — Пятиустки
- Подкласс Tantulocarida — Тантулокариды
- Подкласс Thecostraca — Текостраки
- Класс Ostracoda — Ракушковые
- Подкласс Myodocopa — Миодокоповые
- Подкласс Podocopa — Подокоповые
- Класс Remipedia — Ремипедии
- Класс Malacostraca — Высшие раки
- Подкласс Eumalacostraca — Эумалакостраки
- Подкласс Hoplocarida — Гоплокариды
- Подкласс Phyllocarida — Филлокариды

Класс Цефалокариды (Cephalocarida)

Цефалокариды — мелкие рачки до 3 мм длиной, обитают в морском иле. Длинное и тонкое тело состоит из слитной головы, грудного отдела из 10 сегментов и брюшка из 9 сегментов. На голове находятся две пары антенн, жвалы и две пары ножек, сходных с грудными ножками. Грудные сегменты гомономные, имеют по одной пары конечностей. На брюшном отделе конечности не развиты. Строение и функции нижних челюстей не отличается от грудных ножек. Конечности цефалокарид выполняют двигательную, дыхательную функции и гоняют пищу к ротовому отверстию. Некоторые особенности строения цефалокарид, в частности, расположение антенн несколько позади рта, не превращение выростов двух последних сегментов головы в ротовые органы свойственно самым древним членистоногим. Слитная голова и гомономная сегментация грудного отдела однотипными конечностями сближает их с жабероногими. С другой стороны, слияние головы с первым грудным сегментом сближает их с веслоногими рачками. У цефалокарид на конечностях хорошо развит членистый экзоподит и эндоподит.

Примитивной особенностью цефалокарид следует считать примитивное положение антенн (задние антенны находятся позади рта) и сходство в строении челюстей с грудными ножками. У всех остальных раков последние две пары головных конечностей обычно видоизменены в нижние челюсти — максиллы. Передние грудные ноги еще не обособлены в ногочелюсти. Пропорционально развиты грудь (10 сегментов) и брюшко (девять сегментов и тельсон с длинными фуркальными ветвями). Таким образом, цефалокариды сохранили многие признаки, присущие общим предкам всех ракообразных.

Cephalocarida — гермафродиты. Из яиц вылупляется развитая личинка метанауплиус (личинка науплиус не встречается).

Цефалокариды обитают в рыхлой переходной зоне между водой и мелководной грязью морского дна. Поскольку эта область находится почти на всех глубинах

океана, цефалокарид можно найти от приливной зоны до глубоких морей. Цефалокариды слепы, их ориентация происходит благодаря ярко выраженному обонянию 1-го усика и кутикулы, а также осязанию. Питаются детритом. На данный момент известно тринадцать видов.

Класс Жаброногие (Branchiopoda)

Жаброногие - самые примитивные ракообразные. У них гомонимная сегментация тела, голова не слита с грудными сегментами, конечности листовидные и мультифункциональные, выполняющие функции движения, дыхания и захвата пищи. Они имеют сложные глаза и непарный науплиусов глазок. Брюшной отдел без конечностей. Тельсон заканчивается фуркой - вилочкой. Органами выделения являются максиллярные почки. Развитие протекает с метаморфозом с образованием личинок науплиуса и метанауплиуса. Иногда развитие прямое. Класс включает 2 подкласса и несколько отрядов.

Подкласс Sarsostraca - Сарсостраки. Этот подкласс включает один отряд.

Отряд Жаброноги или Беспанцирные (Anostraca). Тело состоит из головы, груди и брюшка. Голова разделена с перетяжкой на передний отдел - протоцефалон и челюсти. Головной щит - карапакс не развит. На передней части головы находятся пара антеннул и антен, науплеусовый глазок и пара фасеточные глаза, на задней части - две пары свободно расположенные челюсти. Грудь состоит из 11-19 сегментов, несущих по одной пары шуповитых листовидных ножек (рис.159).

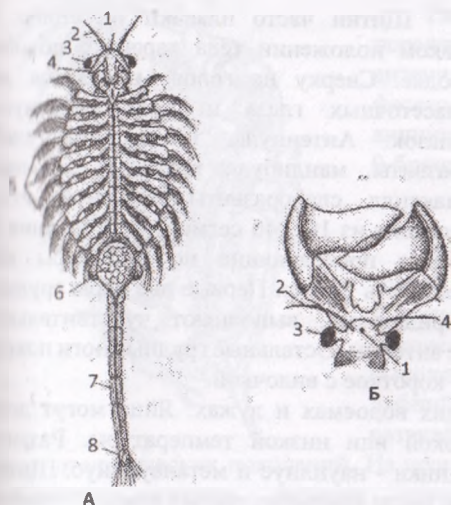


Рис. 159. Жаброногий рак

Artemia salina. А – самка,

Б – головка самца:

1-науплиусовый глазок,

2- антеннула, 3- фасеточное

глаза, 4-антенна, 5- грудные

ножки, 6- яйцевой мешок,

7- брюшко, 8- вилочка.

На внешней стороне ножек имеются по 2-3 дыхательных, по одному плавательных выростов. Вода гоняется в сторону ротового отверстия при помощи шести выростов, расположенных во внутренней стороне каждой

ножки. Сердце имеет трубчатое строение с многочисленными ости. *Triops cancriformis* известен в ископаемом состоянии в триасовых отложениях. Этот Нервная система лестничного типа с расставленными парными ганглиями не изменился в течение 200 млн. лет.

Всего известно около 180 видов отряда. Обитают во временных пересыхающих водоемах, в холодных арктических озерах и в соленых водоемах. Питаются водорослями и мелкими органическими частицами которых выплывают из воды с помощью грудных ножек. Развитие происходит с метаморфозом. Личинка - науплиус. В пресных высыхающих водоемах часто встречаются жаброноги *Branchipus*. Для слабосоленых и крепосоленых водоемов характерны рачки рода артемия. Артемий развивается на корм аквариумным рыбкам.

Подкласс Листоногие раки (Phyllopoda). Листоногие отличаются жаброногами наличием головогрудного щита - карапакса, который прикрывает большую часть тела. Грудные ножки листовидные. Фасеточные глаза имеют стебельки. Подкласс листоногих представлен отрядами щитней ветвистоусых рачков.

Отряд Щитни (Notostraca). Карапакс слабовыпуклый со срединным килем, прикрывает головной и грудной отделы, (рис.160).

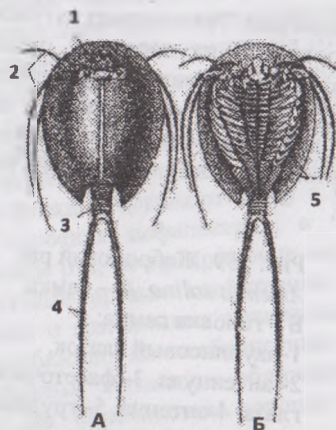


Рис.160. Щитень - *Triops cancriformis*.

А - вид со спинной стороны, Б - вид с брюшной стороны: 1-глаз, 2-нитевидные придатки первой пары грудных ног, 3- брюшко, 4- вилочка, 5-грудные ножки

Щитни часто плавают на спине. В таком положении тела карапакс подобен лодке. Сверху на голове находится два фасеточных глаза и один науплиусов глазок. Антеннулы и антенны слабо развиты, мандибулы крупные, две пары максилл слабо развиты. Грудной отдел состоит из 10 - 40 сегментов. Передние

сегментов несут по одной паре, а последующие по 2-4 пары ног. Максимальное число ног может достигать 70 пар. Первые две пары грудных ног с длинными членистыми придатками, выполняют чувствительную функцию, заменяя редуцированные антенны. Остальные грудные ноги похожи на таковых у жаброногих. Брюшко короткое с вилочкой.

Щитни обитают в пересыхающих водоемах и лужах. Яйца могут долго выдерживать высыхание, и высокой или низкой температуры. Развитие протекает около двух недель. Личинки - науплиус и метанауплиус. Щитней нередко можно обнаружить в лужах после обильных теплых дождей. Известно всего девять видов щитней из родов *Triops* и *Lepidurus*. Щитень *Triops*

Отряд Ветвистоусые раки (Cladocera). Мелкие планктонные рачки. Типичным примером ветвистоусых является дафния - *Daphnia pulex* (рис.161). Тело дафнии уплощенное по бокам и со спинной стороны и полностью покрыто двухстворчатым головогрудным щитом - карапаксом, сходным с раковиной двухстворчатых моллюсков.

Створки щита приоткрыты только с брюшной стороны. На голове имеется по одному фасеточный глаз и слабо развитый науплиусов глазок. Антеннулы рудиментарны, а антенны очень крупные и двуветвистые. Дафнии плавают скачкообразно, взмахивая антеннами. Поэтому их называют водяными блохами. Грудной отдел состоит из 4-6 сегментов и из стольких же пар ног. Грудные ножки многочисленными щетинками. С помощью щетинок рачки выплывают из воды мелкие организмы и органические частицы. На грудных ножках так же имеются жаберные придатки. Брюшной отдел короткий, нерасчлененный, на конце с коготкообразной вилочкой. На спине под карапаксом имеется выводковая камера, куда откладываются яйца.

Ветвистоусые рачки не имеют кровеносных сосудов. У дафнии на спинной стороне тела расположено пузырьковидное сердце. Сокращением сердца происходит смешивание крови в полости тела. Сердце дафнии в зависимости от температуры внешней среды сокращается 150-500 раз в минуту.

Ветвистоусые рачки включают около 400 видов, обитающих в морях и пресных водах. В пресных водах часто встречаются рачки из родов *Daphnia*, *Bosmina*, *Synura*.

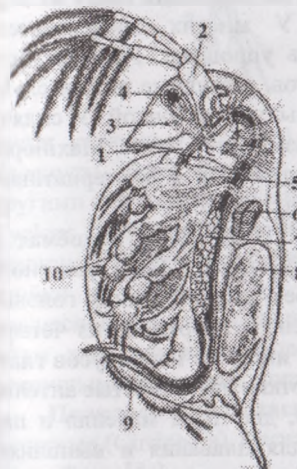


Рис. 161. Строение *Daphnia pulex*: 1- передняя антенна (антенулла); 2- задняя антенна; 3- науплиальный глазок; 4- фасеточный глаз; 5-кишечник; 6-сердце; 7-яичник; 8-эмбрионы в выводковой сумке; 9-брюшко; 10-грудная ножка.

Жизненный цикл ветвистоусых довольно сложный, сопровождается сменой партеногического и обоеполого поколений. Весной из перезимовавших яиц выходят партеногенетические самки дафний. При благоприятных условиях развивается несколько партеногенетических поколений. Из неоплодотворенных яиц, отложенных в выводковую камеру, выходят молодые рачки, приступающие к самостоятельной жизни. Осенью, при наступлении холодов, самки сначала

откладывают неоплодотворенных, а через некоторое время - оплодотворенных яиц. Из неоплодотворенных яиц развиваются самцы. Оплодотворенные яйца в выводковой камере покрываются плотной оболочкой, образуя эфиппий с 1-2 яйцами. Они перезимовывают, а весной из них выходят партеногенетические самки. Жизненный цикл с чередованием партеногенетическим и обоеполых поколений, называется гетерогонией. Кроме того, в процессе развития у дафнии наблюдается цикломорфоз-сезонная морфологическая изменчивость. Партеногенетические самки весеннего и осеннего поколений более мелкие, чем летние. Кроме того, у летних особей развиты шипы и щетинки.

Ветвистоусые представляют кормовую базу для многих видов рыб. На рыбоводных заводах налажено массовое разведение дафний для откорма мальков рыб.

Класс Челюстеногие раки (Maxillopoda)

Челюстеногие - водные ракообразные. Их характерными чертами являются редукция числа сегментов брюшка и отсутствие на них конечностей. Голова составлена пятью сегментами, грудь - шестью, брюшко - четырьмя. Наиболее известные представители этой группы - циклопы и баянусы. Большинство имеют мелкие размеры.

У челюстеногих голова сливается с первым грудным сегментом, образуя головогрудь. На голове две пары антенн. Мандибулы массивные. Максиллы представляют цедильный аппарат. Первая пара ногочелюстей выполняет функцию максилл, две другие пары - как и грудные ножки, плавательные. Ротовые органы служат как цедильный аппарат, выделяющий пищу из воды. Отсутствуют фасеточные глаза и жабры. У многих представителей кровеносная система отсутствует или очень упрощена. Грудной отдел состоит обычно из шести (реже из 5-4) сегментов, а грудные ножки служат только для плавания. Брюшных ножек нет. Тельсон с вилочкой. У сидячих форм и паразитов внешнее строение сильно изменено. Класс Maxillopoda включает 6 подклассов, и многие из этих подклассов в альтернативных классификациях рассматриваются в ранге отдельных классов.

Подкласс Веслоногие раки (Copepoda). В пресных водоёмах из веслоногих обычны разные виды циклопов (Cyclops). Тело веслоногих расчленено на головогрудь, образовавшаяся в результате слияния головы с одним грудным сегментом, грудь из пяти сегментов и брюшко из четырех сегментов и тельсона. На головогрудном отделе имеются науплиусов глаз и шесть пар конечностей: длинные антеннулы, короткие двуветвистые антенны, крупные мандибулы с двухветвистым шупиком, две пары максилл и пара ногочелюстей (рис.162). Антеннулы служат для плавания и выполняют чувствующую функцию. Максиллы выполняют функцию фильтрации, а пара ногочелюстей служит для захвата пищи. Все грудные ножки двуветвистые плавательные, их движение напоминает работу весла. Вилочка на конце брюшка часто с длинными щетинками и перистыми отростками,

обеспечивающими парение в воде. Веслоногие дышат всей поверхностью тела. Кровеносная система не развита. Размножение половое. У многих видов выражен половой диморфизм. У самцов антеннулы и пятая пара ножек видоизменены в хватательные конечности для удержания самки при спаривании. Оплодотворенные яйца склеиваются особыми выделениями в один, а чаще в два яйцевых мешка и прикрепляются к нижней стороне первого брюшного сегмента. Веслоногие раки развиваются с метаморфозом. Из яйца выходит личинка науплиус, которая после линьки превращается в метанауплиус. Кроме того, у этих ракообразных имеется еще копецодная личинка, которая после шести линек превращается во взрослого рачка.

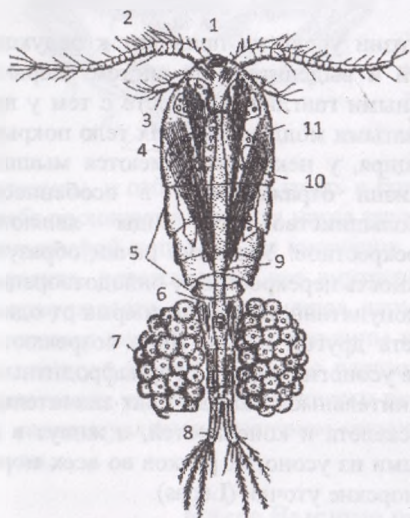


Рис. 162. Самка циклопа *Cyclops strenuus* (из Клауса). 1-глаз, 2-антеннула, 3-антенна, 4-головогрудь, 5- свободные сегменты груди, 6- половой сегмент брюшка, 7-яйцевой мешок, 8- вилочка, 9-кишечник, 10-грудные мышцы.

Известно около 1800 видов экологически разнообразных веслоногих, живущих в морях и в пресных водах. Некоторые веслоногие паразитируют на рыбах и других водных животных. В морском планктоне наиболее многочисленны

рачки каланусы (*Calanus*), которые служат пищей рыб и усатых китов. Каланусы питаются как фильтраторы одноклеточными водорослями и другими очень мелкими организмами. В пресных водоемах обычны виды рода *Cyclops*, среди которых имеются фильтраторы, растительноядные формы и хищники, питающиеся более мелкими животными. Яйца циклопов - очень стойки к перенесению неблагоприятных условий и могут сохранять жизнеспособность в течение нескольких лет в сухом иле. Циклопы - ценный корм для рыб и их молоди. Некоторые виды циклоп являются промежуточными хозяевами широкого лентеца и ришты.

Подкласс Thecostraca - Текостраки. Этот подкласс включает 3 отряда: усонogie (*Cirripedia*), фасетотекты (*Facetotecta*) и мешкогрудые раки (*Ascothoracida*).

Усонogie раки (*Cirripedia*). Морские ракообразные, ведущие прикрепленный образ жизни. Их тело заключено в известковый панцирь из отдельных пластинок. Некоторые пластины панциря раздвигаются и из

образующейся щели выдвигаются грудные ножки в виде многочисленных тонких членистых усиков. При их помощи рачки выцеживает из воды пищу. Движение грудных ножек способствует также дыханию, так как образующийся ток воды омывает тела рачка, заключенного в панцирь.

Из яйца усоногих раков выходит типичная для ракообразных личинка науплиус. Затем она превращается в ципривидную личинку с двустворчатым панцирем, чем напоминают ракушкового рачка *Cypris*. Личинка опускается на дно и при помощи антеннул с цементными железами прикрепляется к твердому субстрату. Передний отдел тела личинки превращается в орган прикрепления - подошву или ножку. Задний конец ее тела покрывается створками панциря, а грудные ножки образует фильтрующий аппарат.

Прикрепленный сидячий образ жизни усоногих приводит к редукции органов дыхания, зрения, кровеносной и выделительной систем. Нервная система представлена лишь надглоточными ганглиями. Вместе с тем у них наблюдается конвергенция с двустворчатыми моллюсками. Их тело покрыто мантией, выделяющей пластинки панциря, у некоторых имеются мышцы-замыкатели. Неподвижный образ жизни отражается и в особенности размножения усоногих раков. Большинство их виды являются гермафродитами. Оплодотворение перекрестное. Усоногие рачки образуют плотные поселения, что создает возможность перекрестному оплодотворению яиц. При их спаривании при помощи копулятивного органа сперма от одной особи передается в мантийную полость другой особи. Яйца созревают в мантийной полости. У некоторых видов усоногих наряду с гермафродитными особями имеются карликовые «дополнительные» самцы. Они значительно меньше гермафродитных особей, без скелета и конечностей, и живут в их мантийной полости. Наиболее массовыми из усоногих рачков во всех морях являются морские желуди (рис. 163) и морские уточки (*Lepas*).

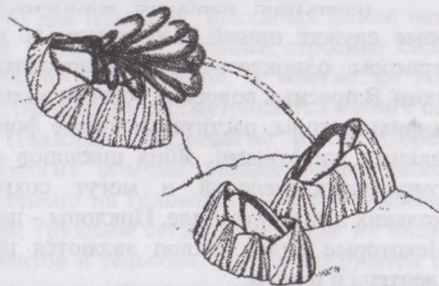


Рис. 163. Копуляция у морской желуди (*Balanus*): особь слева-самец вводит длинный трубчатый penis в мантийную полость, расположенной справа особи, самки.

Они составляют основу обрастания судов, чем наносят вред навигации. Среди усоногих имеются и паразитические формы. Промежуточное положение занимают виды-квартиранты. Например, *Coronula*, похожая на морской желудь, только значительно крупнее, поселяется на коже китов.

Специализированными паразитами среди усоногих являются виды отряда корнеголовых раков, например, паразит крабов *Sacculina* (рис. 164). У

пораженного саккулиной краба с нижней стороны тела через разрывы мембраны между сегментами выступает мешковидное тело самки паразита, заполненного яйцами.

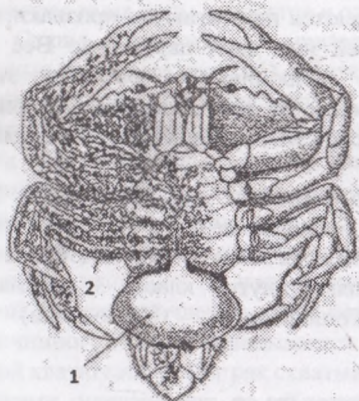


Рис. 164. Взрослая саккулина на брюшке краба.

1- тело саккулины, 2- сложно ветвящийся присосывательный стебелек паразита внутри тела краба.

Самцы у саккулины не обнаружены. Из яиц саккулины в воде выходят науплиусы, которые затем превращаются в ципривидную личинку. Личинки прикрепляются к телу крабов и с помощью хоботка прокалывают

кутикулы, и отбрасывают грудь и брюшко. Через хоботок саккулины в тело краба проникает клеточная масса зародышевых клеток паразита. Эти клетки с гемолимфой попадают на кишечник краба и развиваются с разветвленного паразита, поражающего все внутренние органы хозяина. При достижении половозрелости яйцевой мешок паразита через разрывы покровов хозяина выступает наружу. Тело саккулины представляет собой бесформенную разветвленную массу. В связи с паразитическим образом жизни у саккулины происходит редукция практически всех систем органов. Только наблюдение за индивидуальным развитием саккулины позволило отнести ее к усоногим ракам.

Класс Высшие раки (Malacostraca)

Высшие раки характеризуются постоянством сегментов тела. Голова состоит из акрона и четырех сегментов, грудь - из восьми, а брюшко из 6-7 сегментов и тельсона. Голова может быть не слитной: обособлен протоцефалон, а гнатоцефалон сливается с грудными сегментами, образуя челюстегрудь - гнатоторакс. В других случаях все головные сегменты сливаются между собой и с одним, реже с двумя сегментами груди. При этом образуется сложная голова. Иногда срастаются брюшные сегменты и тельсон. У высших раков, в отличие от других подклассов, имеются брюшные конечности, а тельсон - без фурки (исключение - *Nebalia*).

Половое отверстие у самца открывается на восьмом грудном сегменте, а у самки - на шестом. Хорошо развиты органы дыхания и кровеносная система. У взрослых форм функционируют антеннальные почки, а у личинок - максиллярные почки. Только у рода *Nebalia* две пары почек во взрослом

состоянии. Развитие с метаморфозом. Типичная личинка - зоеа. У ряда видов - развитие прямое.

Несмотря на многие прогрессивные особенности организации, у представителей высших ракообразных имеются примитивные признаки, как например, наличие брюшных конечностей или двух пар почек. Все это свидетельствует о независимой линии эволюционного развития этого подкласса от других ракообразных. Вместе с тем названию подкласса соответствует высокое развитие нервной системы, органов чувств и сложное поведение многих видов.

Класс включает преимущественно крупных ракообразных. Распространены они в морях, пресных водах, а некоторые виды приспособились к жизни на суше. К классу Malacostraca относится более 35 тыс. видов. Классификация высших раков сложная. Выделяют внутри класса 3 подкласса: Эумалакостраки (Eumalacostraca), Гоплокариды (Hoplocarida) и Филлокариды (Phyllocarida).

Подкласс Филлокариды (Phyllocarida)

Включает 4 отряда, но 3 из них вымершие. Нине существующие виды относятся к отряду тонкопанцирных.

Отряд Тонкопанцирные (Leptostraca). Тонкопанцирные - мелкие примитивные морские ракообразные. К ним относится около 40 видов. Все виды, за исключением одного планктонного вида, ведут плавающий придонный образ жизни. Наиболее распространенный вид *Nebalia* достигает в длину 6-11 мм.

У тонкопанцирных панцирь - карапакс тонкий, прикрывает головогрудь и частично брюшко. С карапаксом подвижно сочленен рострум, прикрывающий глаза и основания антенн. Антеннулы и антенны длинные, имеются три пары челюстей. Первая пара максилл с длинным жгутиковидным отростком, очищающим полость карапакса. Имеются 8 пар листовидных грудных ног одинакового строения. Они выполняют плавательную, дыхательную функции и отфильтровывают пищевые частицы. У них не шесть, как у всех высших раков, а семь брюшных сегментов. Первые четыре пары брюшных ног длинные и двуветвистые, выполняют плавательную функцию. Две следующие пары ног рудиментарны. Седьмой сегмент брюшка не имеет конечности. На тельсоне имеется вилочка.

Тонкопанцирные обладают промежуточными особенностями между высшими раками и другими классами. Поэтому представляют филогенетический интерес. Наличие две пары почек, одновременное присутствие брюшных ног и вилочек, характерных признаков для самых примитивных свидетельствуют о развитии высших раков от древних низших предковых видов.

Подкласс Гоплокариды (Hoplocarida).

Подкласс Гоплокариды включает 3 отряда, но 2 из них вымершие. Нине существующие виды относятся к отряду ротоногих (Stomatopoda).

Отряд Ротоногие (Stomatopoda). Ротоногие, или раки-богомолы - хищные животные (рис.165). Обитают в теплых морях. У них тело крупное, до 34 см в длину. Тело состоит из головной лопасти, челюстегруды и сегментированного брюшка. Первая пара грудных ножек - чувствительная, 2-5 пары - хватательные, последние три пары - ходильные. На 1-5 парах грудных ног имеются жабры. Особый интерес представляют хватательные ноги раков-богомолов. По строению передних грудных ног и по характеру охоты раков-богомолов делят на хватательные и ударные группы. Хватательные раки - богомолы нападают на жертву неожиданно, и её схватывают невероятной силой. Последний членик одной пары грудных ног зубчатый, подобен лезвию перочинного ножа и вкладывается в борозду предпоследнего членика. Этой парой хватательных ног рак схватывает добычу, а остальными хватательными ножками удерживают ее. Хватательные ноги по строению похожи на хватательные ноги насекомых - богомолов.

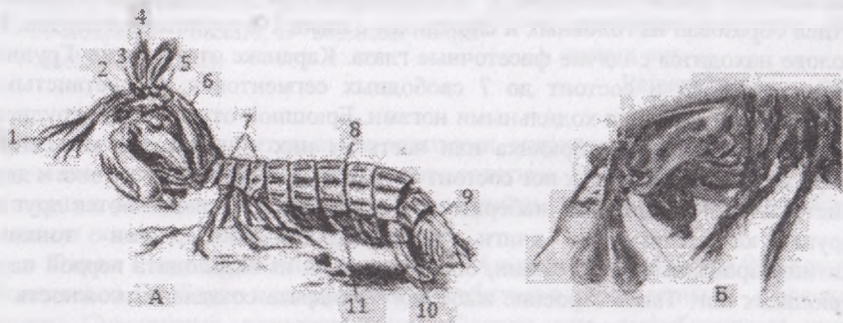


Рис. 165. Раки- богомолы. А — *Squilla oratoria* с хватательными конечностями, Б — передний конец тела *Odontodactylus scyllaris* с ударными конечностями: 1- антеннулы, 2 - антенны, 3- глаза, 4-наружные чешуи антенн, 5- головная лопасть, 6 -карапакс, 7-грудные сегменты, 8-брюшко, 9- тельсон, 10 — последняя пара брюшных ног, 11 — брюшные ноги.

У ротоногих брюшной отдел относительно длинный. Первые пять пар брюшных ножек двуветвистые, листовидные и с перистыми щетинками. Они выполняют плавательную и дыхательную функции. У самцов первые две пары брюшных ног преобразованы в копулятивный аппарат. Последняя пара брюшных ног - уropоды вместе с тельсоном образуют хвостовой плавник. Раки-богомолы роют норы и в них подкарауливают свою добычу. Развиваются с метаморфозом. Личинки - зoeа. Раки-богомолы съедобны. В Индийском и Тихом океанах ведется промысел крупных ротоногих.

Подкласс настоящие высшие раки (Eumalacostraca)

К этому подклассу относятся основная часть ныне живущих высших раков, насчитывающих около 40 тыс. видов. Подкласс включает 14 отрядов современных и 2 отряда вымерших раков.

Отряд Расщепленноногие (Mysida). Мизиды - мелкие, в основном, морские планктонные рачки. Пресноводные виды встречаются в холодных северных озерах и в водоемах пещер. Они имеют некоторые примитивные черты строения. В частности, у них челюстегрудь, в отличие от большинства высших раков состоит из челюстного отдела головы (гнатоцефалона) и трех свободных сегментов груди. Карапакс закрывает свободные задние грудные сегменты. Пять последних пар грудных ножек плавательные, и имеют примитивное двуветвистое строение. Двуветвистое строение грудных ножек расщепленноногих рачков похоже на мизидную стадию личинок у некоторых высших ракообразных. Мизиды представляют корм для рыб и их мальков.

Отряд Равноногие раки (Isopoda) - довольно разнообразная группа насчитывающая более 10000 видов. Отличаются большим экологическим многообразием. Обитают в морях, пресных водоемах и на суше. Тело равноногих раков сплющено в дорзовентральном направлении. Головной отдел образован из головных и слившихся с ними 1-2 грудных сегментов. На голове находится сидячие фасеточные глаза. Карапакс отсутствует. Грудной отдел длинный и состоит до 7 свободных сегментов с одноветвистыми, одинакового строения ходильными ногами. Брюшной отдел короче грудного отдела. Все сегменты брюшка или часть из них сливаются с тельсоном. Передние 5 пар брюшных ног состоит из короткого основного членика и двух листовидно расширенных жаберных лепестков. Они накладываются друг на друга как страницы книги, и прикрыты жаберными тонкими хитинизированными крышками, образованными из экзоподита первой пары брюшных ног. Такое строение жаберного аппарата создала возможность существования на суше.

У мокриц (рис.166, А), приспособившихся к засушливому климату имеется ряд дополнительных адаптаций. У них сохраняется жаберное дыхание. У мокрецов влажных местообитаний имеются приспособления для увлажнения жабер. А у степных мокриц передние брюшные ножки несущие органы воздушного дыхания, или псевдотрахеи, похожие на трахеи насекомых. На каждой дыхательной ножке имеется дыхательное отверстие, которое ведет в глубокое и разветвленное впячивание покровов. Через стенки псевдотрахей кислород воздуха проникает в кровь дыхательных ножек. Это свойственно поведенческие адаптации к жизни на суше. Они могут плотно прижиматься брюшной стороной к субстрату. При этом широкие спинные щитки - тергиты свешиваются по бокам тела и создают под брюшной замкнутое пространство, насыщенное влагой. В сухой период они зарываются в почву и сворачиваются в кольцо. Другие пустынные мокрицы роют глубокие

вертикальные норки и сидят в них спиной вверх, образуя пробку, под которой создается увлажненное пространство. Обычны виды родов *Porcellio* и *Oniscus*.

В пресных водах из равноногих распространены водяной ослик - *Asellus*

aquatiquis (рис.166, Б). В морях обитают крупные представители отряда - морские тараканы (*Idothea* или *Bathynomus*), до 27 см длиной.

Некоторые равноногие известны как эктопаразиты рыб и ракообразных. Развитие происходит с метаморфозом. Самки вынашивают яйца в выводковой камере на грудном отделе снизу. Из яиц выходят личинки, похожие на взрослых, но с неполным составом развитых ног.

Равноногие раки питаются

преимущественно растительными остатками, детритом и в биоценозах имеют значение как разлагатели органических остатков. Вред приносят некоторые мокрицы, разрушающие деревянные постройки. Ущерб рыбному хозяйству наносят нектонные равноногие паразиты.

Отряд Разноногие или бокоплавы (*Amphipoda*). Известно 9000 видов бокоплавов. Особенно много разноногих обитает в морях, меньше - в пресных водах. Сухопутных разноногих нет. Однако есть амфибионтные виды, живущие в толще прибрежья или в заболоченных почвах в субтропиках. Имеется небольшая группа паразитических форм.

Строение разноногих сходно с равноногими раками. Так, голова равноногих слитная и сложная, включающая кроме головных сегментов один, реже два грудных сегмента. На голове расположены сидячие фасеточные глаза. Грудной отдел сегментированный, без карапакса, грудные ноги пятичленистые. Отличаются сплюснутостью тела с боков, а не в спиннобрюшном направлении, как у равноногих.

Грудные ноги бокоплавов не одинаковы по строению, что и отражено в названии отряда - «разноногие». Пять пар из семи свободных грудных ножек с коготками служат для ползания и лазанья, из которых первые две пары захватительные и заканчиваются клешнями, служащими для захвата пищи. Следующие две пары заканчиваются коготками, направленными назад. Последние три пары ног более длинные и направлены коготками вперед. Семь

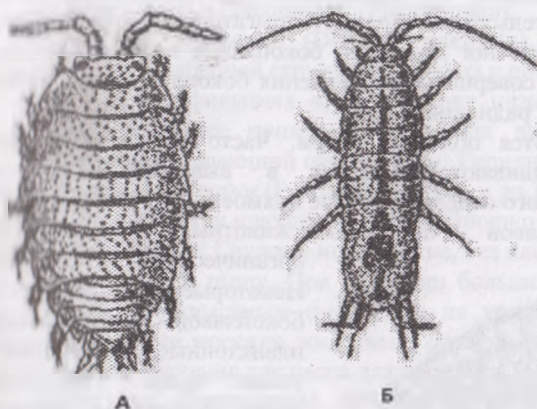


Рис. 166. Равноногие ракообразные.
А-мокрица *Porcello*, Б- водяной ослик - *Asellus aquaticus*.

пар грудных ног, за исключением первой пары относящихся к головному отделу, несут жабры. Брюшко бокоплавов состоит из шести сегментов и тельсона. Первые три пары брюшных ног служат для плавания. Они двуветвистые, многочлениковые, со щетинками. Три следующие пары брюшных ножек вместе с тельсоном образуют прыгательный орган. Такое функциональное разнообразие ног позволяет бокоплавам плавать, ползать, прыгать, зарываться. Такое совершенство движения бокоплавов обеспечило им широкую экологическую радиацию в воде.

Бокоплавы размножаются половым путем. Часто выражен половой диморфизм. Яйца вынашиваются самкой в выводковой камере, расположенной внизу грудного отдела. Развитие прямое.

Многие виды бокоплавов - придонные животные. Они питаются органическими остатками.

Некоторые семейства бокоплавов - пелагические и планктонные, плавающие в толще воды. Паразитами среди бокоплавов являются китовые вши (Cyamidae). Они огромными массами живут на коже китов и вызывают ее изъязвление. Китовые вши расселяются, переползая с одного кита на другого. В морях часто

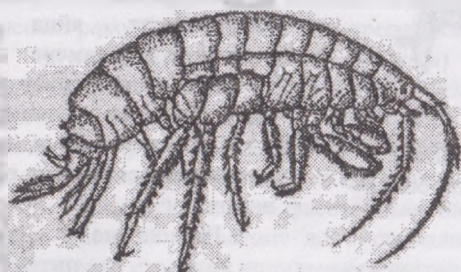


Рис. 167. Бокоплав *Gammarus lacustris*

встречаются виды рода *Gammarus* (рис.167), живущие в приливно-отливной зоне. В пресных водах бокоплавы менее разнообразны. Исключение составляет озеро Байкал, где встречаются 240 эндемичных видов.

Бокоплавы представляют ценный корм для рыб. Проведены успешные работы по акклиматизации бокоплавов во вновь созданных водохранилищах и озерах.

Отряд Десятиногие раки (Decapoda). Десятиногие - самые крупные и высокоорганизованные ракообразные. Они обитают преимущественно в морях, а также в пресных водоемах. Некоторые виды приспособились к жизни на суше. Отряд включает около 15 000 современных и 3 000 ископаемых видов. Тело десятиногих состоит из протоцефалона, челюстегруды с полным слиянием сегментов и сегментированного брюшка. На протоцефалоне находится две пары антенн и стебельчатые фасеточные глаза. На челюстегруды (гнатотораксе) расположены три пары челюстей, три пары двуветвистых ногочелюстей и пять пар одноветвистых ходильных ног. Первая пара ходильных ног обычно заканчивается клешней. Остальные пары ходильных ног снабжены коготками. Жабры располагаются на всех грудных ногах и на теле у основания ног. Каралакс загибаясь по бокам тела, образует жаберные крышки. Брюшко с двуветвистыми плавательными конечностями.

Последняя пара брюшных ног - уropоды уплощенные и вместе с тельсоном образуют хвостовой плавник. У крабов брюшко в той или иной степени редуцировано. Развитие с метаморфозом или прямое, без образования личиночных стадий. Отряд подразделяется на 2 подотряда: Креветки (*Dendrobranchiata*) и Плеоциемы (*Pleocyemata*)

Подотряд Креветки (*Dendrobranchiata*). Креветки характеризуются разветвленной жаберной структурой, откуда и появляется название подотряда. В старых классификациях этот подотряд назывался плавающими раками (*Natantia*). Наиболее примитивная группа десятиногих раков, ведущих исключительно плавающий образ жизни. Типичные представители подотряда разнообразные креветки (*Pandalus*, *Crangon* и др.) обитают главным образом в морях. Тело креветок плющено с боков, брюшко длинное с развитыми плавательными ножками. Грудные ноги тонкие, без клешней, служат для движения, дыхания и захвата пищи. При плавании большое значение имеет движение брюшка с пятилопастным плавником из уropод и тельсона. Креветками питаются многие морские животные, особенно рыбы. Они имеют большое промысловое значение как пища для человека.

Подотряд Плеоциемы (*Pleocyemata*). Всех членов *Pleocyemata* объединяет ряд особенностей, наиболее важным из которых является то, что оплодотворенные яйца до отрождения личинок остаётся прикрепленным к плеоподам (плавательным ногам). Именно эта характеристика и дает название группы. Они также обладают ламеллярной (пластинчатой) жаберной структурой в отличие от разветвленной у *Dendrobranchiata*. Этот подотряд включает всех ползающих раков (*Reptantia*) и некоторых других групп (включая настоящих креветок (*Caridea*)).

Плеоциемы наиболее прогрессивная группа десятиногих. У них брюшные ножки развиты слабо и не выполняют плавательной функции. У ряда видов брюшко в значительной степени редуцировано. Многие виды ведут ползающий образ жизни. Большинство видов - многоядные хищники, захватывающие добычу клешнями (рис.168).

Подотряд подразделяется на несколько отделов: лангусты (*Palinura*), омары (*Astacura*), отшельники (*Anomura*) и крабы (*Brachyura*). У первых двух отделов брюшко длинное, мускулистое, и они способны плавать. У крабидов брюшко недоразвитое, мягкое и асимметричное. Крабиды прячут брюшко в пустые раковины моллюсков или подгибают его под грудной отдел. У настоящих крабов брюшко редуцировано. Крабиды и крабы не могут плавать, а ползают и лазают. Среди крабов встречаются сухопутные и пресноводные формы. На юго-востоке Азии их можно встретить на рисовых полях, близ рек и в тропических лесах.

У сухопутных крабов сохраняются слабо развитие, увлажненные жабры. Они дышат как водные животные. А у крабида рака-разбойника (*Birgus latro*) с островов Тихого океана жабры отсутствуют, но стенки жаберных полостей под карапаксом тонкие и с выростами, снабжаемыми кровью. Они дышат кислородом воздуха и могут жить вдали от моря. Днем они укрываются в

вырытых ими норах. Но их развитие связано с морем. Яйца откладываются в воду. Из них развиваются планктонные личинки, которые оседают на дно и превращаются сначала в маленьких раков-отшельников, прячущих брюшко в пустые раковины. Взрослые формы покидают море и живут на суше.

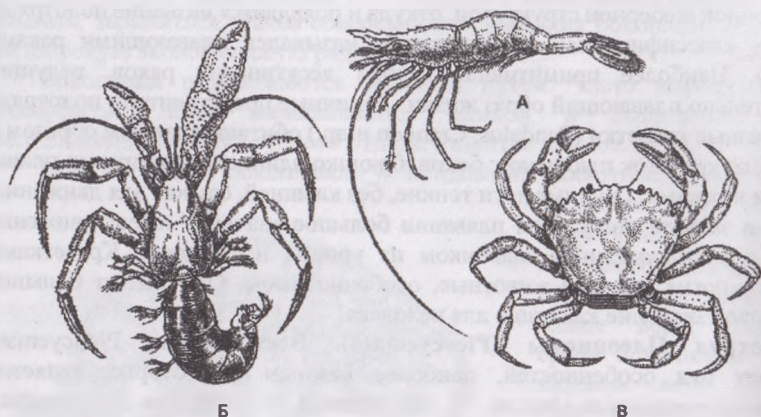


Рис. 168. Представители десятиногих ракообразных. А-креветка (*Pandalus borealis*), Б- рак-отшельник (*Pagurus bernhardus*), В- краб (*Carcinus maenas*) (из Бирштейна)

Среди ползающих раков промысловое значение имеют лангусты (*Palinurus*), омары (*Homarus*), речной рак (*Astacus*). В дальневосточных морях особое промысловое значение имеет крупный представитель десятиногих — камчатский краб (*Paralithodes camtschatica*, рис.169). Промысел десятиногих раков в мире достигает 700 тыс. т в год. Больше всего их добывают в Китае, США, Японии, Индии и России.



Рис. 169. Камчатский краб *Paralithodes camtschatica*. В размахе ног самца достигает 1,5 м при массе до 7 кг (по Догелю).

Филогения и экология ракообразных

Ракообразные - древняя группа членистоногих. В ископаемом состоянии встречаются с кембрия. Филогенетические связи ракообразных с другими животными изучены недостаточно. Однако, сравнительно-морфологический анализ ракообразных показывает, что каждый подкласс имеет собственную линию развития от общих предков. Предполагается, что гипотетические предки ракообразных обладали комплексом плезиоморфных (исходных) признаков, которые проявляются у примитивных представителей современных раков.

Каждый из современных подклассов имеет несколько уникальных плезиоморфных признаков. Так, например, у жабероногих голова не слитная и состоит из протоцефалона и гнатоцефалона со следами сегментации. Многофункциональные грудные конечности обладают двигательным, захватным и жевательным функциями. Сердце имеет трубчатое строение, нервная система лестничного типа. У Цефалокарид двуветвистые конечности на голове и груди однотипные. Примитивным представителям членистоногих (Maxillopoda) свойственно примитивное двуветвистое строение головных конечностей - антенн и челюстей, которые используются и для передвижения. Примитивными признаками Высших раков являются наличие брюшных ног, и у некоторых видов (небалии) - две пары почек и наблюдается расчлененность головного отдела. Только у подкласса Ракушковых раков, видимо уклонившихся в развитии, почти не обнаруживается плезиоморфных признаков. Таким образом, изучение филогенетических отношений ракообразных показывает, что все подклассы ракообразных представляют единство радиации древней предковой группы. На этом основании некоторые систематики рассматривают ракообразных как несколько родственных классов.

В результате эволюции у ракообразных образовались различные жизненные формы, которые заняли разнообразные экологические ниши. Несомненно морфоадаптивным типом, несомненно, были мелкие пелаго-бентосные формы, ведущие плавающий образ жизни. От них специализация пошла в нескольких направлениях: в планктон, нектон, бентос. Часть групп специализировалась к паразитизму, а некоторые формы вышли на сушу.

Последние морфологические и молекулярно-генетические данные показывают, что ракообразные являются парафилетической группой. Наиболее близким к ракообразным являются насекомые и эти две группы (Crustacea + Hexapoda) в месте образуют таксон высокого ранга - Pancrustacea.

Гомеообразия ракообразных. Домашние задания (С= 64).

1. Какие признаки характерны для ракообразных? А- сегменты тела гомономные, Б- первично водные животные, В- дышат жабрами, Г- наземные животные легкими, Д- сердце однокамерное, Е-сердце на спинной стороне груди.

Ж- органы выделения мальпигиевы сосуды. 3- выделение антеннальные или коксальные железы.

2. Укажите стадии развития высших раков в правильном порядке: А- мизид, Б- зоеа, В- метанауплиус, Г- науплиус, Д- имаго.

3. Определите подклассы класса ракообразных: А- равноногие, Б- разноногие, В- жаброногие, Г- челюстоногие, Д- десятиногие Е- высшие ракообразные.

4. Отряды высших ракообразных (см. 8- задание).

5. Составьте парные ответы из систематических групп ракообразных и соответствующих им видов: А- жаброногие, Б- веслоногие, В- равноногие, Г- разноногие, Д- десятиногие, Е- листоногие: 1- бокоплав, 2- дафния, 3- циклоп, 4- мокрица, 5- атемия, 6- речной рак.

6. Установите систематическое положение речного рака: А- Decapoda, Б- Astacus, В- Arthropoda, Г- Reptantia, Д- lepdodactylus, Е- Malacostraca, Ж- Crustacea, 3- Branchiata.

7. Характерные черты отряда жаброногих: А- низшие раки, сегментация гомонозная. Б- головогрудный щит отсутствует, В- карапакс цельная или двустворчатая, Г- антенны ветвистые, являются органами движения, Д- тело покрыто прозрачным хитиновым покровом, Е- на спинной стороне груди имеется яйцевая камера, Ж- голова не сливается с грудными сегментами, 3- числа сегментов не постоянны.

8. Характерные черты отряда листоногих раков: (см. задание 9).

9. Чем характеризуются веслоногие раки? А- антеннулы длинные, являются органами движения, Б- имеется науплиусовый глазок, В- сидячие раки, Г- тело в раковине, состоящих из отдельных пластинок, Д- грудные конечности превращены в двуветвистые усовоги, Е- голова и антеннулы превращены на органы прикрепления, Ж- грудные ножки двуветвистые, 3- брюшко не имеет конечностей.

10. Чем характеризуются усовогие раки? (см. задание 9).

11. Чем характеризуются бокоплавы? А- тело сжато с боков, Б- тело сплющено дорзовентрально. В- грудные ножки разного строения. Г- передние брюшные ножки с щетинками, плавательные. Д- грудные ножки одинаковые. Е- брюшные ножки образуют жаберные листочки. Ж- многие живут на суше. 3- задние брюшные ножки образуют прыгательную вилочку.

12. Чем характеризуются равноногие рачки? (см. задание 11).

13. Составьте парные ответы из отрядов и видов: А- жаброногие, Б- листоногие, В- веслоногие, Г- усовогие, Д- равноногие, Е- разноногие, Ж- десятиногие: 1- циклоп, каланус, диаптамус; 2- баланус, морские уточки, саккулина; 3- лангуст, краб, креветка, омар; 4- бокоплав; 5- артемия; 6- дафния, щитень; 7- водяной ослик, мокрица.

ПОДТИП ХЕЛИЦЕРОВЫЕ (CHELICERATA)

Хелицеровые ведут родословную от палеозойских водных предков, близких к предкам ракообразных. В расчленении тела хелицеровых нет единообразия. На головогрудь расположено шесть пар конечностей. Практически все - хищники. Современные хелицеровые населяют сушу и только около 5% видов живут в морской и пресной воде. В настоящее время известно более 115 тысяч видов хелицеровых.

У паукообразных сегменты головы и груди, сливаясь, образуют головогрудь. В наибольшей мере слияние сегментов тела представлено у клещей. Антенны отсутствуют, глаза простые, в количестве от одной до восьми пар. Членистых придатков шесть пар. Из них первые две пары: хелицеры (первая пара конечностей расположена перед ротовым отверстием, часто заканчивается клешнями) и педипальпы (позади ротового отверстия) - выполняют функцию антенн и челюстей. Хелицеры пауков образуют клыки, которые большинство видов используют для введения яда в жертву. Остальные четыре пары служат ходильными ногами. Брюшко обычно лишено ног, но у пауков они видоизменены в паутинные бородавки. У скорпионов ноги на брюшке закладываются в эмбриональном периоде, у взрослых они отсутствуют. Целом сильно уменьшенный. Покровы хитиновые, нередко с многочисленными чувствительными волосками. У мелких клещей тонкие покровы служат и для дыхания. Как и у всех членистоногих, тело и придатки хелицеровых покрыты жесткой кутикулой, состоящей в основном из хитина и химически отвержденных белков. Поскольку жесткая кутикула не может растягиваться, животным необходимо линять, чтобы расти. Другими словами, они выращивают новые, но мягкие кутикулы, затем сбрасывают старую и ждут, пока новая затвердеет. Пока новая кутикула не затвердеет, хелицеровые беззащитны и почти обездвижены.

Органы пищеварения имеют различное строение в зависимости от характера питания. Кишечник большинства современных хелицеровых слишком узок, чтобы принимать твердую пищу. У видов, питающихся жидкой пищей (кровью животных, соками растений), передний отдел пищеварительного тракта состоит из мускулистой глотки и пищевода, которые служат для всасывания пищи. Основные процессы переваривания и всасывания пищи протекают в средней кишке, выстланной железистым эпителием и имеющей слепые выросты, что увеличивает вместимость и всасывающую поверхность. У большинства паукообразных в брюшной отдел средней кишки открываются протоки парной железы - печени, выделяющей пищеварительные ферменты и всасывающей переваренные питательные вещества.

Органы дыхания разнообразны. У одних - легочные мешки, у других - трахеи, у третьих - и те и другие, у четвертых - жабры. Легочные мешки расположены в передней части брюшка и сообщаются с внешней средой дыхальцами. Внутри легких имеются параллельно расположенные тонкие

листки, в лакунах которых течет кровь. Газообмен происходит через тонкие покровы листочков. Трахеи начинаются отверстиями в покровах брюшка, от которых уходят вглубь тела в виде ветвящихся трубочек.

Кровеносная система складывается из лежащего на спинной стороне мускулистого пульсирующего сердца и отходящих от него сосудов, направляющихся к различным органам. Обратный ток крови к сердцу проходит по лакунам. У некоторых видов сердце имеет вид мускулистой трубки со многими отверстиями, у других оно мешкообразно и имеет 1-2 пары входных отверстий. У клещей кровеносные сосуды частично редуцированы, а иногда нет и сердца. Хотя артерии направляют кровь к определенным частям тела, они имеют открытые концы, а не соединяются непосредственно с венами, и поэтому у них открытая система кровообращения как в всех членистоногих.

Органы выделения у паукообразных двоякого порядка. Большая часть из них сохранила 1-2 пары метанефридиальных органов, открывающихся у основания ног. Кроме того, в брюшке имеется 1-2 пары тонких слепых трубочек - мальпигиевы сосуды, открывающиеся в кишечник. Первые выделяют продукты распада из грудного, вторые - из брюшного отделов тела.

Половая система. Паукообразные раздельнополы. Яичники самок расположены в брюшке, а яйцеводы сливаются в единый проток, открываются в передней части брюшка. Семенники самцов также лежат в брюшке. Отходящие от них спермопроводы сливаются и одним отверстием открываются на нижней стороне брюшка.

Нервная система и органы чувств. *Нервная система*, как и у других членистоногих, брюшная нервная цепочка с ганглиями. При слиянии члеников произошло и объединение ганглиев. У пауков и клещей узлы груди и брюшка слиты в единый нервный узел. Пауков отличает сложность нервно-психических проявлений, рефлексов, инстинктов. Головной мозг хелицеровых, в отличие от других членистоногих, состоит из протоцеребрума и тритоцеребрума. Дейтоцеребрум отсутствует. Имеется 1-6 пар простых глаз. Два центральных глаза пауков способны различать форму и цвет предметов.

Развитие. Многие виды используют сложные ритуалы ухаживания, для привлечения партнеров. Оплодотворение происходит в половых путях самки. Многие паукообразные откладывает яйца, у некоторых наблюдается живорождение. Развитие происходит без метаморфоза или со стадией личинки (клещи). У клещей иногда наблюдается партеногенетическое размножение. Самцы паукообразных значительно мельче самок. У большинства видов детенышам приходится самим заботиться о себе, но у скорпионов и некоторых видов пауков самки защищают и кормят свое потомство.

Среди хелицеровых есть хищники, паразиты, травоядные, питающиеся падалью и разлагающимися органическими веществами.

Хозяйственное значение. Хотя яд некоторых видов пауков и скорпионов может быть очень опасен для человека, медики изучают использование этих ядов для лечения заболеваний. Медицинская промышленность использует

кровь мечехвостов в качестве теста на наличие загрязняющих бактерий. Клещи могут вызывать аллергию у людей, передавать определенные болезни людям и домашнему скоту, а также являются серьезными сельскохозяйственными вредителями.

Филогенез. Хелицеровые возникли как морские животные в среднем кембрии; первые подтвержденные ископаемые, принадлежащие *Sanctacaris*, датируются 508 млн лет назад. Первичные хелицеровые были водными животными. Некоторые клещи и пауки вторично перешли к водному образу жизни. В подтиле выделяют четыре класса: паукообразные (*Arachnida*), меростомовые (*Merostomata*), морские пауки (*Ruspogonida*) и клещи (*Acari*).

В теле меростомовых и паукообразных выделяют две тагмы - головогрудь (просому) и брюшко (опистосому). Просома состоит из акрона (головной лопасти, обычно несущей глаза) и первых шести сегментов, несущих конечности: хелицеры, педипальпы и четыре пары ходных ног. Функции и строение конечностей просомы у разных хелицеровых существенно различаются. Хелицеры представляют собой клешни или подклешни, состоят из двух или трёх члеников и обычно служат для захвата пищи.

В теле морских пауков выделяют три отдела: голову, грудь и брюшко. Головной отдел несёт три пары конечностей и массивный придаток - хобот, на конце которого располагается ротовое отверстие. Число конечностей исходящих в грудной отдел варьирует у разных представителей - от 4 до 6 пар. На конце рудиментарного брюшка открывается анальное отверстие.

Класс Меростомовые (*Merostomata*)

Меростомовые - это древнейшие морские хелицеровые, дышащие жабрами. Сюда относятся вымершие палеозойские отряды эвриптериды или ракоскорпионы и мечехвосты (отряд *Xiphosura*), частично дожившие до нашего времени.

Эвриптерид известны в кембрии, так что их обособление как хелицеровых от каких-то исходных трилобитообразных форм произошло значительно раньше. Среди них были крупные, иногда гигантские формы, около 2 м в длину. Головогрудь (просома) была покрыта щитом с простыми срединными и сложными боковыми глазами и несла 6 пар конечностей, из которых передние хелицеры служили для схватывания добычи, а остальные для передвижения и измельчения пищи. Брюшко состояло из 12 сегментов: 6 передних имели конечности, половые крышки на восьмом сегменте (2-я брюшная) и жаберные ножки на остальных, 6 задних сегментов были лишены конечностей. Тело заканчивалось хвостовым члеником с иглой, щипком или пластинчатым расширением на конце. Эти чудовища, похожие на гигантских скорпионов, жили в мелководье морей, ползая или медленно плавая у дна. Эвриптериды существовали в течение почти всей палеозойской эры. В эпифуре от них обособляются водяные скорпионы.

Отряд Мечехвосты. Мечехвосты - это древняя группа водных хелицеровых, широко распространенная и многочисленная в палеозое и мезозое, а в настоящее время представленная лишь пятью видами. Для мечехвостов характерна уплощенная форма головогруды, покрытой спинным панцирем, и широкое слитное брюшко, заканчивающийся мечевидным отростком (рис.170). По внешнему виду они напоминают трилобитов и еще в большей степени щитней. Это связано с тем, что обе группы животных относятся к сходной жизненной форме бентосных роющих. Передним краем панциря они роют грунт и извлекают из него различных червей, моллюсков,

которыми питаются, а задний конец тела мечевидным отростком служит им опорой при рытье.

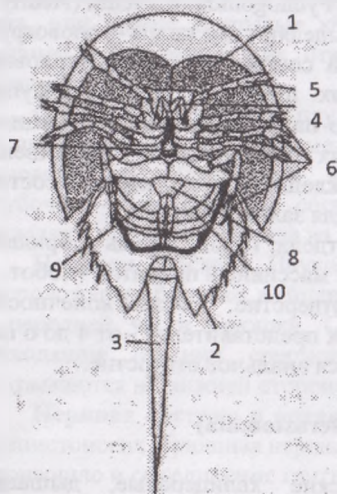


Рис. 170. Мечехвост (вид с брюшной стороны). 1-головогрудной щит, 2-брюшной щит, 3 - хвостовой шип, 4-хелицеры, 5-педипальпы, 6- ходильные ноги, 7- рудементные придатки (хилирии), 8-крышечка половой щели, 9- жаберная крышка, 10- жаберные ножки.

Внешнее строение. По бокам панциря головогруды расположены одна пара сложных глаз и пара простых глазков в середине. Снизу головогруды находится щелевидный рот, окруженный шестью парами конечностей. Впереди рта

находится первая пара конечностей - трехчлениковые хелицеры. С их помощью размельчается пища. Остальные одинаковые по строению пять пар конечностей служат для передвижения по дну. Первая пара конечностей соответствует педипальпам других хелицеровых, и последующие три пары заканчиваются клешнями и служат для захвата пищи. Пятая пара ходильных ног заканчивается коготками и вооружена шипиками. Эти конечности выполняют опорную функцию при рытье, а на их основаниях имеются нерасчлененные жаберные придатки. У основания всех пяти пар ходильных ног имеются жевательные отростки, при помощи которых пища частично пережевывается. На седьмом сегменте головогруды сохранились рудименты еще одной пары конечностей - хилирии.

Брюшко мечехвостов состоит из широкого отдела, образованного обычно шестью слитными сегментами и мечевидного отростка. На брюшке расположено шесть пар ножек листовидной формы. Первая пара из них образует парные жаберные крышки, которые прикрывают остальные пять пар жаберных ножек. Мечевидный отросток, по данным эмбриологии, образован тремя брюшными сегментами и тельсоном.

Внутреннее строение. Пищеварительная система мечехвостов состоит из пищевода, жевательного желудка, выстланного хитином, средней кишки, в которую впадают две пары печеночных придатков, и задней кишки.

Кровеносная система незамкнутая. Сердце трубчатое, с восемью парами камер, расположенное в спинном перикардиальном синусе миксоцеля. Кровообращение происходит в жаберных ножках брюшного отдела. В крови имеется дыхательный пигмент - гемоцианин.

Органы выделения представлены четырьмя парами почек - коксальных почек, от которых отходят два общих протока, открывающихся у основания второй пары ходильных ног. По типу строения почки мечехвостов - протонефрические целомодукты.

Половая система и развитие. Мечехвосты раздельнополые. Половые органы и их протоки парные. Парные половые отверстия открываются на первом брюшном сегменте под жаберными крышками.

Мечехвосты откладывают яйца на берегу моря в зоне прилива и зарывают их в песок. Из яиц выходит личинка, внешне похожая на трилобитов - «трилобитная» личинка. Развитие личинки можно считать полным, так как личинка имеет такое же строение, как и взрослое животное, и отличается только недоразвитием мечевидного отростка. Постэмбриональное развитие сопровождается ростом и регулярными линьками.

Нервная система. Мозг мечехвостов не расчленен на отделы и иннервирует глаза. От мозга отходит пара слабо развитых антеннальных нервов. Околотовочные коннективы утолщены. От них нервные окончания переходят к хелицерам, конечностям головогруды и жаберным крышкам. Брюшная нервная цепочка состоит из шести пар ганглиев. Последняя пара ганглиев состоит из нескольких слившихся пар ганглиев. Ганглии брюшной нервной цепочки иннервируют брюшные ножки. Имеются дополнительные нервные стволы, соединяющие нервы, идущие к брюшным конечностям.

Органы чувств развиты слабо. Имеется одна пара ложносложных глаз, состоящая из скопления простых глазков, покрытых общей «линзой» из прозрачной кутикулы, а также пара срединных простых глазков.

Мечехвосты распространены в тропических и субтропических морях. Они имеют прерывистый ареал. Вид *Xiphosura polyphemus* обитает в Атлантическом океане у берегов Центральной и Северной Америки. Еще несколько видов мечехвостов распространены в Тихом океане у берегов Восточной Азии, у берегов Филиппинских и Японских островов. Мечехвосты являются живыми ископаемыми. Наиболее древние ископаемые мечехвосты встречаются в силурийских отложениях.

Класс Паукообразные (Arachnida)

Класс Паукообразных включает разнообразных по строению наземных животных. У них на голове отсутствуют усики, развиты только простые

глазки. На головогрудь имеются шесть пар конечности, из них первая и вторая пары - хелицеры и педипальпы участвуют в приеме пищи. Остальные четыре пары являются ходильными ногами. Брюшко лишено конечностей. Дышат легкими или трахеями. Выделительную функцию помимо коксальных желез как у водных форм, выполняют и мальпигиевые сосуды, характерных для наземных животных.

Известно около 114 тыс. видов паукообразных. Все они преимущественно наземные формы, обитающие в почве и на растениях. Среди них имеются вторично водные виды, а также паразиты животных и растений. Латинское название паукообразных *Arachnida* дано по имени героини мифов Древней Греции - рукодельницы Арахны, превращенной Афиной в паука.

Внешнее строение. Паукообразные чрезвычайно разнообразны по форме и размерам тела, сегментации, строению конечностей. Они отличаются приспособлениями к жизни на суше. У них хитиновые покровы более тонкие, но прочные, что облегчает вес их тела. Кроме того, хитиновая кутикула покрыта особым наружным слоем - эпикутикулой, которая защищает тело от высыхания. Жаберные ножки на брюшке исчезли, а вместо них появились органы воздушного дыхания: легкие или трахеи. Рудименты брюшных ног выполняют половую, дыхательную функции или превратились в паутинные бородавки. Длинные ходильные ноги приспособлены к передвижению на суше.

Сегментация и отделы тела развиты в различной степени. В пределах класса паукообразных наблюдается олигомеризация сегментации тела до полного слияния всех сегментов. Наибольшей расчлененностью тела характеризуются скорпионы, близкие по внешней морфологии к ископаемым ракоскорпионам. Головогрудь скорпионов, как у большинства хелицеровых, слитная и состоит из акрона и семи сегментов, из которых последний сегмент редуцирован. Брюшко подразделяется на переднебрюшье из шести широких сегментов, заднебрюшье из шести узких сегментов и тельсона с жалой.

У сольпуг акрон и первые четыре сегмента головогрудь слитные, и последние три сегмента свободные, из которых самый последний сегмент рудиментарный. Подобное расчленение наблюдается и у некоторых клещей.

Сенокосцы имеют слитную головогрудь, а брюшко у них состоит из девяти сегментов и слитного с последним брюшным сегментом тельсона. Брюшной отдел уже не подразделен на переднебрюшье и заднебрюшье. Подобное расчленение характерно и для клещей-сенокосцев.

У пауков головогрудь слита с брюшком (рис.171). За счет седьмого сегмента головогрудь образуется перетяжка между головогрудью и брюшным отделом. Брюшко образовано 11 слитными сегментами и тельсоном.

Конечности паукообразных характеризуются своим разнообразием по форме и функциям. У многих паукообразных, в частности у сольпуг, скорпионов, ложноскорпионов и сенокосцев конечности короткие и расположены впереди ротового отверстия. Хелицеры состоят из трех члеников. Самый верхний сегмент образует подвижный и острый коготок. Хе-



Рис. 171. Паук-крестовик
Araneus diadematus. 1-голово-
грудь, 2-хелицеры, 3-педипаль-
пы, 4-ходильные ноги,
5- брюшной отдел.

лицеры функционально сходны с мандибулами раков и служат для размельчения пищи или прикусывания покрова жертвы. Они у скорпионов клешневидные, у сольпуг и пауков когтевидные. Стилет у многих клещей в виде двухсегментного стилета.

Педипальпы или ногощупальцы состоят из нескольких члеников. Жевательный отросток основного членика педипальпы участвует в измельчение пищи, а все остальные сегменты являются органами осязания. Педипальпы с хватательной клешней на конце является характерной чертой для скорпионов и лжескорпионов. Педипальпы сольпуг жгутовидные и выполняют чувствительную функцию. У пауков на педипальпах расположены осязательные и обонятельные сенсиллы. Нередко у многих самцов пауков на педипальпах расположены

совокупительные органы. У клещей педипальпы вместе с хелицерами образуют колюще-сосущий ротовой аппарат. У всех паукообразных имеются четыре пары ходильных ног, состоящих из 6-7 члеников. У сольпуг, телифонов первая пара ходильных ног выполняет чувствительную функцию. На ногах паукообразных много осязательных волосков, что компенсирует отсутствие у них усиков, характерных для других членистоногих.

На брюшном отделе паукообразных конечности отсутствуют. Сохранились только их рудименты, которые выполняют различные функции. Так, у скорпионов на первом сегменте брюшка расположены парные половые крышечки, прикрывающие половые отверстия, на втором - чувствительные гребневидные органы, и на 3-6 сегментах - легкие - видоизмененные жаберные ножки. У пауков на нижней стороне брюшка имеются 1-2 пары легких и 2-3 пары придатков - паутинных бородавок, которые представляют собой видоизмененные рудименты конечностей.

Покровы представлены гиподермой, которая выделяет хитиновую кутикулу, состоящую из двух или трех слоев. Хорошо развитой эпикутикулы имеют пауки, сенокосцы, и некоторые клещи. Кутикула многих паукообразных светится в темноте, что объясняется особой структурой хитина, которая поляризует проходящий свет. К кожным производным относятся ядовитые железы у основания хелицер у пауков и у ядовитой иглы у скорпионов, паутинные железы пауков, лжескорпионов и некоторых клещей.

Пищеварительная система паукообразных, также как и других членистоногих состоит из трех отделов. Основной членик хелицер и педипальп паукообразных выполняет функции ротовых органов (рис.172). В зависимости от типа питания строение кишечника варьирует. Особенно сложно устроена пищеварительная система хищных видов паукообразных с внекишечным пищеварением. Такой способ питания характерен для пауков. Они прокалывают жертву хелицерами, вводят в жертву яд и пищеварительные соки слюнных желез и печени. Под влиянием протеолитических ферментов ткани жертвы превращается в кашу. Таким образом, происходит внекишечное переваривание пищи. Затем паук всасывает полупереваренную пищу, а от жертвы остаются только покровы.

Пищеварительная система пауков приспособлена к такому способу питания. Передняя кишка состоит из мускулистой глотки, пищевода и сосательного желудка. За счёт сокращения мышц глотки и особенно желудка паук всасывает жидкую полупереваренную пищу. Средняя кишка образует пять пар слепых отростков. Это позволяет поглощать большо объем жидкой пищи. Средняя кишка образует парные железистые выпячивания -

печень, который функционирует не только как пищеварительная железа, но и в ней происходят внутриклеточное пищеварение - фагоцитоз. У пауков имеются четыре пары печеночных придатков. Задний отдел средней кишки образует вздутие, в которое впадают выделительные каналы мальпигиевых сосудов. Здесь формируются экскременты и экскреты, которые выделяются наружу через короткую заднюю кишку. У паукообразных накапливается запасы питательных веществ в жировом теле, расположенном в миксоцеле. Они могут долго голодать.

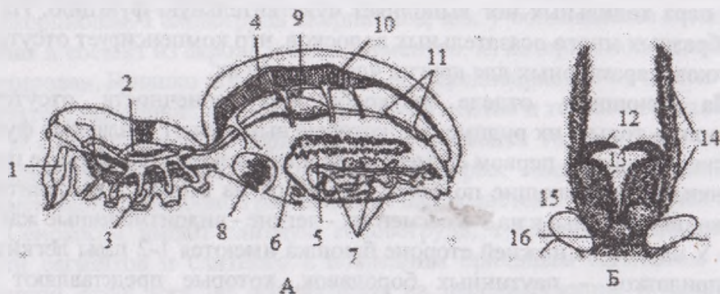


Рис. 172. Строение паука. А - внутреннее строение, Б - хелицеры и педипальпы: 1-ядовитая железа, 2- высасывательный желудок, 3-слепые выросты кишечника, 4-сердце, 5-яичник, 6- яйцевод, 7- паутинные железы, 8- легкие, 9- печень, 10- отверстие сердце, 11-малъпиги найчалари, 12- когтевидный кончик хелицеры, 13-основной членик хелицеры, 14-педипальпа, 15- основной членик основания педипальпы, 16- нижняя губа.

Выделительная система. Выделительные органы представлены в виде коксальных желез и мальпигиевых сосудов. В головогруди имеются 1-2 пары

коксальных желез, состоящих из железистых мешочков, от которых отходят извитые каналцы, переходящие в прямой выводящий канал. Выделительные отверстия открываются у основания третьей или пятой пар конечностей. Кокса, или тазик, - это базальный членик ног членистоногих. Коксальные железы закладываются в эмбрионе у всех паукообразных, но у взрослых животных они часто недоразвиты. Мальпигиевы сосуды свойственны сухопутным членистоногим. Они открываются в задний отдел средней кишки. В кишечнике из остатков пищи оттягивается влага и выделяются экскреты в виде зерна гуанина. Это уменьшает потери влаги и экономит воду в организме.

Органы дыхания. У всех паукообразных развиты органы воздушного дыхания: легкие и трахеи. Скорпионы, жгутиконогие и примитивные пауки дышат легкими, сольпуги, ложноскорпионы и сенокосцы дышат трахеями. Многие пауки одновременно дышат легкими и трахеями. Легкие состоят из мешочков, расположенных в брюшной полости и дыхательных отверстий на поверхности тела. В полость мешочков свисают многочисленные, параллельно расположенные друг-другу листовидные складки. По этим складкам циркулирует гемолимфа. Через дыхательных отверстий воздух поступает в полость между складками. По своему строению легкие напоминают жаберные ножки водных хелицеровых, погруженных в впадины кожи. Воздушные мешочки у скорпионов четыре пары, у жгутоногих - две пары, а у пауков - одна или две пары. Легкие у жгутоногих две пары, а у пауков 1-2 пары.

Трахеи представляют собой кожные углубления в форме тонких трубочек. Трахеи начинаются от стигмы - дыхательных отверстий, расположенных на первом и втором сегментах брюшного отдела тела. От каждой стигмы начинаются длинные со слепыми концами пучок тонких трубочек. У многих пауков имеются по одной паре легкие и трахеи, расположенные в передней части брюшной полости тела. У некоторых мелких клещей отсутствуют дыхательные органы, и они дышат через покровы тела. Наиболее мощно развита трахейная система у сольпуг, в которой различаются продольные стволы и разветвления, проходящие в разные участки тела.

Легкие и трахеи возникали независимо друг от друга. Легкие самые древние органы воздушного дыхания, которые образовались из брюшных жаберных ножек водных хелицеровых, что свидетельствует их пластинчатое строение. Полость легочных мешков возникли в результате глубокого погружения наружных покровов древних предков полость тела. Из жаберных пластинок возникли легочные листочки.

Трахеи возникли в результате глубокого погружения эпителия эктодермы в полость тела. При этом в разных филогенетических линиях не зависимо друг от друга. Об этом свидетельствует положение стигм на теле паукообразных: у большинства паукообразных - на первом и втором сегменте брюшка, у сольпуг - на втором и третьем сегментах брюшка и на голове и непарная стигма на четвертом сегменте брюшка, у двулегочных пауков - на последних

сегментах брюшка, а у некоторых паукообразных - у основания хелицер и ходильных ног.

Кровеносная система незамкнутая. Сердце расположено на спинной стороне брюшного отдела. У паукообразных с выраженным расчленением тела сердце длинное, трубчатое с большим числом остий. Например, у скорпионов семь пар остий, у пауков 3-4 пары, у клещей - одна пара. У некоторых мелких клещей сердце редуцировано.

Нервная система. Головной мозг состоит из протоцеребрума, иннервирующего глаза, и тритоцеребрума, иннервирующего хелицер. Дейтоцеребрум, иннервирующий первой пары антенн у других членистоногих, у паукообразных отсутствует.

Брюшная нервная цепочка иннервирует все остальные конечности головогруды и брюшко. У паукообразных наблюдается тенденция к слиянию ганглиев брюшной нервной цепочки (олигомеризация). У наиболее расчлененных форм, как у скорпионов, имеются один слитный головогрудный ганглий и семь ганглиев брюшного отдела. У сольпуг, кроме головогрудного ганглия, имеется лишь один брюшной ганглий. У пауков имеется только головогрудный ганглий, а у клещей и сенокосцев выражено только окологлоточное скопление ганглиев.

Органы чувств. Органы зрения развиты слабо и представлены 1, 3, 4, 8 парами простых глазков на головогруды. У пауков чаще восемь глаз расположены в две дуги, а у скорпионов имеется одна пара крупных срединных глазков и 2-5 пар боковых. Основными органами чувств являются осязательные волоски и трихоботрии, улавливающие колебания воздуха. У некоторых паукообразных имеются органы химического чувства - лировидные органы. Они представляют собой небольшие щели в кутикуле, дне которых в мягкой мембране подходят чувствующие отростки нервных клеток.

Большинство паукообразные - хищные животные. Они охотятся в темноте, и потому для них особое значение имеют органы осязания - трихоботрии, а также обоняния.

Половая система. Паукообразные раздельнополые. Половой диморфизм развит у пауков и клещей. У многих пауков самцы несколько меньше самок, у них на педипальпах имеются вздутия - семенные капсулы, которые заполняют спермой в период размножения.

Гонады парные или слитные. Протоки всегда парные, но могут впадать в непарный канал, открывающийся половым отверстием на первом сегменте брюшка. У самцов некоторых видов имеются дополнительные железы. У самок - семяприемники.

Размножение и развитие. Оплодотворение паукообразные осуществляют либо внешне, либо внутренне. В первом случае самцы оставляют на поверхности почвы сперматофоры - пакеты со спермой, а самки их находят и захватывают половым отверстием. Самцы некоторых видов вкладывают сперматофоры в половое отверстие самок при помощи педипальп, а другие

исходительно набирают сперму в семенные капсулы на педипальпах, затем выдавливают ее в половые пути самок. Некоторым паукообразным свойственна копуляция и внутреннее оплодотворение.

Развитие прямое. Из яиц выходят молодые особи, похожие на взрослых. Большинство паукообразных откладывают яйца. У некоторых видов яйца развиваются в половых путях, и у них наблюдается живорождение (скorpiony, лжескорпионы, некоторые клещи). У клещей нередко наблюдается метаморфоз, и их личинки - нимфы имеют три пары ходильных ног, а не четыре, как у взрослых.

Домашнее задание: Хелицеровые (С=82).

1. Характерные черты строения хелицеровых: А - тело состоит из головы, груди и брюшка, Б - тело не сегментировано, В - тело из слитной головогруды и брюшка, Г - головогрудь образована из акрона и 7 сегментов, Д - брюшко до 11 сегментов и тельсона, Е - брюшной отдел не сегментирован, Ж - глаза фасеточные, З - глаза простые или фасеточные.

2. Конечности хелицеровых: А - на головогруды 6 (иногда 7) пар конечности, Б - на головогруды 8 пар конечности. В - 1-пара конечности образует хелицеры, Г - 2-пара конечности превращены в педипальпы. Д - 1-пара конечности превращены в рострум. Е - 2-пара конечности превращена в антенны. Ж - конечности одноветвистые. З - брюшные ножки двуветвистые. И - брюшные ноги четыре пары. К - брюшные ножки видоизменены или отсутствуют, Л - ходильные ноги три пары, М - ходильные ноги двуветвистые.

3. Чем характеризуется строение мечехвосток: А - морские с плоским и широким телом. Б - тело состоит из головогруды и брюшка. В - брюшные сегменты не подвижно соединено. Г - сегменты головогруды подвижно соединены между собой. Д - головогрудь широкий, покрыт спинным щитом. Е - брюшко с мощным плавником. Ж - на головогруды имеются пара усиков. З - на доках спинного щитка пара фасеточные и простые глазки. И - брюшко заканчивается хвостовым шипом. К - хвостовой шип короткий. Л - рот находится на спинной стороне головогруды. М - рот находится на брюшной стороне головогруды.

4. Строение конечностей мечехвоста: А - 6 пар конечности окружают ротовое отверстие. Б - первая пара конечности-хелицеры трех членистые. В - следующие пять пар конечности ходильные, одинаковые по строению. Г - конечности снабжены мощными клешнями. Д - все конечности снабжены жевательными придатками. Е - первая пара ходильных ног соответствует педипальпам, служат для осязания. Ж - первая пара ходильных ног длинее остальных. З - последующие три пары с клешнями. И - конечности двуветвистые. К - конечности снабжены дыхательными выростами. Л - конечности снабжены жевательными выростами. М - конечности седьмого сегмента хорошо развиты. Н - на седьмом сегменте сохранены рудименты конечности. О - Ж - брюшные ноги уплощенные, широкие. З - брюшные ноги

листовидные, несут жаберные листки. И- грудные ноги служат для ползания и захвата, размельчения пищи. К- брюшные ноги служат для дыхания.

5. Чем характеризуется брюшко мечехвосток? А- состоит из широкого отдела и мечевидного отростка. Б- широкий отдел не сегментирован. В- мечевидный отросток сегментирован. Г- широкий отдел состоит из шести слившихся сегментов. Д- на брюшке расположены шесть пар листовидных ножек. Е- первая пара образует орган совокупления. Ж- первая пара образует парные жаберные крышечки. З- на первой паре имеются жаберные придатки.

6. Черты строения паукообразных: А- тело различного строения. Б- яйцевидной формы, сегментация на теле отсутствует. В- ротовые органы состоят из хелицер и педипальп. Г- ходильные ноги 4 пары. Д- ноги три пары. Е- глаза фасеточные. Ж- брюшко не сегментировано. З- глаза несколько пар, простые. И- конечности с удвоенными концами. К- имеют пары фасеточных глаз.

7. Черты строения головогруды паука крестовика: А- округленный, гладкий, Б- на нижней части имеется пара дыхалец, В- имеет пара хелицер, Г- имеет четыре пары ходильных ног, Д- на кончике три пары паутинные железы, Е- на спине 4 пары простые глазки, Ж- не имеет конечности, З- имеет пары педипальп.

8. Строение и функции хелицеры паука: А- из трех члеников, Б- из нескольких члеников, В- сходен с ногами, Г- конечный членик подвижен, Д- конечный членик загнут, Е- покрыта щетинками, Ж- основной членик имеет жевательный вырост, З- другие членики выполняют осязательную функцию, И- у основания имеется ядовитая железа, К- прокалывает покров жертвы.

9. Черты строения педипальпы паука (см. задание 8)

10. Черты строения брюшного отдела паука (см. задание 7)

11. Определите порядок построения ловчих сетей паука- крестовика: А- задними ногами склеивает нити в одну общую нить, Б- радиальные нити соединяет кольцевыми нитями, В- паутинные железы выделяют жидкость, Г- радиальные нити прикрепляются к веткам кустарников, Д- жидкость застывая образует нить. Е- от центра сети вытягивает сигнальную нить, Ж- сеть приобретает вид колеса.

12. Определите порядок охоты паука? А- паук почувствовав сигнал бросается к жертве, Б- яд в слюне убивает жертву, В- от жертвы остается только кожа, Г- на крае ловчей сети ожидает жертву, Д- прокалывает жертву и вливает в нее слюну, Е- жертва попавшая в сеть, колеблет сигнальную нить, Ж- слюна растворяет внутренние органы жертвы, З- через некоторое время паук начинает высасывать жертву, И- паук окутывает жертву нитями. К- на некоторое время паук оставляет жертву.

13. Чем дышат пауки? А- легкими, Б- трахеями, В- кожей, Г- жабрами

14. Как устроены легкие и где они находятся? А- одна пара, Б- трубчатые многоветвистые, В- в виде мешочка, Г- открываются наружу стигмами, Д- открываются парой дыхательных отверстий, Е- находятся в передней части брюшка

15. Как устроены трахеи и где они находятся? (см. задание 19).

16. Определите порядок размножения пауков: А- яйца откладывают в землю. Б- молодые пауки начинают жить самостоятельно. В- с помощью паутинок пауки начинают расселяться. Г- весной из яиц выходят пауки. Д- зимой самки погибают. Е- оплодотворение самок происходит летом. Ж- зимуют яйца.

Разнообразие паукообразных

Класс паукообразных подразделяется на множество отрядов, из которых важнейшими являются отряды Скорпионы, Жгутоногие, Сольпуги, Пескорпионы, Сенокосцы и Пауки.

Отряд Скорпионы (*Scorpiones*). Наиболее древние паукообразные. Палеонтологические находки свидетельствуют об их происхождении от древних рикоскорпионов. Сухопутные скорпионы известны с карбона. Для скорпионов характерно наибольшее расчленение тела. Тело состоит из рванатой головогруды, семи широких члеников переднебрюшка и пяти узких члеников заднебрюшка (рис.173, А).

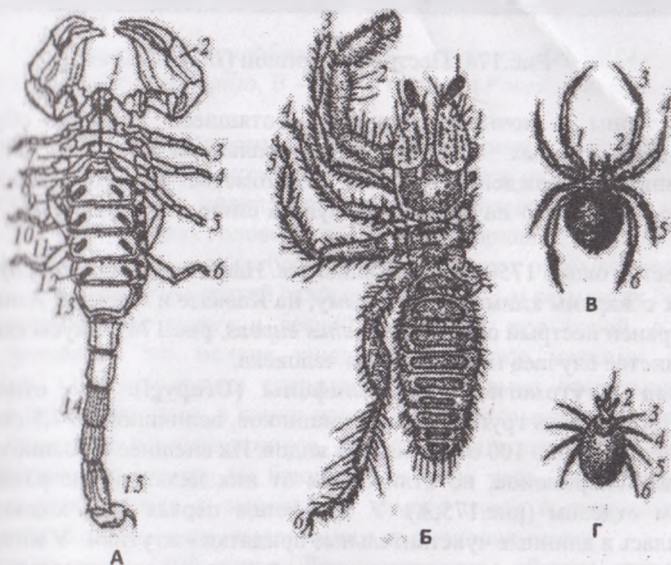


Рис. 173. Внешнее строение Паукообразных. А- Скорпион- *Buthus eupeus* (с брюшной стороны), Б- сольпуга- *Galeodes arraneoides*, В- самка паука- *Latrodectus tredecimguttatus*, Г- собачий клещ- *Ixodes ricinus* (Б,В,Г с брюшной стороны): 1-хелицеры, 2-педипальпы, 3,4,5,6-ноги, 7-половая пластинка, 8-гребневидная пластинка, 9,10,11,12- дыхательные отверстия, 13- сегмент переднебрюшка, 14-сегменты заднебрюшка, 15- жало.

Тельсон образует вздутие с ядовитой иглой. Хелицеры клешневидные, педипальпы хватательные с крупными клешнями. Ходильные ноги заканчиваются лапкой с двумя коготками. На всех сегментах переднебрюшка имеются производные конечностей: на первом - парные половые крышечки, на втором - гребневидные органы, на 3-6 - легкие с четырьмя парами дыхательных отверстий - стигм.

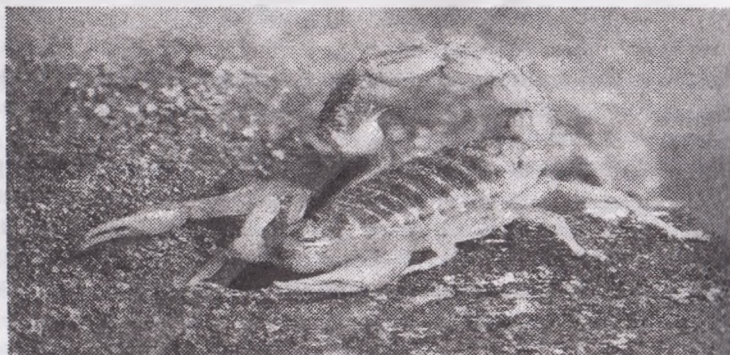


Рис.174. Пестрый скорпион (*Buthus eupeus*)

Скорпионы - ночные хищники, охотящиеся главным образом на насекомых, которых схватывают педипальпами и жалят иглой. Им свойственно живорождение и забота о потомстве. Некоторое время самка носит свое потомство на спине, закинув на спину заднебрюшье с ядовитой иглой.

Известно около 1750 видов скорпионов. Наиболее широко распространен в странах с жарким климатом. В Крыму, на Кавказе и Средней Азии широко распространен пестрый скорпион (*Buthus eupeus*, рис.174). Укусы скорпионов в большинстве случаев не опасны для человека.

Отряд Жгутоногие, или Телифоны (Uropygi). Это относительно крупная тропическая группа ночных хищников, величиной до 7,5 см в длину. Всего известно около 100 современных видов. Их внешнее строение несколько напоминает скорпионов, но отличаются от них цельным (не разделенным) брюшным отделом (рис.175,А). У телифонов первая пара ходильных ног превратилась в длинные чувствительные придатки - жгутики. У многих видов на кончике брюшка имеется длинная и тонкая хвостовая нить, разделенная на мелкие членики. Хелицеры телифонов с когтевидным члеником, а педипальпы клешневидные. Седьмой членик головогруды образует перетяжку на границе с брюшком. Брюшко состоит из десяти члеников, не подразделенных на передне- и заднебрюшье.

Телифоны - ночные хищники и ориентируются в пространстве с помощью органов осязания и сейсмического чувства, расположенных на удлинённых чувствующих конечностях. Они слышат приближение жертвы

или враги на большом расстоянии по шорохам или слабым волновым колебаниям воздуха. Отсюда и название отряда. Телифоны дышат легкими. У них две пары легких расположены на 8-9- сегментах брюшка. Оплодотворение сперматофорное. Откладывают яйца. Самка носит молод на своей спине. У телифонов имеются защитные анальные железы. При опасности они выделяют едкую жидкость из анальных желез.

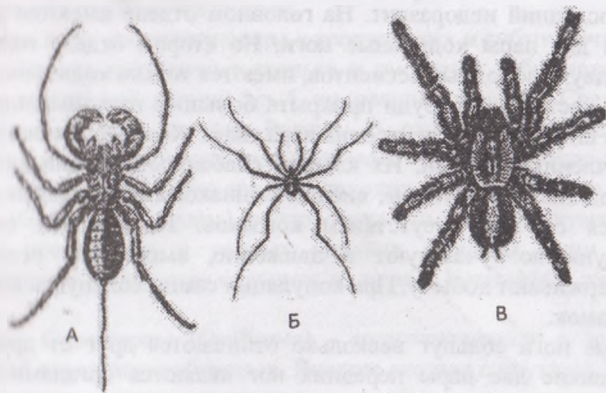


Рис. 175. Различные паукообразные. А - жгутоног *Telyphonus caudatum*, Б - сенокосец *Phalangium opilio*, В - паук - птицеед *Poecilotheria regalis*.

Отряд Ложноскорпионы (Pseudoscorpiones). Внешний вид ложноскорпионов сходен с скорпионами. Отличаются от них очень мелкими размерами (1-7 мм). Их педипальпы имеют крупные клешни, наподобие клешней скорпионов. У них головогрудь слитная, а брюшко 11-члениковое, не разделенное на передне- и заднебрюшье. На хелицерах открываются протоки слюнных желез. Стигмы трахей открываются на 2-3-м сегментах брюшка.

Ложноскорпионы живут в лесной подстилке, под корой, а также в жилище человека. Это мелкие хищники, питаются мелкими клещами, пауками. Оплодотворение сперматофорное. Самец откладывает сперматофор с двумя рожекми, а самка наползает на сперматофор и вводит его в отверстие семяприемников. Самка откладывает оплодотворенные яйца в выводковую камеру на брюшной стороне тела. Вышедшие из яиц личинки подвешиваются к выводковой камере снизу и питаются за счет пищи в выводковой камере, выделяемого из яичников самки.

В отряде около 3300 видов. Ложноскорпионы обычно появляются в помещениях, где складываются благоприятные условия для развития насекомых и клещей - вредителей книг. В домах встречается книжный ложноскорпион (*Chelifer cancroides*). Его появление в книгохранилищах свидетельствует о том, что режим хранения книг нарушен.

Отряд Сольпуги или фаланги (Solifugae). Сольпуги, или фаланги крупные паукообразные, обитающих в степях и пустынях. Размеры тела обычно

составляют 50-70 мм, у некоторых представителей до 10-15 см. Всего известно около 1000 видов.

Окраска тела сольпуг серовато-бурая. Они отличаются от других паукообразных наибольшим расчленением тела. Тело состоит из головогруды и десяти членистого брюшка (см. рис. 173, Б). Головогрудь сольпуг состоит из слитного головного отдела (акрон и 4 сегмента) и трех свободных сегментов, из которых последний недоразвит. На головном отделе имеются хелицеры, педипальпы и две пары ходильные ноги. На втором отделе головогруды, состоящей из двух свободных сегментов, имеются только ходильные ноги.

Передняя часть головогруды прикрыта большим головным щитом. На переднем крае щита расположены одна пара глаза. Хелицеры мощно развиты, их основной членик утолщен. Их клешни снабжены острыми хитиновыми зубчиками. Педипальпы крупные, внешне одинаковы с ходильными ногами, но отличаются от них отсутствием коготков. Педипальпы выполняют различную функцию: участвуют в движении, выполняют осязательную функцию и удерживают добычу. При копуляции самцы сольпуг педипальпами удерживают самок.

Ходильные ноги сольпуг несколько отличаются друг от друга. Большие короткие и тонкие две пары передних ног являются органами осязания. Остальные две пары как настоящие ходильные ноги имеют членистые лапки с коготками на конце. Задние две пары ног длиннее остальных.

Брюшной отдел состоит из десяти сегментов. Каждый сегмент имеет спинные (тергиты) и брюшные (стерниты) пластики. Брюшной отдел при помощи более узким сегментом присоединяется с головогрудью.

Все конечности и тело у сольпуг покрыто многочисленными осязательными щетинками различной длины. Сольпуги быстро бегают и прыгают. При встрече с врагами они поднимают передние части тела, раскрывают клешни, высоко поднимают педипальпы и передних ног, принимают устрашающую позу и нападают на него. Даже некоторые виды при раздвигании хелицер издают скрипящий звук.

Многие сольпуги — ночные хищники. Днем они прячутся в различных укрытиях: под камнями, в норах грызунов или в своих норах. Ночью их привлекают освещения, особенно, ультрафиолетовые лучи. Только некоторые виды охотятся в дневное время. Например, светлозолотистый сольпуг обитает в Средней Азии, активно охотится дневное время.

Сольпуги питаются насекомыми, многоножками, пауками, мокрецами и другими животными. Крупные сольпуги могут нападать на птенцы, мелких ящерицы, детеныши грызунов. Поймав жертву, они хелицерой ранят ее кожу, в ранку капают капельки слюны. Под действием ферментов слюны тело жертвы переходит в полужидкое состояние. Они сосут жидкую полупереваренную пищу. Сольпуги очень прожорливые и ненасытные животные. При ручном содержании они не переставали есть даже после разрыва переполненного пищей живота. Сольпуги не ядовитые животные.

или укусы из хелицеры сольпуг в ранку могут попасть пищевые остатки и вызвать воспаление кожи.

Самцы сольпуг отыскивают самок ночью по запаху. При чувствии запаха основную роль играют педипальпы. Сперматофор, наполненный семенными клетками, симец отправляет в половую щель самки. Оплодотворенная самка вырывает себе норку и откладывает туда от 30 до 200 яиц. Вылупившие из яиц детеныши охраняются самкой.

Многие виды распространены в тропических и субтропических регионах Азии и обитают в засушливых степях и пустынях. Обыкновенный сольпуг (*Galeodes uraneoides*) длиной до 5 см распространен в Средней Азии, на Кавказе, в Крыму и на юге России. В пустынях Средней Азии часто встречается каспийский сольпуг (*Galeodes kaspius*) с буро-желтым телом черными щетинками. Длина его тела доходит до 6,5 см. Длина тела дымчатой сольпуги (*Galeodes fumigates*), распространенный на Каракумах достигает до 7 см. В предгорных и горных районах Средней Азии и Закавказья распространены небольшие сольпуги из рода — *Karshchia* с желтой окраской тела.

Отряд Сенокосцы (Opiliones) - многочисленный и широко распространенный отряд паукообразных. Внешне сходны с пауками, но отличаются от них отсутствием перетяжки между головогрудью и брюшком, десятичленистостью брюшного отдела (десять члеников) тела и клешневидными хелицерами (рис.175, Б), а не крючковидными как у пауков. Всего известно более 6650 видов.

Сенокосцы встречаются повсюду на поверхности почвы, в трещинах коры деревьев, на стенах домов и заборах. Питаются мелкими насекомыми, зимуют по ночам. Дыхание трахейное. Для них характерна способность к аутономии (самокалечение). Утраченные ноги не восстанавливаются. Отрубленная нога сенокосца долго судорожно подёргивается и по форме напоминает косу. Наиболее распространен обыкновенный сенокосец (*Phalangium opilio*), который встречается в разных условиях, даже в городах. Тело буроватое, до 9 мм длиной, а ноги до 54 мм.

Отряд Пауки (Aranei). Пауки являются самым разнообразным отрядом паукообразных. Отряд включает около 42 тысяч видов. У них тело разделено на два членистые отделы: головогрудь и округлое брюшко. Они разделены коротким и тонким стебельком — перетяжкой, образуемой седьмым члеником головогруды (смотрите рис.172). Хелицеры из трех члеников. Самый верхний членик хелицеры в виде подвижного крючковидного коготка с протоками слюнных желез. Педипальпы в виде шупалец, у самцов выполняют функцию репродуктивного органа. Четыре пары ходильных ног часто заканчиваются трехчленистыми коготками, служащими для натягивания паутины. На головогруды расположены глазки (чаще восемь). У большинства пауков имеется одна пара легких и пара трахей. Некоторые тропические пауки из отряда четырех легочных не имеют трахей, а имеют только две пары

легкие. На нижней стороне брюшка расположены паутинные бородавки, произошедшие из конечностей двух члеников брюшка.

В брюшной полости пауков имеются многочисленные (до 1000) паутинные железки. Канальцы от этих желез открываются на пластинке позади паутинных бородавок на задней части брюшка. Липкая жидкость, выработанная железами застывая в воздухе, образует нить. Из паутины пауки строят свое жилище между листьями, ветвями или в почвенной норе. Паутиной обволакивается яйцекладка пауков с образованием яйцевого кокона. Нередко самки пауков носят кокон из паутины под брюшком, проявляя заботу о потомстве. Маленькие паучки выделяют длинную паутинную нить, которая подхватывается ветром, унося их на далекие расстояния. Так происходит расселение вида. Паутина используется для ловли добычи. Многие пауки строят ловчую паутинную сеть. Даже брачное поведение не обходится у пауков без паутины. Самцы пауков в период размножения делают паутинный «гамак», в который выпускают капельку спермы. Затем самец подлезает под гамак и заполняет свои семенные капсулы на педипальпах спермой. С помощью семенных капсул паук вводит сперму в половое отверстие самки.

Всех паукообразных по особенностям их образа жизни можно разделить на экологические группы: бродячие и сидячие. Бродячие пауки не строят паутины, жертву подкарауливают на земле и на растениях. Сидячие пауки, а их в большинстве, ведут сидячий образ жизни в норах или на паутинах. Величина и строение ловчих сетей пауков бывают очень разнообразными. Ловчие сети могут быть расставлены прямо на земле вблизи нор паука или могут быть растянуты между высокими травами или ветками кустарников и деревьев. Нередко пауки строят норки в виде небольших углублений на земле и выстилки их стенок делают из паутины, а нору закрывает крышка из паутины.

Попавшую в сеть жертву пауки окутывают паутиной, затем прокусывают ее покровы хелицерой и капают на ранки капельку слюны. Пауки высасывают разжиженную под действием слюны пищу.

Нередко пауки из паутинной нити соткут яйцевой кокон. Паутины нити используются молодыми паучками для расселения. Паучки ранней осенью при слабом ветре поднимаются на высокую траву и начинают выпускать паутинные нити. С достижением нужной длины, паучки с травы бросаются вниз, а ветер уносит их далеко.

Половой диморфизм у пауков хорошо выражен. Самцы меньше самок, трубчатые придатки на кончики их педипальп является органами совокупления. Самцами наполненного спермами совокупительного органа вводится в семяприемник самки. Паукам свойственны определенные ухаживания в период размножения. Самцы пауков до совокупления перед самкой совершают определенные движения, напоминающие танцы. Самцы некоторых пауков преподносят самкам убитую жертву. После завершения оплодотворения обычно самки съедают самцов.

Органы чувств имеют огромное значение в жизни пауков. Чувствительные щетинки на поверхности выполняют осязательную функцию. При их помощи пауки чувствуют пролетающих рядом насекомых или колебание паутинных нитей. Некоторые пауки способны издавать и слышать звук. Эти органы расположены на разных частях тела, в частности, на конечностях, педипальпах, груди и на брюшке. Органами чувств запаха являются тарзальные органы на лапках ног и лировидные органы на поверхности тела или специальных выростах. Эти органы одновременно являются и органами вкуса пищи. Чувство запаха особенно важно в период размножения. Самцы по запаху находят самок.

У пауков развиты простые глазки в количестве обычно четыре, иногда три пары. У многих пауков, особенно строящих ловчую сеть, глаза слабо развиты. Они замечают только движущихся предметов. Органы зрения хорошо развиты у пауков прыгунчиков и бродячих пауков, например, у тарантула. Они даже могут различать цвет предметов. Путем эксперимента установлено, что пауки способны вырабатывать условных рефлексов у пауков. У некоторых пауков хорошо развита мимикрия и защитная окраска.

Жизнь многих пауков завершается в течение года. Зимуют молодые пауки и их яйца в коконе. Некоторые пауки на тропиках живут несколько лет. А жизнь паука - птицеда (рис. 174, В) продолжается от 7-8 до 20 лет.

Наиболее характерными представителями среди пауков являются: домовый паук, паук-крестовик, водяной паук серебрянка, тарантул, каракурт. Домовой паук (*Tegenaria domestica*) живет в жилище человека и натягивает горизонтальные паутинные сети, в которые он ловит мух и других насекомых. Паук-крестовик (*Araneus diadematus*, см. рис. 171) - более крупный вид, с характерным белым рисунком в виде креста на брюшке. Его вертикально натянутые колесообразные сети можно найти в мало тронутых местах между ветвями деревьев, или между высокими травами вблизи водоемов. Домовой паук и крестовик относятся к тенетным паукам, и строят тенеты - ловчую сеть, в которой запутывается добыча. Водяной паук серебрянка - *Argyroneta* строит ловчую сеть в форме колокольчика под водой среди водорослей и наполняет ее воздухом. Воздушные пузырьки паук приносит на смачиваемом водой пушистом брюшке. Когда паук-серебрянка с поверхности воды ныряет вглубь, его брюшко покрывается слоем воздуха и оно кажется серебряным.

Особую группу пауков образуют пауки-волки, которые преследуют добычу на ходу. Укрытия они находят в особых норках, вырытых в земле и выстланных паутиной. У них длинные ноги и узкое брюшко. К таким паукам относится тарантул (*Lycosa singoriensis*), обитающий в степной зоне с близким залеганием грунтовых вод. Укус тарантула вызывает у человека болезненный отек, но смертельной опасности не представляет.

Среди всех пауков представляет опасность для человека только один опасный паук - каракурт (*Latrodectus tredecimguttatus*, см. рис. 173, В), который встречается в сухих степных районах Средней Азии, Украины, Юга

России и Кавказа. Это паук средних размеров (1,5 см), черного цвета. У молодых пауков на спине имеются красные пятнышки. Он обитает в земляных норках и расстилает на поверхности почвы паутину, в которую попадают обычно прямокрылые насекомые. Его яд опасен для лошадей и человека, а для овец и свиней опасности не представляет. Самка каракурта крупнее самца и, как правило, съедает его после спаривания, поэтому каракурта в народе называют «черной вдовой».

В тропиках распространены крупные пауки-птицееды. Пауков очень много во всех ярусах биоценозов суши, и они как хищники играют положительную роль в регуляции численности растительноядных насекомых.

Класс Клещи (Acari)

Клещи (Acari) - самый многочисленный класс подтипа Хелицеровых. В настоящее время описано более 50 тысяч видов клещей. Такого расцвета клещи достигли в связи с тем, что в своём историческом развитии они приобрели микроскопически мелкие размеры, что позволило им освоить верхние слои почвы, богатые разлагающимися растительными остатками. Раздел зоологии, изучающий клещей, называется акарологией.

Строение. Большинство клещей имеют мелкий и микроскопический размер тела от 0,08 мм (80 мкм) до 1 мм (у почвенных, растительноядных видов, у паразитов трахей чёл и кожи человека). До 10-20 мм увеличивается тело у самок некоторых паразитов млекопитающих, насосавшихся крови. Туловище цельное или разделено на две части, которые соответствуют головогрудь и брюшку пауков, граница проходит несколько ближе к передней части тела. Тело у акариформных клещей нерасчленённое либо разделено на протеросому (сегменты, несущие хелицеры и педипальпы первой и вторую пары ног) и гистеросому (сегменты с третьей и четвёртой парой ног и брюшко). У паразитиформных клещей тело подразделяется на протеросому (гологогрудь) и опистосому (брюшко). У примитивных форм тело не имеет следов сегментации. Покровы от слабо склеротизированных с уплотнёнными участками в виде щитов до плотного кутикулярного панциря. Цвет от беловато-жёлтого до ярко-красного или тёмно-коричневого, почти чёрного.

Обычно имеется 6 пар придатков, из которых 4 задних пары у большинства взрослых особей - ноги (личинки, как правило, шестиногие). Членики ног: тазик, вертлуг, бедро, колено, голень и лапка. Лапка (концевой членик) обычно вооружена коготками и стебельчатыми присосками. Самые передняя пара придатков - хелицеры, они клешневидные (грызущие) и образуют колюще-режущие ротовые структуры. Вторая пара - педипальпы также входят в комплекс ротовых органов. У самых примитивных клещей они свободные, но в типичном случае срастаются основаниями и вместе с хелицерами и некоторыми другими частями тела образуют «головку», подвижно прикреплённую к туловищу. Свободные концы педипальп служат

ощипками или хватательными приспособлениями. Обычно имеется 4 простых глаза, но у разных видов число глаз может варьировать от нуля до пяти. У представителей некоторых семейств тело мягкое, с кожистыми антиновыми покровами, у других оно защищено твёрдыми щитками или панцирем.

У юшей дыхание кожное или трахейное. Цикл развития от яйца до половозрелой особи включает неактивную предличинку (свойственна акариформным клещам и клещам-сенокосцам), личинку и 1–7 нимфальных стадий. У предличинки и личинок клещей 3 пары ног, у нимф и взрослых особей – 4. У большинства клещей выражен половой диморфизм. Способы оплодотворения у клещей разнообразны: откладывают сперматофоры на субстрат (непрямое оплодотворение) или передают сперматофоры или сперму самке при копуляции (прямое оплодотворение); часто наблюдается партеногенез. Плодовитость – от нескольких десятков до 20 тыс. и более яиц. Время развития одного поколения – от нескольких суток до нескольких лет.

Клещи встречаются на всех материках, населяют почву, различные органические остатки, гнёзда и норы животных, растения, различные водоёмы и др. Численность почвенных клещей может достигать 500 тыс. особей на 1 м² почвы, паразитических – более 10 тыс. на одном животном (личинки краснопотельковых клещей). Трофическая специализация клещей разнообразна: среди них есть сапрофаги, хищники, фитофаги, облигатные и факультативные гематофаги (кровососущие) и др. Для многих клещей характерно пассивное расселение с помощью других животных – форезия. Некоторые виды клещей, связанные с животными, могут переходить к экто- и эндопаразитизму.

Лишь относительно небольшое число видов относится к паразитам или переносчикам заболеваний человека, но и непаразитические формы часто вызывают раздражение кожи. Паразитирующие на теле человека и животных клещи вызывают дерматиты, чесотку и другие заболевания, клещи домашней пыли и амбарные клещи служат источником аллергенов. Клещи передают различные возбудителей инфекционных болезней, чем любая другая группа членистоногих. Они служат переносчиками вирусов, бактерий, простейших и филярий – возбудителей различных заболеваний человека и животных (вирусного энцефалита, бабезиоза, тейлериоза, туляремии и др.). В природных очагах трансмиссивных заболеваний наиболее опасны иксодовые клещи. Некоторые виды панцирных клещей служат промежуточными хозяевами гельминтов, паразитирующих на животных. Многие виды клещей повреждают культурные растения (паутинные клещи, галловые клещи, корневые клещи и др.), запасы зерна, муки и других пищевых продуктов, вредят луковичам и клубням растений при хранении (амбарные клещи). Ряд видов клещей переносят возбудителей болезней растений. Клещ *Varroa destructor* наносит существенный ущерб пчеловодству. У представителей надсемейства Argasidae встречается явление омовампиризма, когда голодная особь нападает на сытого собрата и питается выпитой им кровью. Клещи могут обитать как в траве и на невысоких растениях, так и на различных невысоких деревьях.

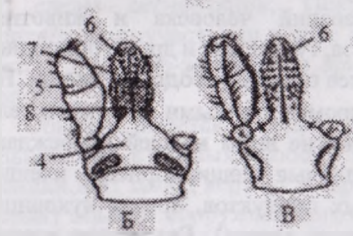
Большинство видов – свободноживущие сапрофаги или хищники. Являясь разлагающей органикой, они, подобно земляным червям, играют важную роль в образовании почвенного гумуса и в круговороте веществ, а таких гамазовых клещей используют для борьбы с вредителями растений. Раньше всех клещей объединяли в один отряд (Acari). Из-за однородности состава систематических групп в настоящее время клещи делятся на три самостоятельные отряды: акариформные, паразитиформные и клещи-сенокосцы.

Отряд Паразитиформные клещи (Parasitiformes). Отряд включает около 10 тысяч видов. К ним относится несколько семейств, среди которых наибольшее значение имеют гамазидные и иксодовые клещи. Гамазидные (надсемейство Gamasoidea) представлены как свободноживущими, так и паразитическими видами. Иксодовые клещи (надсемейство Ixodoidea) – исключительно кровососущие паразиты позвоночных животных (рис.176).

У иксодовых клещей характерно образование сложного панциря, который или частично прикрывает тело. У некоторых форм передняя часть грудной клетки, соответствующая акрону и трем сегментам, отделена швом от остального тела. Седьмой сегмент головогрудки образует переходную зону с брюшком. Брюшко образуется из слившихся шести крупных и 2-3 мелких сегментов.



Рис.176. Иксодовый клещ *Ixodes ricinus*. А - вид со спинной стороны самки. Б-В - вид хоботка со спинной и брюшной стороны: 1-хоботок, 2- тело, 3- ходильные ноги, 4-основной членик хоботка, 5- педипальпа, 6- гипостом (придаток основания хоботка), 7 - хелицеры, 8- кроющие пластинки.



Иксодовые клещи имеют цельное плоское тело. Ротовой аппарат образует «головку» режущих хелицер. К нему по бокам прилегают членистые педипальпы, образующие нечто подобное футляру. В состав ротового аппарата входит еще и гипостом –

продолжение глотки с хитиновыми зубчиками. Клещ прокусывает кожу хелицерами, в ранку вставляет гипостом, снабженный крючковидными зубчиками. Высосавшегося клеща очень трудно снять с кожи. Если силой оторвать его, в коже остается его головка, и это может вызвать воспаление. Поэтому рекомендуется присосавшегося клеща смазать керосином или маслом, и он

сам отпадает. Мазок или масло закупоривают его дыхательных отверстий. Клещ без дыхания расслабляет мышцы и отваливается.

В процессе развития большинство иксодовых клещей меняют хозяев. Так, вылупившиеся из яиц нимфы нападают на мелких грызунов, ящериц, бурундуков. Напившись крови, они отваливаются. После очередной линьки они снова нападают на жертвы. Взрослые же клещи обычно питаются кровью крупных млекопитающих (копытных, собак) и человека. Самцы обычно в два раза меньше самок.

Клещи могут долго голодать. В тайге наиболее распространен таежный клещ (*Ixodes persulcatus*). В европейской части России часто встречается собачий клещ (*Ixodes ricinus*). В Средней Азии из иксодовых клещей часто встречаются клещи родов *Hyalomma* и *Omithodoros*. Клещи переносят возбудителей опасных заболеваний: энцефалита, туляремии, пироплазмозов, сыпнотифозной лихорадки.

Отряд Акариформные клещи (Acariformes). Акариформные клещи наиболее многочисленные и включают более 15 тысяч видов очень мелких клещей размерами 0,2-0,3 мм. У примитивных акариформных клещей органы дыхания отсутствуют. У них кожное дыхание. У наиболее высокоорганизованных форм тело слитное. Размножение сперматофорное. Развитие с анаморфозом.

У примитивных видов отряда тело состоит из двух отделов. Передний слитный отдел головогруды состоит из акрона и четырех сегментов. Три свободные задние сегменты головогруды вместе с шестью брюшными сегментами и тельсоном образуют второй отдел тела. На переднем отделе находятся клещневидные хелицеры, жгутовидные педипальпы и две пары ходильных ног. Во втором отделе расположены две задние пары ходильных ног и брюшные придатки. Рудименты брюшных ножек на 5-7 сегментах образуют половые крышки, между которыми располагается половой конус с половым отверстием. Под половыми крышками расположены три пары коксальных органов в виде тонкостенных мешочков. У акариформных клещей органы пищеварения приспособлены к приему большой порции крови. У них передний отдел средней кишки сильно расширяется, образуя боковых мешковидных расширений.

К акариформным клещам относится и семейство панцирных клещей - орибатид (*Oribatei*), которые встречаются в почве всех ландшафтов. Питаются разлагающимися органическими остатками и участвуют в почвообразовательных процессах. Они особенно многочисленны в лесной подстилке, где их численность достигает нескольких десятков тысяч экземпляров на 1 дм³ почвы. Некоторые виды орибатид являются промежуточными хозяевами гельминтов (например, мониезии - паразита крупного рогатого скота).

Представители семейства Аргазовые клещи (рис.177) являются обитателями естественных и искусственных закрытых помещений. Они поселяются в норах и логовищах животных, пещерах, жилых и нежилых

постройках (преимущественно из глины). Клеши распространены главным образом в странах с теплым и жарким климатом, часто встречаются в Закавказье и Средней Азии.

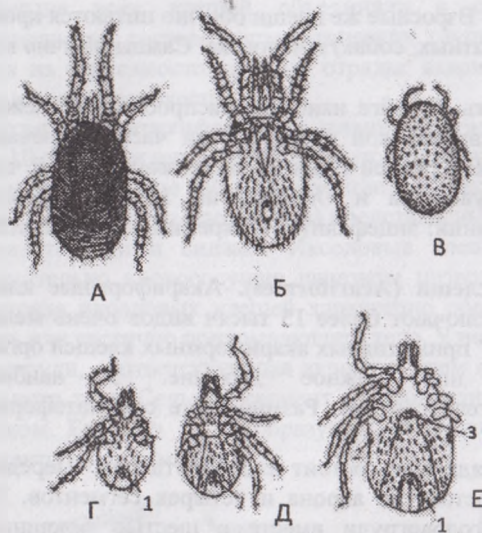


Рис. 177. Аргазовые клещи. А - куриный клещ, Б - крысиный клещ, В - персидский клещ. Г, Д, Е - собачий клещ (А, Б - вид со спинной стороны, В, Г, Д, Е - вид с брюшной стороны, Г - личинка, Д - нимфа, Е - имаго): 1-анальное отверстие, 2- дыхательное отверстие, 3 - половое отверстие.

В отличие от иксодовых клещей ротовой аппарат аргазовых клещей расположен на вентральной стороне тела и не выступает

вперед. Хитиновый щиток на спинной стороне отсутствует. Вместо него имеются многочисленные хитиновые бугорки и выросты, поэтому наружные покровы тела сильно растяжимы. По краю тела проходит широкий рант. Длина голодных клещей - 2-13 мм.

Так как, питание самки не такое обильное, яиц у нее созревает меньше. Но аргазовые клещи способны их откладывать несколько раз в течение всей жизни. Убежище этих клещей может не посещаться хозяевами очень долго, поэтому клещи могут не питаться годами - до 11 лет, используя те запасы крови, которые они получили от предыдущего хозяина. В связи с этим цикл развития может затягиваться на долгое время - до 20-28 лет. В цикле развития аргазовых клещей происходит смена нескольких поколений нимф: нимфы 1, нимфы 2, нимфы 3 (иногда и более), и лишь затем следует имаго. Если хозяин на какой-либо фазе не появляется в убежище, развитие приостанавливается. Заселение новых убежищ происходит очень медленно.

Типичный представитель - поселковый клещ (*Ornithodoros papillipes*). Он является переносчиком возбудителей клещевого возвратного энцефалита - спирохет рода *Borrelia*. Попадание спирохет в организм человека происходит через хоботок при укусе, а также при попадании на кожу фекалий и продуктов выделения клещей. Поселковый клещ имеет темно-серую окраску. Длина самки - 8 мм, самца - до 6 мм. Питается на грызунах, летучих мышах, жаворонках, а также на домашних животных, в том числе на собаках, крупном

рогатом скоте, лошадях, кошках и др. Взрослые особи могут голодать до 15 лет.

Семейство тироглифоидных или амбарных клещей (например, мучной, сырный, луковый и винный клещи) причиняют значительный ущерб пищевым продуктам. В природе тироглифоидные клещи обитают в почве, грибах, гниющих веществах, в гнездах птиц, норах млекопитающих. Неблагоприятные условия эти клещи переживают в стадии покоящиеся нимфы, покрытые плотным хитином, называемые гипопусами. Попадая в благоприятные условия, гипопусы переходят в активное состояние и дают начало новой колонии клещей.

Опасными паразитами являются перьевые клещи птиц, волосяные клещи млекопитающих и чесоточные клещи. Чесоточные клещи, или зудни, паразитируют на млекопитающих и человеке. У человека чесотку вызывает чесоточный зудень (*Sarcoptes scabiei*, рис.178,А). Самки чесоточного зудня длиной 0,3 мм прогрызают извитые ходы длиной до 15 мм в коже человека. Взрослые клещи ночью выползают на поверхность кожи для размножения. Оплодотворенные самки снова вгрызаются в кожу и откладывают яйца в ходах. Вышедшие из яйца личинки несколько раз линяют и достигают половой зрелости. Заражение чесоткой происходит через прикосновение к коже больного или через общие предметы туалета (полотенце). Чесотку лечат втиранием серных мазей, обработкой кожи растворами специальных препаратов. Человек может заразиться и другими видами зудней, паразитирующих на собаках, овцах, свиньях, лошадях. В сальных железах и волосяной сумке кожи человека паразитирует угревый клещ *Demodex folliculorum* (рис.178,Б).

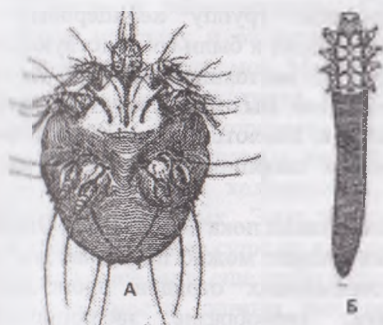


Рис. 178. Клещи, паразитирующие на человеке. А — чесоточный клещ (*Sarcoptes scabiei*), Б — угревой клещ (*Demodex folliculorum*).

Некоторые группы оribатидных клещей являются растительноядными. Среди галлообразующих и паутиных клещей много вредителей растений. Например, злаковый клещ — вредитель зерновых культур, паутиный клещ — вредитель плодовых деревьев и хлопчатника. Много клещей обитает в почве (красотелки) и в пресных водоемах.

Русским паразитологом Е.Н.Павловским разработано учение об очаговости трансмиссивных заболеваний. Согласно этому учению, очаг распространения заболевания

связан с границами ареала кровососущего паразита и диких животных,

постройках (преимущественно из глины). Клеши распространены главным образом в странах с теплым и жарким климатом, часто встречаются в Закавказье и Средней Азии.

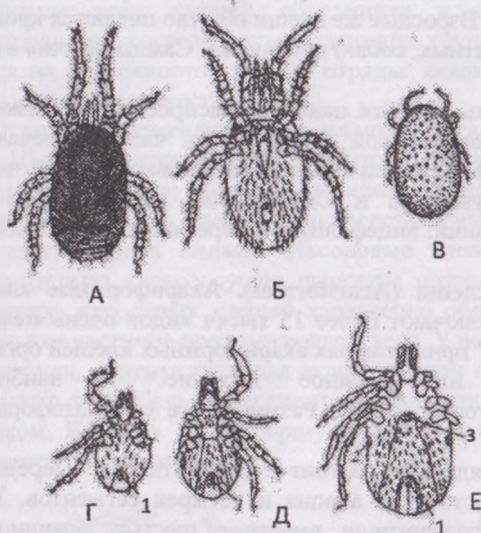


Рис. 177. Аргазовые клещи.

А - куриный клещ, Б - крысиный клещ, В - персидский клещ. Г, Д, Е - собачий клещ (А, Б - вид со спинной стороны, В, Г, Д, Е - вид с брюшной стороны, Г - личинка, Д - нимфа, Е - имаго): 1-анальное отверстие, 2- дыхательное отверстие, 3 - половое отверстие.

В отличие от иксодовых клещей ротовой аппарат аргазовых клещей расположен на вентральной стороне тела и не выступает

вперед. Хитиновый щиток на спинной стороне отсутствует. Вместо него имеются многочисленные хитиновые бугорки и выросты, поэтому наружные покровы тела сильно растяжимы. По краю тела проходит широкий рант. Длина голодных клещей - 2-13 мм.

Так как, питание самки не такое обильное, яиц у нее созревает меньше. Но аргазовые клещи способны их откладывать несколько раз в течение всей жизни. Убежище этих клещей может не посещаться хозяевами очень долго, поэтому клещи могут не питаться годами - до 11 лет, используя те запасы крови, которые они получили от предыдущего хозяина. В связи с этим цикл развития может затягиваться на долгое время - до 20-28 лет. В цикле развития аргазовых клещей происходит смена нескольких поколений нимф: нимфы 1, нимфы 2, нимфы 3 (иногда и более), и лишь затем следует имаго. Если хозяин на какой-либо фазе не появляется в убежище, развитие приостанавливается. Заселение новых убежищ происходит очень медленно.

Типичный представитель - поселковый клещ (*Ornithodoros papillipes*). Он является переносчиком возбудителей клещевого возвратного энцефалита и спирохет рода *Borrelia*. Попадание спирохет в организм человека происходит через хоботок при укусе, а также при попадании на кожу фекалий и продуктов выделения клещей. Поселковый клещ имеет темно-серую окраску. Длина самки - 8 мм, самца - до 6 мм. Питается на грызунах, летучих мышах, жаворонках, а также на домашних животных, в том числе на собаках, крупном

попавшим на скот, лошадях, кошках и др. Взрослые особи могут голодать до 15 лет.

Семейство тироглифоидных или амбарных клещей (например, мучной, сырной, луковый и винный клещи) причиняют значительный ущерб пищевым зерновым продуктам. В природе тироглифоидные клещи обитают в почве, грибах, гниющих веществах, в гнездах птиц, норах млекопитающих. Неблагоприятные условия эти клещи переживают в стадии покоящиеся нимфы, покрытые плотным хитином, называемые гипопусами. Попадая в благоприятные условия, гипопусы переходят в активное состояние и дают начало новой колонии клещей.

Опасными паразитами являются перьевые клещи птиц, волосяные клещи млекопитающих и чесоточные клещи. Чесоточные клещи, или зудни, паразитируют на млекопитающих и человеке. У человека чесотку вызывает чесоточный зудень (*Sarcoptes scabiei*, рис.178,А). Самки чесоточного зудня длиной 0,3 мм прогрызают извитые ходы длиной до 15 мм в коже человека. Взрослые клещи ночью выползают на поверхность кожи для размножения. Оплодотворенные самки снова вгрызаются в кожу и откладывают яйца в ходы. Вышедшие из яйца личинки несколько раз линяют и достигают половой зрелости. Заражение чесоткой происходит через прикосновение к коже больного или через общие предметы туалета (полотенце). Чесотку лечат втиранием серных мазей, обработкой кожи растворами специальных препаратов. Человек может заразиться и другими видами зудней, паразитирующих на собаках, овцах, свиньях, лошадях. В сальных железах и волосяной сумке кожи человека паразитирует угревый клещ *Demodex folliculorum* (рис.178,Б).

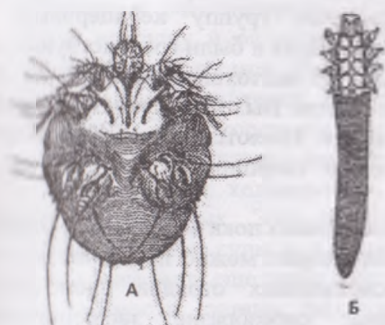


Рис. 178. Клещи, паразитирующие на человеке. А — чесоточный клещ (*Sarcoptes scabiei*), Б — угревой клещ (*Demodex folliculorum*).

Некоторые группы оribатидных клещей являются растительноядными. Среди галлообразующих и паутиных клещей много вредителей растений. Например, злаковый клещ — вредитель зерновых культур, паутиный клещ — вредитель плодовых деревьев и хлопчатника. Много клещей обитает в почве (красотелки) и в пресных водоемах.

Русским паразитологом Е.Н.Павловским разработано учение об очаговости трансмиссивных заболеваний. Согласно этому учению, очаг распространения заболевания

связан с границами ареала кровососущего паразита и диких животных,

являющихся его хозяевами - резервуарами инвазии. Трансмиссия, т.е. перенос возбудителей болезни осуществляется переносчиками - кровососущими членистоногими от животных - носителей инфекции (резервуар) к другим здоровым животным и человеку.

Отряд Клеши-сенокосцы (Opilioscarina). Не следует путать их с пауками-сенокосцами - семейством пауков. Клеши-сенокосцы обладают сегментированным телом: два последних сегмента головогруды свободные и брюшко из восьми сегментов. У них четыре пары стигм на 1-4-м сегментах брюшка. Сравнительно крупные сухопутные клещи (1-3 мм), населяющие тропические и субтропические районы. Известно 25 современных видов. Головной и грудной отделы тела сливаются в головогрудь, чётко ограниченную от сохраняющего внешнюю сегментацию брюшка. На переднем конце тела располагается ротовой аппарат - гнатосома, состоящая из хелицер, верхней губы и первых члеников педипальп. На спинной стороне головогруды обычно находятся три пары глаз. Длинные тонкие ноги придают клещам-сенокосцам внешнее сходство с сенокосцами. На спинной стороне брюшка открываются стигмы трахей. Клеши-сенокосцы питаются твёрдой пищей. Долгое время их считали исключительно хищными формами, охотящимися на живых мелких членистоногих, однако на рубеже XX и XXI века появились экспериментальные данные о поедании ими трупов членистоногих (коллеMBOL, других клещей), пыльцы растений и гиф и спор грибов.

Филогения и экология хелицеровых

Мечехвосты и ракоскорпионы как водные хелицеровые с жаберным дыханием представляют наиболее древнюю группу хелицеровых. В ископаемом состоянии они встречаются с кембрия и были господствующими группами на протяжении всего палеозоя. До настоящего времени из них сохранилось лишь несколько видов мечехвостов. Выход на сушу совершили, по-видимому, представители ракоскорпионов. Имеются переходные формы ископаемых предков от ракоскорпионов к скорпионам, относящимся к сухопутным хелицеровым.

Водные предки других отрядов паукообразных пока не известны. Однако, на основе сравнительно-морфологических данных можно предполагать, что выход на сушу и формирование современных отрядов происходили независимо. Об этом свидетельствует своеобразие эволюционного преобразования органов. Например, брюшные жаберные ножки водных предков у скорпионов видоизменились в половые крышки, гребневидные органы и легкие, у пауков - в легкие и паутинные бородавки, у акариформных клещей на месте нескольких пар жаберных ножек сохранились лишь кокальные органы.

Независимость происхождения отрядов проявляется и в образовании органов дыхания. У скорпионов легкие образовались из жаберных ножек на 3-

6-м сегментах брюшка, у жгутоногих на 1-2-м сегментах, у четырехлегочных пауков на 1-2-м сегментах, у двулегочных пауков - на первом сегменте брюшка. Трахеи также возникали параллельно в разных отрядах. У двулегочных пауков трахеи образовались на втором сегменте брюшка на месте бывшей второй пары легких. У сольпуг трахеи также занимают место легких на 2-3-м сегментах, на которых расположены две пары дыхалец. Трахейная система сенокосцев не связана с заменой легких в эволюции, пара дыхалец у них расположена по бокам полового щитка. Совсем другого происхождения трахеи некоторых акариформных клещей, у которых трахеи расположены в головогрудном отделе и открываются дыхальцами у основания хелицер, или ходильных ног. Своеобразна трахейная система лжескорпионов, дыхальца которой располагаются, как у насекомых, по бокам тела на 1-2-м сегментах брюшка.

Вместе с тем у всех отрядов паукообразных происходили сходные эволюционные процессы морфогенеза в связи с приспособлением к жизни на суше. Происходило развитие непроницаемой кутикулы, смена жаберного дыхания легочным или трахейным, смена почек мальпигиевыми сосудами, брюшко укомплектовывалось в единый отдел, специализировались хелицеры и педипальпы, на ходильных ногах формировалась лапка для «стопхождение». Изменился тип оплодотворения и вместо наружного оплодотворения возникает внутреннее оплодотворение и тип развития от сложного метаморфоза перешел к живорождению. У некоторых паукообразных развились паутинные железы и сформировались сложные инстинкты использования паутины в процессе жизненного цикла.

Предполагается, что на первом этапе эволюционного развития от гипотетической предковой группы водных хелицероидов произошли мечехвосты и ракоскорпионы. Следующий этап развития был связан с выходом на сушу и развитием приспособлений к обитанию во влажных условиях около водоемов. Мечехвосты так и не покинули водной среды и в настоящее время являются единственной современной группой водных хелицероидов. Ракоскорпионы вымерли, но от них произошли первые представители сухопутных хелицероидов - отряд скорпионов. А остальные отряды сухопутных хелицероидов, произошли от неизвестных нам групп водных хелицероидов. Этот второй этап развития хелицероидов связан с освоением жизни на суше во влажной среде. На этом этапе приспособления к жизни на суше были еще слабо выражены. Кутикула еще не приобрела свойств непроницаемости, органы дыхания были представлены только легкими, образовавшимися из жаберных брюшных ножек предков.

Третий этап эволюции связан с выходом на суши и развитием трахейной системы, как наиболее совершенной в условиях дефицита влаги. На этот уровень специализации к жизни на суше вышли двулегочные и трахейные пауки, сенокосцы, сольпуги, многие клещи и лжескорпионы с трахеями.

Таким образом, в настоящее время нет доказательств единого происхождения отрядов паукообразных, и потому класс хелицероидов можно

считать полифилетическим, объединяющим несколько самостоятельных эволюционных линий развития сухопутных хелицеровых.

У хелицеровых экологическая специализация развивалась в разных направлениях. Первично хелицеровые были водными животными. Среди них выделялись группы крупных плотоядных бентосных и бенто-пелагических форм с мощным головогрудным панцирем, с короткими ходильными или плавательными ногами с нерасчлененной лапкой (мечехвосты, ракоскорпионы). У них было жаберное дыхание, наружное оплодотворение и развитие с метаморфозом. По-видимому, первыми на сушу вышли более мелкие прибрежные формы водных хелицеровых. У них формировались органы воздушного дыхания и другие приспособления к жизни на суше. Первые сухопутные хелицеровые были поверхностно обитающими формами (эпигеобионтами) с полускрытым образом жизни под камнями, с сумеречной активностью, подобно скорпионам, телифонам. Экологическая радиация в освоении суши шла в нескольких направлениях. Одни освоили почву как среду обитания (многие клещи), а другие заселили лесную подстилку, разлагающиеся остатки растений (большинство паукообразных). Окончательно порвать с почвой и освоить другие экологические ниши смогли только пауки и клещи. Они образовали широкий спектр жизненных форм обитателей растительного яруса и даже перешли вторично в воду. Клещи превосходили всех других паукообразных и заняли все среды обитания (почва, вода, растительный ярус). Среди клещей появились даже нетипичные для хелицеровых трофические группы: фитофаги, сапрофаги и паразиты растений и животных. Не имея крыльев, пауки и клещи проникли и в воздушную среду. Молодые паучки разносятся ветром на паутинной нити, а мелкие клещи просто поднимаются потоками воздуха. Все это свидетельствует о широкой радиации хелицеровых, главным образом на суше.

Домашние задания. Разнообразие паукообразных (С=62)

1. Какие отряды имеются в классе паукообразных? А- Вши, Б- Пауки, В- Мечехвосты, Г-Хелицеровые, Д- Солпуги, Е-Скорпионы, Ж- Трахейные, З- Клещи, И- Жгутиковые, К-Сенокосцы, Л- Трилобиты, М-Щетинкохвостки.

2. Чем характеризуются пауки? А-тело из головогруды, двух свободных грудных сегментов и брюшка, В- окраска буро-желтая, Д- тело из слитной головогрудных и брюшных отделов, Е-брюшко не сегментировано, Ф- брюшко из 10 сегментов, Г- ядовитые железы находятся у основания хелицеры, И- ядовитых желез нет, I- тело покрыто щетинками, J- многие плетут паутинные сети. К- живут один год, зимуют паучки.

3. Черты, свойственные каракурту? А- ловчую сеть устраивает под камнями или на земле. В- не устраивает сеть, Д- у молодых на спине брюшка имеется красное пятно. Е- жертву подстригает, Ф- жертву ловит сетью, Г- строят в почву норку, Н- его яд опасен для человека и теплокровным, I-его яд не опасен для человека и теплокровных.

4. Черты, свойственные для тарантула (см. задание 3)

7. Черты свойственные фалангам: (см. задание 2)

8. Как устроены скорпионы? А- тело из слитной головогруды и двух расширенного брюшка, В-тело слитное, D- ротовые органы превращены в колюще-сосущий аппарат, Е- брюшко из широкого переднего и узкого заднего отделов, F- на кончике брюшка имеется жало, G- педипальпы превращены в щипцы, H- питаются кровью, J- переносчики энцефалита, тифа и туляремии, K- некоторые паразиты растений.

9. Как размножаются скорпионы? А-живорождающие, В- яйца откладывают в почву, D-развиваются без метаморфоза, Е- у личинок ходильные конечности три пары, F- зимуют личинки и яйца, G- детенышей носят на спине.

10. Чем характеризуется строение клещей? (см. задание 6)

11. Как размножаются клещи? (см. задание 7)

12. Характерные черты чесоточных клещей: А- паразиты межпальцевых складок и подмышечных впадин, В- устраивают ходы под кожей, D- находятся под эпидермальной пластинкой, Е- высасывают соки клеток, F- вызывают язвы, G- вызывают высыхание листьев.

13. Характерные черты для паутиных клещей: (см. задание 10).

14. Составьте парные ответы из латинских и русских названий паукообразных. А- Acari. В- Solifuga. D- Arachnoidea. Е- Aranei. F- Scorpiones: 1- пауки, 2- фаланги, 3- клещи, 4- паукообразные, 5- скорпионы.

15. Определите систематическое положение паука крестовика: А- Arachnoidea, В- diadematus, D- Chelitserata, Е- Arthropoda, F- Araneus, G- Aranei.

16. Составьте парные ответы из систематических групп и соответствующих им видов: А- Aranei, В-Scorpiones, D-Solpugida, Е-Acari: 1- *Scorpio scabiei*, 2- *Galeodes araneoides*, 3-*Buthus eupeus*, 4- *Latrodectus scutellator*.

ПОДТИП ТРАХЕЙНЫЕ (TRACHEATA)

Трахейные - сухопутные членистоногие, приспособленные к жизни в наземной среде. Они дышат с помощью трахей. Однако, у некоторых мелких представителей подтипа трахей нет, и они дышат через кожу. Среди трахейных встречаются и вторично водные формы (жуки-плавунцы, личинки стрекоз), но у них, как правило, сохраняются трахеи, что свидетельствует об их происхождении от сухопутных предков.

Основными признаками Трахейных являются:

1. Имеют органы воздушного дыхания - трахеи. Этим они отличаются от первичных членистоногих с жаберным дыханием. Однако, у вторично водных тоже могут быть трахеи, но у них встречаются и другие органы воздушного дыхания - легкие, которых не бывает у трахейных.

2. Тело трахейных подразделяется на голову и многочлениковое туловище (многоножки) или на голову, грудь из трех члеников и

сегментированное брюшко (насекомые). Конечности у трахейных одноветвистые. У многоножек ходильные ноги имеются на большинстве туловищных сегментов, а у насекомых только на трех грудных сегментах.

3. Голова слитная, состоит из акрона и четырех сегментов, иногда последний головной сегмент свободный. На голове имеются одна пара усиков (придатки акрона) и 2-3 пары челюстей. Первый интеркалярный (вставочный) сегмент головы лишен конечностей. У других членистоногих на первом сегменте головы всегда имеются конечности. На 2-4- сегментах головы имеются мандибулы и 1-2 пары максилл.

4. Представители Трахейных обладают целым комплексом адаптаций к наземной среде. Наибольшее значение из них имеет непроницаемость кутикулы. Такая особенность у них возникала за счет уплотнения и утолщения кутикулы, как у кивсяков, или за счет появления водонепроницаемого поверхностного слоя - эпикутикулы, состоящей из воскоподобных веществ, как у сколопендр и высших насекомых. Однако, у некоторых слабо специализированных трахейных, обитающих в влажных местах, сохранилась полупроницаемая кутикула.

5. В связи с развитием непроницаемости кутикулы, которая препятствовала кожному дыханию, у них возникли специальные органы воздушного дыхания - трахеи. Подобные органы возникали параллельно и у других сухопутных членистоногих, например у паукообразных.

6. У трахейных развита специальная система обеспечения экономии влаги в организме - мальпигиевы сосуды. Однако они имеются и у паукообразных. Но мальпигиевы сосуды паукообразных имеют энтодермальное происхождение, а у трахейных - эктодермальное.

7. Для трахейных, как и для некоторых других сухопутных членистоногих, характерно развитие жирового тела, представляющего собой ткань с запасом питательных веществ и метаболической влаги. Благодаря жировому телу многие трахейные могут долго обходиться без пищи и воды.

8. Адаптаций к жизни на суше является наружно-внутреннее и внутреннее оплодотворение. При наружно-внутреннем оплодотворении самец откладывает пакет со спермиями - сперматофор, который захватывается самкой.

Подтип трахейнодышащие подразделяется на надклассы Многоножки (Myriapoda) и Шестиногие (Hexapoda). Ранее эти группы рассматривались как классы.

Надкласс Многоножки (Myriapoda)

Многоножки являются более примитивной группой трахейных, в большей степени сохранивших черты червеобразных предков. У многоножек тело подразделяется на голову и многочленистое туловище. Почти все туловищные сегменты несут по 1-2 пары ножек. Надкласс Многоножек включает более 15 тыс. видов.

Многоножки - наиболее древняя группа трахейных, известная по ископаемым остаткам с конца силура. Они были одними из первых сухопутных беспозвоночных. У них в большей мере сохранились черты предков: гомономность сегментации туловища, однотипность ходильных ног, остатки кожно-мускульного мешка, наличие производных целомадуктов. Большинство многоножек ведет скрытый ночной образ жизни в почве, в разлагающейся древесине.

К надклассу *Myriapoda* относятся четыре класса: Симфилы, Пауроподы, Двупарноногие или Кивсяки, Губоногие (рис. 179).

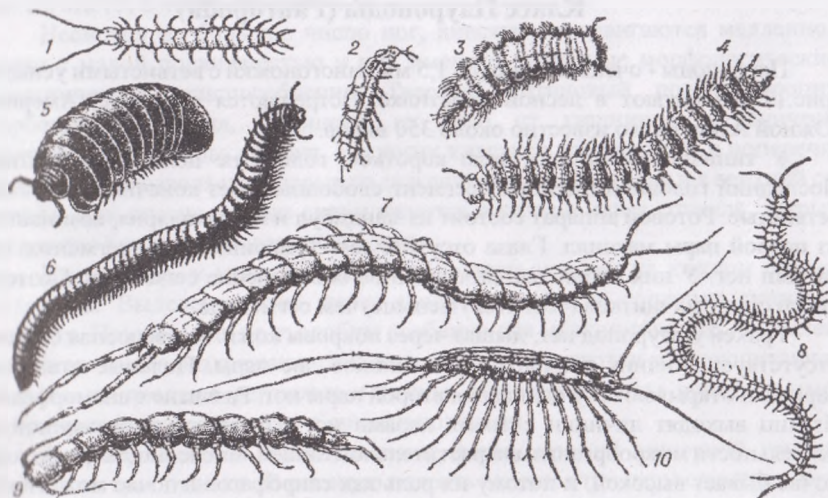


Рис. 179. Многоножки: 1 – симфила (*Scolopendrella immaculata*); 2 – пауропода (*Paucopus silvaticus*); 3- 6-двупарноногие: 3- кистехвост (*Polyxenus lagurus*), 4- многосвяз (*Polydesmus denticulatus*), 5 – броненосец (*Glomevis zonata*), 6 – кивсяк (*Julus memorensis*), 7-10- губоногие: 7- сколопендр (*Scolopendra inermipes*), 8- землянка (*Clinopodes flavidus*), 9 – костянка (*Lithobius forficatus*), 10 – мухоловка (*Cermatica variegata*).

Класс Симфилы (*Symphyla*)

Симфилы - мелкие многоножки. Длина их тела исчисляется в миллиметрах. Обитают в почве под растительным опадом. Питаются растительными остатками. Они распространены в Европе и Северной Америке. Всего известно 150 видов. Наиболее обычными являются виды родов *Scolopendrella*, *Scutigera*.

На голове у симфил имеются усики и три пары челюстей: мандибулы и две пары максилл. Глаза отсутствуют. Туловище состоит из 15-22 сегментов,

а число ходильных ног равно 12, а некоторые сегменты без ног. На конце тела имеются парные церки с прядильными железами. Трахеи открываются одной парой дыхалец на голове. Половое отверстие непарное и расположено позади третьей пары ходильных ног. Оплодотворение сперматофорное. Развитие с анаморфозом. Личинки с неполным числом ног. Самцы оставляют сперматофор в почвенных ходах. Самка находит его, захватывает челюстями, хранит в семяприемнике на внутренней поверхности челюстей. При яйцекладке самка захватывает выходящее из полового отверстия яйцо челюстями и оплодотворяет спермиями из семяприемника.

Класс Пауроподы (Pauropoda)

Пауроподы - очень мелкие (до 1,5 мм) многоножки с ветвистыми усиками (рис.179). Обитают в лесной подстилке. Встречаются в Европе, Америке, Южной Азии. Всего известно около 350 видов.

У типичного *Pauporus*, тело короткое, голова не полностью слитная. Последний головной (шейный) сегмент свободный, без конечностей. Усики ветвистые. Ротовой аппарат состоит из мандибул и гнатохилирия, возникшего из первой пары максилл. Глаза отсутствуют. Туловище из 10 сегментов с 9 парами ног. У них наблюдается частичное объединение сегментов. Поэтому число спинных щитков (тергитов) меньше, чем сегментов.

Трахей у пауропод нет, дышат через покровы кожи. Кровеносная система отсутствует. Яичник непарный. Семенников две пары. Половые отверстия парные и открываются у основания второй пары ног. Развитие с анаморфозом. Из яиц выходят личинки с тремя парами ног. Питаются разжиженной деятельностью микроорганизмов растительной пищей. Численность пауропод в почве бывает высокой, и потому их роль как сапрофагов в почве может быть заметной.

Класс Двупарноногие или Кивсяки (Diplopoda)

У двупарноногих многоножек туловищные сегменты слились попарно (образуют сдвоенные сегменты) и поэтому каждый сегмент имеет по две пары ног. Всего известно около 12 тыс. видов. Большинство сапрофаги, питаются растительными остатками в почве, реже - растениеядные.

Внешнее строение. У Двупарноногих тело продолговатое, длиной от нескольких мм до 10-20 см. Тело состоит из головы, свободного шейного сегмента и членистого туловища. Голова состоит из акрона и трех головных сегментов, а четвертый головной сегмент образует «шею». На голове имеются усики, являющиеся придатками акрона и две пары челюстей: мандибулы (конечности 2-сегмента) и гнатохилирий- непарная пластинка, образовавшаяся в результате слияния первой пары максилл-конечностей 3-сегмента. Гнатохилирий выполняет функцию нижней губы - поддерживает пищу у рта. Ротовых органов сверху прикрывает верхняя губа,

представляющая кожной складкой. Первый вставочный сегмент головы, интеркалярный, без придатков. Шейный сегмент без конечностей, образует коленчатый перегиб между туловищем и головой. На голове по бокам от усиков расположены ложнофасеточные глаза, состоящие из скопления простых глазков.

Туловище диплопод состоит из трех передних сегментов, несущих по одной паре ножек, а на последующих удвоенных сегментах - по две пары ног. Туловище заканчивается тельсоном без придатков. У самца имеются видоизмененные половые ножки - гоноподы на первом и восьмом туловищных сегментах. Число туловищных сегментов у диплопод не менее 30 и может достигать 75, а число пар ног - 139.

Несмотря на большое число ног, кивсяки передвигаются медленно. В связи с малой подвижностью у них имеются защитные морфологические и физиологические приспособления. Твердый хитиновый покров пропитан карбонатом кальция, защищает их тело от хищников, механических повреждений и от высыхания. У многих кивсяков тело круглое в поперечном разрезе. Это позволяет им зарываться в почвенную подстилку и в верхний слой почвы. При опасности они сворачиваются в кольцо или в спираль, закрывая уязвимую брюшную поверхность тела.

Кроме того, у кивсяков имеются пахучие железы на каждом сегменте туловища. Выделения этих желез ядовиты, а иногда содержат синильную кислоту. Поэтому они не съедобны особенно для млекопитающих. Выделения ядовитых желез раздражают слизистые глаз и носоглотки у млекопитающих. Однако их поедают рептилии и птицы. Некоторые виды кивсяков имеют предупреждающую окраску с яркими полосами

Пищеварительная система имеет форму прямой кишечной трубки и состоит из трех отделов. В ротовую полость впадают три пары слюнных желез. Пищевод узкий, переходит в толстую среднюю кишку. Задняя кишка длинная и дифференцирована на несколько отделов, что связано с происходящими в ней бродильными процессами, характерными для животных, питающихся растительными остатками.

Выделительная система. Имеется одна пара мальпигиевых сосудов, впадающие в заднюю кишку, где происходит всасывание воды из экскретов в кровь. Функцию почек накопления выполняет жировое тело. В клетках жирового тела накапливаются экскреты. Это дополнительная функция жирового тела, являющегося в основном запасной тканью.

Органы дыхания - примитивные трахеи. На каждом сегменте находится по две пары дыхательных отверстий - стигм и только на первых туловищных сегментах - по одной паре. От каждого дыхальца отходит изолированный от других пучок трахей.

Кровеносная система незамкнутая. Сердце длинное, состоящее из многочисленных камер. Число камер соответствует числу туловищных сегментов. Каждая камера сердца имеет по две пары остий. Отходящие от сердца артерии многократно ветвятся. Кровь выливается в лакуны миксоцеля.

Из лакун кровь собирается в брюшной венозный сосуд, а из него - в околосердечный синус, затем через остии поступает снова в сердце. Камеры сердца снабжены крыловидными мышцами, способствующие сокращение камер.

Нервная система состоит из головного мозга, окологлоточных коннектив и брюшной нервной цепочки. Головной мозг состоит из двух отделов, которые иннервируют глаза и усики. Подглоточный ганглий иннервирует ротовой аппарат. У кивсяков в шейном сегменте и в трех первых туловищных сегментах имеется по одному парному ганглию, а в диплосомитах по два. Органы чувств развиты слабо. Имеются скопления простых глазков на голове. У некоторых почвенных форм глаза редуцируются. Усики выполняют функцию органов осязания и обоняния.

Двупарноногие раздельнополые. Половые железы слиты в непарную железу. От нее отходит непарный проток семяпровода или яйцевода, который затем раздваивается. Парные половые отверстия расположены на втором туловищном сегменте. Оплодотворение сперматофорное. Самец выделяет сперматофоры, которые переносятся в половые отверстия самки.

Развитие с анаморфозом. Из яйца выходит личинка с неполным числом сегментов тела и с тремя парами ног на первых трех туловищных сегментах, что напоминает шестиногую личинку насекомых. По мере роста личинок с каждой линькой увеличивается число сегментов и ног.

Класс диплопод включает шесть отрядов. Среди них наиболее часто встречаются виды отряда кивсяков — *Juliformia*. В лесной полосе обычно встречается серий кивсяк (*Rossiulus kessleri*) и песчаный кивсяк (*Schizophyllum sabulosum*). Кивсяки питаются растительным опадом и способствуют процессу почвообразования. В тропиках обитают крупные кивсяки, которых употребляют в пищу.

Класс Губоногие (Chilopoda)

Губоногие - активные хищники. У них первая пара ног туловища образует ногочелюсти в виде непарную пластинку, напоминающую нижнюю губу с серповидными хватательными крючками. У основания крючков ногочелюстей имеются ядовитые железы, протоки которых открываются на их вершине. Ногочелюстями они схватывают добычу и умерщвляют ядом. К губоногим относится более 3000 видов.

Длина тела Губоногих от нескольких мм до 15- 20 см. Тело уплощенное с относительно гомономной сегментацией. На голове расположены длинные усики, скопления простых глазков и три пары челюстей: мандибулы и две пары трехчлениковые максиллы. Сверху ротовой аппарат прикрыт верхней губой.

Первый сегмент туловища снабжен парой слившиеся ногочелюстей, функционально близких к ротовому аппарату. Ногочелюсти прикрывают голову с брюшной стороны. Два задних сегмента туловища малы, и на них

расположены 1-2 пары половых ножек - гоноподий. Тельсон без конечностей. Туловищные сегменты обычно имеют сходное строение и несут по одной паре ходильных ног. Нередко происходит чередование длинных и коротких туловищных сегментов. Задние ходильные ноги наиболее длинные, последняя пара из них выполняет чувствительную функцию. Это позволяет губоногим передвигаться по скажинам как вперед головой, так и назад. При движении задом ощупывает дорогу задними ногами, а при движении вперед - усиками.

Пищеварительная система губоногих состоит из трех отделов (рис.180). В ротовую полость открываются протоки 3-5 слюнных желез. Губоногие - хищники, и им свойственно внекишечное пищеварение. Жертву прокусывают ногоchelюстями и умерщвляют ядом. В ранку жертвы они вводят слюну, а затем полупереваренную жидкую пищу высасывают. Средняя кишка длинная, а задняя короткая.

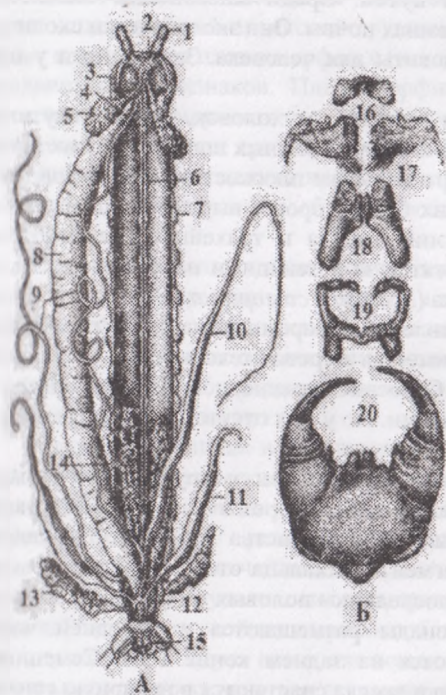


Рис. 180. Строение многоножки.

А - внутреннее строение, Б - ротовые органы: 1-усики, 2 - надглоточный ганглий, 3 - ногоchelюсть ядовитой железой, 4 - пищевод, 5- слюнная железа, 6 - брюшная нервная цепочка, 7- нога, 8 - средняя кишка, 9- мальпигиевые сосуды, 10-семенник, 11- семенной пузырь, 12 - семяпровод, 13 - задняя железа, 14 - передняя железа, 15 - наружные половые отростки, 16 - верхняя губа, 17 - верхние челюсти, 18 - первая пара нижних челюстей, 19 - вторая пара нижних губ, 20- ногоchelюсти.

Отряд Геофилы (Geophilomorpha). Очень тонкие и длинные многоножки с большим количеством (31-177 пар) ног. Питаются мелкими почвенными беспозвоночными, нападают и на дождевых червей, высасывая из них кровь. Большинство геофилы длиной 3-4 см. На юге Средней Азии обитают крупные виды, достигающие длины 15 см.

Отряд Костянки (Lithobiomorpha). Имеют более короткое тело с длинными ногами и живут в почве, пнях. У них имеются 15 пар ног. Они охотятся по ночам. Пищей им служат различные насекомые.

Отряд сколопендры (Scolopendromorpha). Включает наиболее крупных представителей класса. Сколопендры обитают в широтах с теплым климатом. Они встречаются в южных районах европейской части России, в Крыму, на Кавказе и в Средней Азии. Это ночные хищники, охотятся за крупными насекомыми, нападают даже на мелких позвоночных. Укус сколопендры смертелен для их жертв, но не опасно для человека. Самая ядовитая сколопендра - *Scolopendra gigantea*, обитает на Ямайке и в Южной Америке. Она достигает 26 см в длину. Нападает на ящериц, жаб, птиц. На юге обычна кольчатая сколопендра (*Scolopendra eingulata*) длиной до 10 см. Днем она скрывается под камнями, а ночью охотится за насекомыми. Этот вид размножается партеногенетическим путем. Среди многоножек семейство слепые сколопендры обитают в скважинах почвы. Они экологически сходны с костянками и геофилами. Они неядовиты для человека. Задние ноги у них хватательные.

К губоногим относится и отряд мухоловок, или скутигер (Scutigermorpha). Они теплолюбивы и живут в южных широтах. У них длинные ноги, и они могут бегать по вертикальным плоскостям стен домов и по деревьям. Они охотятся днем и у них более хорошо выражены адаптация к жизни на суше: хорошо развиты эпикуттикула и трахейная система. Они быстро бегающие многоножки, охотятся за летающими насекомыми. Часто встречается обыкновенная мухоловка (*Scutigera coleoptrata*).

Выделительная система представлена 1-2 парами мальпигиевых сосудов, впадающих в заднюю кишку. У них имеется жировое тело, которое выполняет запасную и экскреторную функции. Строение кровеносной, нервной систем и органов чувств сходно с диплоподами. Но у них отсутствует задняя кишка и сдвоенные органы.

Трахеи губоногих более сильно развиты, чем у других многоножек. Трахеи ветвятся и соединяются между собой перемычками. Ветви трахей опутывают все внутренние органы. У большинства губоногих дыхальца размещаются на туловище через сегмент. Дыхальца отсутствуют на голове, ногочелюстном сегменте и на двух последних - половых сегментах.

Губоногие раздельнополы. Гонады размещаются в передней части туловища, а их протоки открываются на заднем конце тела. Семенники бывают парные и непарные, а яичники всегда срастаются в непарную гонаду. Семяпроводы парные, а потом соединяются в непарный семяизвергательный канал. Яйцевод отходит от яичника как непарный канал, затем раздваивается на два канала, которые соединяются в непарное влагалище, открывающееся половым отверстием на заднем конце тела. В мужской половой системе имеются придаточные железы, выделяющие секреты для образования сперматофоров. К женской половой системе могут относиться семяприемники и придаточные железы.

Размножение сперматофорное. Самец губоногих в период размножения выделяет паутинку из паутинных желез на нижних челюстях и растягивает ее на почве или в ходах. Затем он откладывает на паутинку сперматофор в присутствии самки. Самка переползает через паутину и захватывает сперматофор гоноподиями. Самки откладывают яйца и часто проявляют инстинкт заботы о потомстве. Развитие губоногих может быть прямым, как, например, у сколопендры. В этом случае из яиц выходят молодые особи с полным числом сегментов и пар ног. Чаше же наблюдается анаморфоз, когда отродившаяся молодь многоножек имеет меньшее число сегментов и ног по сравнению с взрослыми особями. По мере роста и линек число сегментов и пар ног увеличивается.

Губоногие включают отряды геофилы, костянки, сколопендры. Они обитают в почве, под корой, камнями и могут проникать глубоко в почву.

Филогения и экология многоножек. Все классы многоножек произошли от общей предковой группы. Так как каждый класс многоножек имеет комплекс плезиоморфных (исходных) и апоморфных (эволюционно продвинутых) признаков. Плезиоморфным признакам многоножек можно отнести: олигомерность и гомономность туловищных сегментов; одноветвистые усики; три пары челюстей; полный состав ходильных ног на всех туловищных сегментах, кроме последнего; парность гонад и их протоков. Возможно, эти признаки были свойственны гипотетическим предкам многоножек.

Среди современных многоножек ближе к предкам стоит класс Симфилы, менее специализированные к жизни на суше. У них сохранились такие плезиоморфные признаки, как цельная голова, не ветвистые усики, три пары челюстей, гомономная сегментация туловища. Остальные классы многоножек эволюционно более продвинутые и развивались от предковых форм по следующим основным путям.

Классы Пауруподы и Двупарноногие имеют много общих черт строения. Они, по-видимому, представляют две ветви одного филогенетического ствола, происходящего от общих предков многоножек. Но Пауруподы претерпели регресс, в связи с резким уменьшением размеров и переходом к существованию в мельчайших скважинах почвы. Двупарноногие, наоборот, развивались по пути увеличения размеров, образования удвоенных сегментов, развития защитных свойств и приспособлений к жизни на поверхности почвы и в подстилке. Особую ветвь эволюции представляют Губоногие, которые развивались прогрессивно как активные хищники. У многих из них наиболее хорошо развиты приспособления к жизни на суше.

О независимости эволюционного развития всех классов многоножек свидетельствуют неповторимые в каждом из них варианты сегментации тела, ротового аппарата, трахейной и половой систем.

Экологическую радиацию многоножек можно представить следующим образом. От исходных форм, близких к симфилам, ведущим полускрытым образом жизни в верхнем слое почвы во влажных условиях происходила

радиация в нескольких направлениях. Они специализировались к обитанию на поверхности почвы, приобретая ярко выраженные приспособления к жизни на суше: плотные покровы, эпикутикулу, развитую трахейную систему. По такому пути экологической эволюции параллельно развивались группы сапрофагов, как большинство диплопод и хищников, как сколопендры. Они отличаются между собой по типу передвижения, питания и способам защиты, что отразилось на их адаптации. Другие многоножки специализировались к обитанию либо в мелких скважинах почвы (пауโรปоды), либо в узких ходах и трещинах почвы или в плотных слоях подстилки, как кивсяки - броненосцы. Частный случай специализации представляют морские геофилы, перешедшие из влажной почвы к частичному обитанию в морях.

Значение многоножек в природе. Большинство многоножек, как сапрофаги, имеют существенное значение в почвообразовательных процессах. Особенно важными являются роль кивсяков в разложении растительных остатков в лесу. В южных засушливых районах, где мало дождевых червей, их функцию в переработке растительных остатков выполняют в значительной степени кивсяки. Так, в лесных полосах степной зоны плотность кивсяков составляет примерно 200 экземпляров на 1 м² почвы. Много кивсяков в лесах Крыма, Кавказа. Кивсяки могут массами появляться в теплые и влажные дни весной и в Средней Азии. Губоногие - хищники важны как регуляторы численности почвенных и напочвенных беспозвоночных. Кроме того, многоножки представляют объект питания для более крупных животных. Ими активно питаются хищные жуки, рептилии, птицы, насекомоядные млекопитающие.

Домашние задания. Многоножки (С=68).

1. Характерные черты трахейных: А- настоящие наземные животные, Б- дышат трахеями и легкими, В- кровеносная система замкнутая, Г- кровеносная система не замкнутая, Д- голова из акрона и 4 сегментов, Е- усики 1-3 пары, Ж- на голове пара усиков и 2-3 пары челюсти, З - хвостовой отросток отсутствуют, И- сердце плоское округленное, К- сердце трубчатое.

2. Какие признаки трахейных соответствуют к наземной среде жизни? А- наличие пара усиков, Б- продукты обмена выделяются в виде кристалликов, В- тело покрыто кутикулой, Г- кутикула покрыта тонкой эпикутикулой, Д- дышат трахеями, Е- кутикула утолщена, Ж- при обмене белков образуется мочевая кислота, З- тела состоят из многочисленных сегментов, И- органы выделения открываются в задний отдел кишки, К- запасают жир, Л- тело червеобразное, М- многие крылатые, Н- оплодотворение внутреннее, О- развитие без метаморфоза.

3. Чем характерны многоножки? А- тело из головы, груди и брюшка, Б- тело из головы и сегментированного туловища, В- на голове пара усики и 3 пары челюсти, Г- усики 2 пары, Д- сегменты туловища имеют по 1-2 пары ходильных ног, Е- передние конечности образуют клещи, Ж- кончики ног

плотные, 3- ходильные ноги почти одинаковые. И- на хвосте имеется длинная щетка, К- кончики ног снабжены коготками.

4. Определите классы надкласса Многоножек: А-Симфилы, Б- сколопендры, В-Костянки, Г-Геофилы, Д-Пауроподы, Е-Двупарноногие, Ж- Мухоловки. З-Губоногие.

5. Черты строения мальпигиевых сосудов: А-длинные трубочки, Б- один конец слепо замкнут, В-многоветвисты, Г- на внутренней поверхности имеются спиральные хитиновые утолщения, Д- расположены в брюшной полости, Е- трубочки начинаются от стигмы, Ж- кончики разветвляются в щелях. З- другим концом открываются на границе средней и задней кишки.

6. Чем характеризуются строение трахей? (см. задание 5).

7. Определите отряды губоногих (см. задание 4)

8. Признаки свойственные симфиллам: А- тело из 7-10 сегментов. Б- усики трех ветвистые. В- тело из 15-22 сегментов. Г- ноги 12 пар. Д- мелкие (1-2 мм). Е- на голове пара дыхательных отверстий. Ж- две пары ротовых органов. З-имеют простые усики и три пары ротовых органов.

9. Характерные черты пауропод: (см. задание 8).

10. Чем характеризуется губоногие? А- две пары ротовых органов. Б- челюстей три пары. В- усики простые и длинные. Г- усики простые и короткие. Д- каждый сегмент туловища имеет по две пары ног. Е- первая пара ног превращена на ногочелюсти. Ж- у основания ногочелюстей имеются ядовитые железы. З- первый и последние 1-3 сегменты тела не имеют конечностей.

11. Чем характеризуются двупарноногие? (см. задание 10)

12. Характерные черты для геофилов: А- тело очень длинное и тонкое. Б- конечности 31-177 пар. В- питается мелкими почвенными животными. Г- наиболее крупные многоножки. Д- длина 10-26 см. Е-тело из одинаковых 21-23 сегментов. Ж- глаза не развиты. З- питаются кровью почвенных животных. И- охотятся за насекомыми, редко нападают, на позвоночных. К- ядовиты, глаза хорошо развиты.

13. Характерные черты сколопендр: (см. задание 13),

14. Характерные черты костянок: А- тело короткое с 15 парами очень длинными конечностями. Б- дыхательные отверстия находятся на спинной стороне тела. В- тело состоит из 15 сегментов. Г- у личинок семь пар конечностей. Д- голова сравнительно крупная. Е- активны ночью.

15. Характерные черты мухоловок: (см. задание 15).

16. Составьте парные ответы из губоногих и соответствующих им видов: А-Геофилы. Б- Сколопендры. В- Костянки. Г- Мухоловки: 1- большая сороконожка. 2- обыкновенный литобус. 3-обыкновенная долгоножка. 4-тысяченожка.

НАДКЛАСС ШЕСТИНОГИЕ (HEXAPODA) ИЛИ НАСЕКОМЫЕ (INSECTA)

Насекомые, также как и многоножки, обладают общими особенностями трахейных: трахейным дыханием и строением головы, состоящей из акрона и четырех сегментов, наличием на голове одной пары антенн и трех пар челюстей. Но отличаются от многоножек подразделением тела на трехчлениковую грудь с тремя парами ходильных ног и брюшко без конечностей. В ротовом аппарате у шестиногих вторые максиллы образуют непарную пластинку - нижнюю губу, а у многоножек вторые максиллы сохраняют парное строение или образуют гнатохилирий. Глаза могут быть простыми или фасеточными, но не ложнофасеточными, как у многих многоножек.

Ранее шестиногих относили к одному классу насекомых (Insecta). В настоящее время шестиногие подразделяются на два класса: Скрыточелюстные насекомые Insecta - Entognatha и Открыточелюстные насекомые - Insecta - Ectognatha.

Класс Скрыточелюстные насекомые (Insecta - Entognatha)

Примитивные бескрылые насекомые с грудным отделом, слабо обособленным от брюшного отдела. Ротовой аппарат скрыт в головной капсуле. Боковые стенки ротовой полости срослись с нижней губой, образуя глубокую полость, в которой находятся челюсти: мандибулы и максиллы. На голове у большинства скрыточелюстных расположены усики, могут присутствовать простые глазки. На брюшке часто развиты двигательные придатки. Дыхание трахейное или только кожное.

К скрыточелюстным относятся отряды: Бессяжковые, Ногохвостки и Двуххвостки.

Отряд Бессяжковые (Protura). Очень мелкие длиной от 0,5 до 2 мм. Живут скрытно в почве. Голова конической формы, без антенн и глаз. Ротовой аппарат скрытый и состоит из маленьких мандибул и максилл. Первая пара грудных ног более длинная, и направлена вперед. Они функционально заменяют антенн (рис.181).

У Бессяжковых сохраняются примитивные признаки: число брюшных сегментов достигает 12, на первых трех брюшных сегментах имеются рудименты ножек. У них в связи со скрытым образом жизни редуцированы органы чувств. У некоторых из них еще сохранились две пары дыхалец трахей на среднем и заднем сегментах груди, для большинства видов свойственно кожное дыхание. Размножение сперматофорное. Развитие протекает с анаморфозом. Личинки первого возраста имеют 9 брюшных сегментов, а затем после линьки их число достигает до 12. Протуры живут в лесной подстилке и питаются разлагающимися органическими остатками.

Отряд Ногохвостки, или Коллемболы (Collembola). Мелкие и среднего размера шестиногие (от 0,2 до 10 мм). На голове коллембол имеют 4-6 члениковые антенны, нередко и простые глазки. Ротовой аппарат скрытый, грызущий, иногда - стилетообразный. Три пары грудных ног одинакового строения. Брюшко из шести члеников, заканчивается с прыгательной вилкой, представляющего видоизмененные брюшные конечности. Вилки и брюшная трубка являются приспособления к прыжкам. В спокойном состоянии вилочка подогнута под брюшко. При прыжке вилка распрямляется, тело отталкивается от субстрата и совершает скачок вперед. При опускании на субстрат коллемболы прикрепляются при помощи брюшной трубки. У них отсутствуют мальпигиевы сосуды и трахейная система. Размножение сперматофорное. Развитие прямое, без метаморфоза.

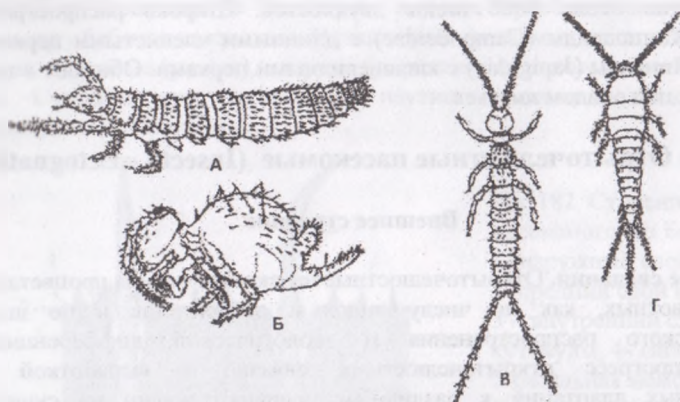


Рис. 181. Низшие насекомые. А- безсяжковая протура, Б- ногохвостка сминтур, В- двухвостка камрода, Г- щетинкохвостка леписма.

Известно около 8 тыс. видов коллембол, образующих ряд семейств.

Семейство онихиурид (Onychiuridae) - постоянные обитатели почвы. Они имеют членистым гибким телом. Прыгательная вилка редуцирована. Они часто встречаются в теплицах, цветочных горшках с растениями. При поливе растений они выходят на поверхность почвы.

Семейство сминтуры (Sminthuridae) - обитают в почве и часто встречаются на стволах деревьев и травянистых растениях. У сминтуров компактное короткое тело со слившимися сегментами брюшка и с хорошо развитой прыгательной вилкой.

Среди коллембол встречаются поверхностные обитатели растений и почвы, нередко с пестрой окраской. На поверхности воды в пресноводных водоемах в массе встречаются прыгающие коллемболы - Podura. Коллемболы обитают даже в Арктике в холодных пещерах. Коллемболы питаются растительными остатками, почвенными грибами, водорослями и играют существенную роль в круговороте веществ в природе.

Отряд Двухвостки (Dipluga). Двухвостки, слепые, мелкие, средних размеров насекомые с длинным гибким телом. Они - хищники, быстро передвигаются по скажинам, опуская путь длинными усиками. На заднем конце тела имеются чувствующие придатки - церки. У некоторых видов они видоизменены в клешневидные органы. Ротовой аппарат внутренний, с саблевидными мандибулами. Ноги длинные бегательные. Брюшко 10-члениковое. На первых семи брюшных сегментах расположены парные грифельки - рудименты брюшных ног, которые служат как бы опорными «полозьями» при движении. Рядом с грифельками имеются мешочки - коксальные органы, имеющие значение в кожном дыхании. Трахейная система развита. Имеются три пары дыхалец на груди. Размножение сперматофорное. Развитие прямое или по типу протоморфоза - с элементами метаморфоза.

Известно около 1000 видов двухвосток. Широко распространены семейства Камподеиды (Campodeidae) с длинными членистыми церками и семейство Япигиды (Japigidae) с клешневидными церками. Обитают в почве, под корой и под опадом листьев.

Класс Отрыточелюстные насекомые (Insecta - Ectognatha).

Внешнее строение

Общие сведения. Отрыточелюстные насекомые - самая процветающая группа животных, как по числу видов и особей, так и по широте географического распространения и экологической дифференциации. Высокий прогресс отрыточелюстных связано с выработкой ими разнообразных адаптаций к различным условиям жизни на суше. По сравнению с другими группами членистоногих они приобрели широкую экологическую радиацию и заняли самые разнообразные экологические ниши на суше. Некоторые из них вторично перешли в воду. Решающее значение в освоении суши насекомыми сыграли строение их покровов, морфофункциональные особенности выделительной и трахейной систем, совершенствование и функциональное многообразие органов движения, ротовых аппаратов и появление крыльев. Особенности эмбрионального и постэмбрионального развития насекомых обеспечили им большую независимость от факторов внешней среды.

У большинства насекомых имеются развитые крылья на груди и сложные фасеточные глаза на голове. Рудименты брюшных ножек модифицированы в половые придатки на заднем конце тела. Но у низших насекомых могут присутствовать грифельки - рудименты брюшных ножек.

Известно более 1 млн. видов насекомых. Однако, ежегодно описывается несколько тысяч новых видов насекомых. Поэтому некоторые энтомологи считают, что число видов насекомых достигает от 2 до 8 млн.

Покров тела. Покров насекомых образован одним слоем клеток гиподермы (рис. 182). Снаружи гиподерма выделяет кутикулу, а с внутренней

сторона она подстиляется базальной мембраной из соединительной ткани. Кутикула состоит из трех слоев. Наружный слой - эпикуткула очень тонкий, и содержит в своем составе липиды и воскоподобные вещества. Эпикуткула хорошо развита у открытоживущих насекомых, слабо - у скрытоживущих насекомых. Эпикуткула защищает тело от потери влаги. Второй слой - экзокуткула имеет столбчатое строение, а третий слой - эндокуткула - слоистое строение. Эти слои образуют основу наружного скелета. Экзокуткула и эндокуткула в основном, состоят из хитина, пропитанного белками.

Хитиновая кутикула образует внутренние выросты - эндоскелет. К нему прикрепляются мышцы и внутренние органы. Производными покровов могут быть различные образования: бугорки, шипы, щетинки, волоски, шпоры. Волоски у насекомых в некоторых случаях преобразованы в чешуйки, например у бабочек на крыльях. В гиподерме насекомых находятся различные железы: восковые (у пчел), пахучие (у клопов), ядовитые (у некоторых гусениц). Считают, что слюнные и паутинные железы также являются производными гиподермы.

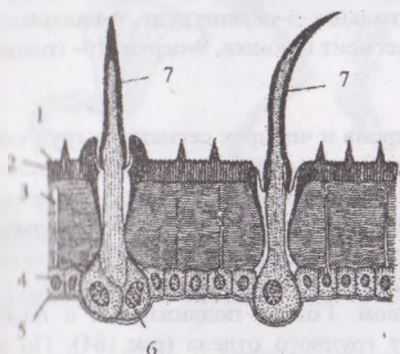


Рис. 182. Строение покровов насекомого (из Бей-Биенко):

- 1- наружный слой кутикулы,
- 2- средний слой кутикулы,
- 3 - внутренний слой кутикулы, 4- гиподерма,
- 5-базальная мембрана,
- 6 - клетка, образующая волосок, 7- волосок.

Окраска покровов насекомых зависит от пигментов, содержащихся в кутикуле или гиподерме. Основные пигменты насекомых - меланины, образуют различные тона от желтых и бурых до черных. Другие пигменты каротиноиды и птерины имеют желтых и красных тонов. Переливчатая или иридисцентная окраска бабочек, жуков и других насекомых обусловлена интерференцией света, от хитиновых пластинок, расположенных под разными углами относительно к поверхности тела. На окраску тела некоторых насекомых, особенно, личинок насекомых, развивающиеся с полным метаморфозом может влиять цвет полостной жидкости - гемолимфы и ее пигментной плазмы. Окраска насекомых имеет защитное значение. У насекомых может быть покровительственная окраска под цвет той среде, в которой они живут (кузнечик - на траве). У ядовитых и несъедобных насекомых развита предупреждающая окраска (божья коровка). У безвредных и беззащитных насекомых может проявиться мимикрия - имитирующая окраска под ядовитых насекомых (муха-пчеловидка под жалящую пчелу).

Головной отдел. Как и у всех насекомых, тело открыточлостных состоит из головы, груди и брюшка (рис. 183).

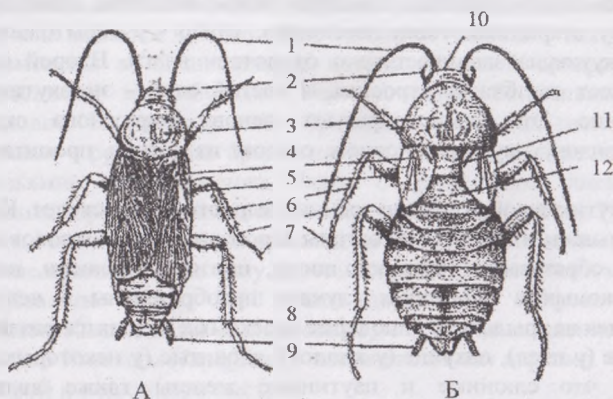


Рис. 183. Черный таракан. А - наружное строение самца, Б - наружное строение самки: 1-усики, 2- ногошупальцы, 3-перенегрудь, 4-надкрылья, 5-бедро, 6-голень, 7-кость, 8-десятый сегмент брюшка, 9-церки, 10- голова, 11-среднегрудь, 12- заднегрудь.

Головной отдел образован из акрона и четырех сегментов, грудной - из трех сегментов, брюшной - из шести до одиннадцати сегментов и тельсона. Однако предполагают, что акрон насекомых - сложное образование, состоящее из собственной предротовой лопасти и двух (антеннального и губного) сегментов. В таком случае можно считать, что голова насекомого состоит из головной лопасти и шести сегментов. Сегменты головы слитны и покрыты общим хитиновым покровом. Голова подвижная и с помощью тонкой шеей четко разграничена от грудного отдела (рис.184). По бокам головы расположена пара сложных фасеточных глаз, а иногда между ними имеется 1—3 мелкие простые глазки. На голове находится пара антенн или усиков и три пары ротовых органов.

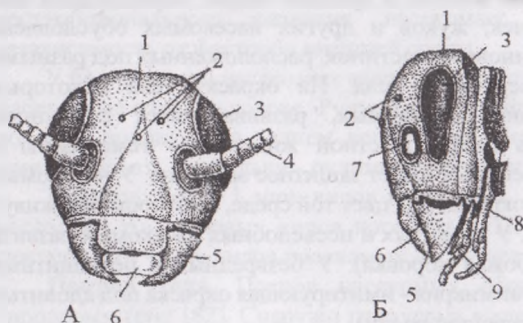


Рис. 184. Строение головного отдела насекомых. А-вид спереди, Б- вид с бока: 1-головная капсула, 2- постые глазки, 3- фасеточные глаза, 4-антенна, 5-мандибула, 6-верхняя губа, 7- место соединения усика, 8-нижняя губа, 9- нижняя челюсть.

имеют ротовые органы грызущего типа. Несмотря на определенные различия, имеются общие сходства в строение и функции между различными типами ротовых органов.

Первичным типом ротового аппарата у насекомых, по-видимому, следует считать грызущий, имеющий полный набор ротовых частей (рис. 186). Подобный тип ротового аппарата свойствен низшим трахейным многоножкам и низшим группам шестиногих, в том числе тараканам, прямокрылым, жукам и другим насекомым.

Грызущий ротовой аппарат состоит из одной пары верхних челюстей - мандибулы и двух пар нижних челюстей - первая и вторая пары максилл. Верхние челюсти с зубцами на внутренней поверхности. Нижние челюсти состоят из двух базальных члеников, стволика, челюстных щупиков, а также из наружных и внутренних жевательных лопастей. Вторая пара максилл срастаясь своими основаниями, образует нижнюю губу, которая прикрывает ротовое отверстие с нижней стороны. Поэтому вторую пару максилл называют нижней губой, состоящая из сросшейся второй пары нижних челюстей. Базальная пластинка нижней губы - подподбородок соответствует основному членику максиллы. Нижнегубные щупики соответствуют щупикам нижних челюстей, а две пары язычков - жевательным лопастям максилл. Сверху грызущий ротовой аппарат прикрыт верхней губой.



Рис. 186. Ротовые органы 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 стволика и основного членика, 7 - нижняя губа, состоящая из подбородка и подподбородка, 8 - внутренняя лопасть нижней губы, 9 - наружная лопасть нижней губы, 10 - нижнегубной щупик.

Все остальные типы ротовых аппаратов насекомых являются производными от грызущего ротового аппарата и специализированы к определённому типу пищи. Среди ротовых аппаратов насекомых наименьшему изменению по сравнению с грызущим ротовым аппаратом подвергся грызуще-лижущий (или лакающий) ротовой аппарат пчелиный. Такой ротовой аппарат приспособлен к высасыванию нектара из цветков. Функцию высасывания выполняет длинный хоботок, образованный из вытянутой первой пары максиллы и нижней губы. Жевательные лопасти максиллы превращены в вытянутые заостренные к вершине лопаточки, а нижнечелюстные щупики редуцированы. Основную функцию всасывания

хоботок выполняет длинный язычок, образованный внутренними парными частями нижней губы. Нижнегубные щупики длинные, прилегающие к язычку. Верхние челюсти - мандибулы грызуще-сосущего ротового аппарата почти не изменены. При их помощи пчелы строят соты и разжевывают пищу.

Более специализирован колюще-сосущий ротовой аппарат кровососущих комаров (рис.187). Колющий аппарат хоботка составляют пять длинных частей (мандибулы, максиллы и гипофаринкс). Иглы вкладываются в желоб выстланной нижней губы.



Рис. 187. Ротовые органы комара колющего типа. А - хоботок в расправленном виде (по Муру). Б - положение ротовых частей во время сосания (по Веберу). 1-верхняя губа, 2-верхняя челюсть (мандибула), 3-нижняя челюсть, 4-гипофаринкс, 5-нижняя губа, 6- нижний челюстной щупик, 7- сязки.

Сверху желоб прикрыт длинной верхней губой, которая срослась в тонкую трубочку.

При укусе комар прокалывает кожу жертвы иглами хоботка, а по трубочке верхней губы кровь поднимается к ротовому отверстию. Нижняя губа при этом служит опорой колющей части хоботка, погружающей в покровы.



Рис. 188. Ротовой аппарат бабочки сососущего типа. (по Веберу). 1-основание усиков, 2- верхняя губа, 3-нижнегубной щупик, 4- нижняя губа, 5- хоботке (нижние челюсти), 6- фасеточный глаз.

Сосущий ротовой аппарат бабочек - хоботок также приспособлен к высасыванию нектара с глубоких нектарников, но сильно изменен по сравнению с другими типами ротовых органов (рис.188). В ротовом аппарате этого типа от всего состава ротовых частей сохранились лишь нижние челюсти, образующие длинный спирально закрученный хоботок. При этом мандибулы редуцированы, а нижняя губа с опущенными щупиками приспособилась в органы обоняния.

Самым специализированным ротовым аппаратом является лижущий ротовой аппарат – хоботок у мух (рис.189). У лижущего ротового аппарата хорошо развита нижняя губа. Хоботок образован нижней губой и фильтрующими лопастями на конце. При помощи хоботка мухи способны слизывать жидкую пищу, в том числе и нектар или отфильтровывать жидкость из смеси с твердыми частицами. На хоботке имеется желобок, прикрытый верхней губой. В желобке расположен язычок – гипофаринкс, способствующий сосанию. Другие ротовые части рудиментированы. У хищных и кровососущих мух помимо лижущей губы, имеются и режущие челюсти. У некоторых насекомых ротовой аппарат редуцирован и не функционирует, как, например, у имаго поденок, ручейников и совков. Взрослые стадии этих насекомых не питаются, живут всего несколько часов или дней и выполняют лишь функцию размножения, после чего погибают. Их питание происходит только на личиночной фазе развития.

Рассмотренные типы ротовых аппаратов свидетельствуют о широкой экологической радиации насекомых, и о конвергентном сходстве в строении ротовых органов в связи со сходством в способах питания. Так, у всех насекомых, питающихся жидкой пищей, имеется хоботок, но построенные по-разному. У бабочек хоботок образован нижними челюстями, у мух – нижней губой, у пчел – нижними челюстями и нижней губой, а у комаров, клопов – всеми ротовыми частями.



Рис. 189. Лижущие ротовые органы мухи. 1-щупальцы нижней челюсти, 2-верхняя губа, 3-гипофаринкс, 4-каналцы фильтрующего аппарата, 5- ротовое отверстие, 6-лопасти нижней губы, 7-нижняя губа.

Грудной отдел. Грудь локомоторный отдел тела насекомых. Состоит из трех сегментов: переднегруди, среднегруди, и заднегруди. С грудью связаны три пары ходильных ног и две пары крыльев. Каждый сегмент груди состоит из четырех склеритов (хитиновых пластинок) и участков мембран между ними. Это обеспечивает прочность и подвижность грудного отдела. Каждый сегмент имеет по одному спинному тергиту, брюшному стерниту и две боковые плейриты. Хитиновые покровы груди образуют внутренние впячивания – эндоскелет, к нему прикрепляются мышцы ног и крыльев.

Ходильные ноги насекомых состоят из пяти отделов: базального членика – тазика, вертлуга, бедра, голени и лапки, состоящей из нескольких члеников. Лапки заканчиваются одним или двумя коготками. В зависимости от

функцией и особенностей строения различают ходильные, прыгательные, копательные, хватательные, плавательные, присасывательные и другие типы ног (рис. 190).

У насекомых приращение ног смещено к брюшной стороне, что обеспечивает приподнятость тела над субстратом. Нога насекомых с 4-5 члениками облегчает их передвижение по сложному микрорельефу. Лапки ног насекомых, состоящей из 3-5 члеников, функционально соответствует стопе позвоночных животных. Опушенность нижней стороны лапок, и особые придатки под коготками у некоторых насекомых (например, мухи) позволяют передвигаться по вертикальным поверхностям, и даже по потолку вниз спиной и вверх ногами.

Все типы ног в пределах класса произошли от примитивных конечностей, как например, у первичнобескрылых. Исходным типом ног являются ходильные и бегательные ноги. От них прослеживаются морфологические переходы к специализированным копательным, хватательным, плавательным и другим типам ног.

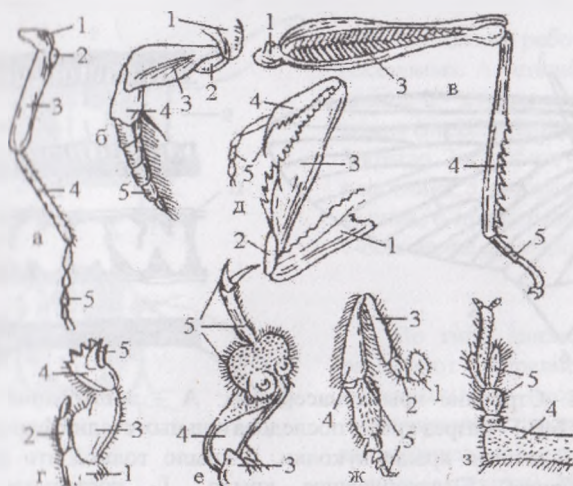


Рис. 190. Ходильные ноги насекомых. а - бегательные (жуки жужелицы), б - прыгательные (задняя пара ног жука плавунца), в - прыгательные (задняя пара ног саранчи), г - копательные (передняя нога медведки), е - присасывательные (передняя нога самца -водолюба), д - ловчие (передняя нога богомола), ж - присасывательные (задняя нога пчелы), з - шагающий (кисть жучка- слоника): 1 - вертлуг, 2-бедро, 3-бедро, 4-голень, 5-кисть.

Крылья насекомых. Крылья среди беспозвоночных развиты только у насекомых. Обычно крыльев две пары, и расположены на втором и третьем сегментах, т.е. на среднем и заднем грудных сегментах. Крылья образуются из складки стенки тела и состоят из двух слоев кожи с кутикулой и узкой щелью

между ними (рис.191). Эта щель - продолжение смещенной полости - миксоцелья. В толще крыла проходят жилки, представляющими хитиновыми трубочками. Жилки являются опорой для крыльев. Кроме того, по трубочкам проходят трахеи и нервы. Крылья закладываются мягкими складками на стадии куколки. У насекомых, выходящих из куколки, по жилкам крыльев нагнетаются гемолимфа и воздух по трахеям. В результате крылья расправляются. После затвердевания покровов крыло омертвевает и представляет собой пластинку, приводимую в движение мышцами крыльев. Жилки крыльев выполняют функцию опорной конструкции. Среди продольных жилок различают костальные, субкостальные, радиальные, медиальные, кубитальные, анальные и югальные жилки. Продольные жилки, кроме костальных, могут ветвиться. Между ними часто имеются поперечные жилки, которые ограничивают участки крыла, называемые ячейками. Ячейки так же имеют специальные названия, как и жилки. Строение крыльев и жилкование - важный систематический признак. По особенностям жилкования крыльев можно определять отряды, семейства, роды и виды насекомых.

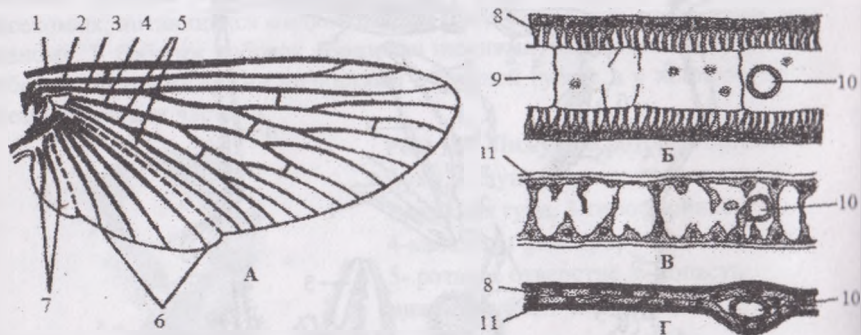


Рис. 191. Строение крыла насекомых: А - жилкование крыльев (по Кенигсмена), Б, В, Г - разрез крыла последовательных стадий формирования (по Шванвичу): Б - зачаток крыла куколки, В - крыло только что вышедшей куколки бабочки, Г - затвердевшее крыло. 1 - костальная жилка, 2 - субкостальная жилка, 3 - радиальная жилка, 4 - медиальная жилка, 5 - кубитальная жилка, 6 - анальные жилки, 7 - югальные жилки, 8 - гиподерма, 9 - полость зачатка крыла, 10 - трахея, 11 - кутикула.

Большинство насекомых имеет две пары крыльев одинакового размера и строения. В некоторых отрядах передние крылья превращаются в жесткие надкрылья, которые прикрывают в покое задние функционирующие крылья (жуки). В этом случае насекомые летают на задней паре крыльев. У клопов основание передних крыльев уплотнено и поэтому их относят к полужесткокрылым насекомым. Мухи и комары, наоборот, летают на передних крыльях, а задняя пара крыльев у них редуцирована и превратилась

е жука-жук. У высших насекомых из отрядов перепончатокрылых и бабочек передние и задние крылья скрепляются между собой и образуют как бы только два функциональных крыла.

Движение крыльев очень сложный процесс, что зависит во первых, от способа сочленения крыльев к телу, во-вторых, от работы сокращения специальных мышц крыльев. Крылья представляют собой двуплечий рычаг с разной длиной плеч. У основания крыльев имеется вырост боковой пластинки тела, на котором крыло опирается. Дорзовентральные и продольные пучки мышц опускают и поднимают тергит. При сокращении дорзовентральных мышц тергит давит на короткое плечо и приводит к подъему пластинки крыла (рис 192). А сокращение продольных мышц наоборот приводит к подъему тергита и к опусканию крыла. Более мелкие мышцы, прикрепленные к основанию крыльев способны поворачивать крыла вдоль продольной оси. При движении крыльев вперед и вниз возникает подъемная сила, а при движении назад и вверх создается пропеллирующий эффект.

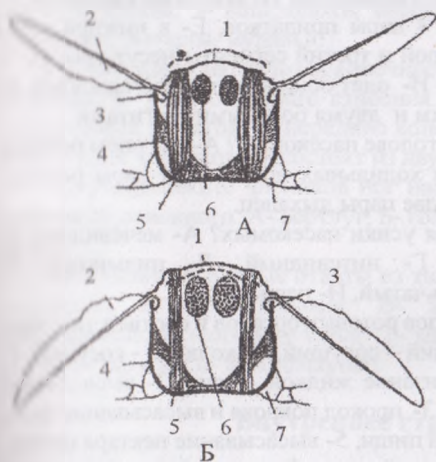


Рис. 192. Схема работы крыльев насекомых. А — стадия поднятого крыла; Б — стадия опущенного крыла (по Шванвичу): 1-тергит, 2-крыло, 3-столбик, 4-боковая пластинка, 5-дорзо-вентральная мышца, 6-продольная мышца, 7-основание конечности.

По типу движения крыльев различают древнекрылых и новокрылых насекомых. У древнекрылых крылья движутся по вертикальной плоскости вверх и вниз (стрекозы). У новокрылых

при полете крылья вращаются вокруг оси и описывают восьмерку (пчелы). У многих паразитических (вши, клопы, блохи) и почвенных (муравьи, термиты) насекомых в связи с образом жизни крылья редуцируются, и их называют бескрылыми.

Скорость взмахов крыльев в полете составляют: у бабочек 5-10, у пчел около 200, у комаров 500-1000 взмахов в секунду. Скорость полета различна: у пчелы 3 м/с, у бразжников 15 м/с. Длительные перелеты способны совершать стрекозы и некоторые бабочки. Например, бабочка монарх ежегодно мигрирует из Мексики в Канаду и обратно.

Число сегментов брюшка варьирует от 4 до 11 сегментов. Максимальное число сегментов характерно для низших насекомых и личинок насекомых с

полным превращением. У некоторых мух число сегментов равно всего лишь 4-6.

Брюшко насекомых лишено конечностей. Однако у некоторых имеются рудименты конечностей, выполняющие другие функции. У чешуйницы (*Thysanura*) на всех сегментах брюшка имеются придатки - грифельки, на которых брюшко волочится по субстрату, как на полозьях санок. Пара грифельков имеется на последнем сегменте брюшка у тараканов. Церки - членистые придатки заднего сегмента также производные конечностей. Считают, что яйцеклады многих насекомых так же представляют собой видоизмененные конечности трех последних сегментов.

Домашние задания. Внешнее строение насекомых (С=69).

1. Составьте парные ответы из отделов тела насекомых и соответствующих им число сегментов: А- голова, Б- грудь, В- брюшко: 1- 9- 11, 2- 5, 3- 3.

2. Характерные черты строения головного отдела насекомых: А- состоит из акрона и 4 сегментов, Б- состоит из 3 сегментов, В- все сегменты слиты, Г- сегменты хорошо заметны, Д- несет 4 пары придатков, Е- в нижней части находится ротовое отверстие, Ж- второй и третий сегменты несут крылья, З- все сегменты несут пара конечностей, И- одет общей хитиновой капсулой, К- сегменты покрыты спинным, брюшным и двумя боковыми тергитами.

3. Какие органы расположены на голове насекомых? А- две пары ротовых органов, Б- пара усиков, В- три пары ходильных ног, Г- три пары ротовых органов, Д- пара фасеточных глаз, Е- две пары дыхалец.

4. На какие типы подразделяются усики насекомых? А- мечевидные, Б- саблевидные, В- щетинковидные, Г- нитевидный, Д- пальчатый, Е- веерообразный, Ж- шаровидный, З- вильчатый, И- перистый.

5. Составьте парные ответы из типов ротовых органов и соответствующих им функций: А- грызущий, Б- грызущий - сосущий, В- колюще - сосущий, Г- сосущий хоботок, Д- лижущий: 1- лизание жидкой пищи, 2- высасывание нектар цветка, стройка соток из воска, 3- прокол покрова и высасывание крови и сока растений, 4- отрывание твердой пищи, 5- высасывание нектара цветка.

6. Из каких частей состоит грызущий ротовой аппарат? А- верхняя губа, Б- боковая губа, В- верхние челюсти, Г- боковые челюсти, Д- наружные лопасти, Е- хоботок, Ж- нижние челюсти, З- внутренние лопасти, И- подушечка, Л- нижняя губа, М- щетинки.

7. Составьте парные ответы из ротовых органов и соответствующих им строений: А- грызущий, Б- грызущий сосущий, В- колюще сосущий, Г- сосущий, Д- лижущий: 1- обе пары нижних челюстей сильно вытягиваются в длину, образуя широкий хоботок, 2- первая пара нижних челюстей вытянута в длинные желобки и образуют трубку, 3- верхняя губа и гипофаринкс образуют трубочку, нижняя губа мясистая, 4- все ротовые органы представлены полностью, 5- все ротовые органы образуют колющих щетинок и желобок.

8. Составьте парные ответы из типов ротовых органов и соответствующих им насекомых: А- грызущий, Б- грызущий-сосущий, В- колющий-сосущий, Г- сосущий, Д- лижущий: 1- бабочки, 2- пчелиные, 3- мухи, 4- клопы, 5- муравьи.

9. Черты строения грудного отдела насекомых (см. задание 2).

10. Чем характеризуется строение крыльев? А- образуются из складок покрова тела, Б- имеют вид тонкой двухслойной пластинки, В- образуются из видоизмененных конечностей, Г- состоят из трех слоев, Д- между слоями имеются кровеносные сосуды, Е- слои разделены тончайшей щелью, Ж- в щель заходят нервы и трахейные стволы, З- в щели находятся капилляры, И- между крыльями проходят продольные жилки, К- у большинства крылья одна пара.

11. Составьте парные ответы из типов крыльев и видов насекомых: А- передние крылья превращены в элитры, Б- задние крылья редуцированы, В- крылья редуцированы, Г- основание передних крыльев утолщено, Д- крылья покрыты мелкими чешуйками, Е- оба пара крыльев одинаковые, Ж- передние крылья перепончатые, З- передние крылья узкие и жесткие, И- жилкование крыльев сетчатое: 1-мухи, комары, 2- бабочки, 3- мухи, 4- клопы, 5- вши, блохи, 6-златоглазки, 7- тли, цикады, 8- саранчи, 9- кузнечики, 10-пчелы, муравьи.

12. Чем характеризуются конечности насекомых? А- имеют одинакового строения, Б- разнообразного строения, В- представляют систему подвижно соединенных рычагов, Г- передние конечности всегда длиннее, Д- состоят из одного ряда члеников, Е- состоят из двух рядов члеников.

13. Расположите члеников ног насекомых в порядке их расположения, начиная от основного: А- вертлуг, Б- голень, В- бедро, Г- коготки, Д- лапка, Е- таз.

14. Составьте парные ответы из типов ног и соответствующих видов: А- прыгательные, Б- прыгательные, В- копательные, Г- плавательные, Д- плавающие, Е- собирательные: 1- медведка, 2- богомол, 3- кузнечик, 4- шмель, 5- таракан, 6- жук плавунец.

Внутреннее строение насекомых

Пищеварительная система. Ротовая полость насекомых окружено пищевыми органами. У насекомых, питающихся жидкой пищей, ротовая полость преобразована на тонкую трубочку (рис. 193). В задней части ротовой полости у основания нижней губы открываются протоки 2 пар (редко одной парой) слюнных желез.

Первая пара желез может видоизменяться в шелкоотделительные или пищеварительные железы - у гусениц бабочек. Протоки каждой пары слюнных желез открываются в непарный канал, который открывается у основания нижней губы под выступом глотки - гифофаринксом. Ферменты слюны действуют на растворение в воде углеводов пищи. В слюне кровососущих насекомых содержатся антикоагулянты, препятствующие свертыванию крови. Кроме того, содержащиеся в слюне особые вещества раздражают кожу и усиливают

приток крови на месте укуса насекомых. Ферменты слюнных желез глицеролитически расщепляя сложные углеводы нектара, превращают его в мед. Специальные слюнные железы рабочих пчел вырабатывают богатое белками «пчелиное молоко». Этим веществом

рабочие пчелы кормят матку и развивающихся личинок. У гусениц бабочек шелкопрядов дара слюнные железы превращаются в шелкоотделительные или паутинные железы. Выделяемая железами жидкость застывает в воздухе и образует шелковые нити. Из этих нитей гусеницы ткут коконы.

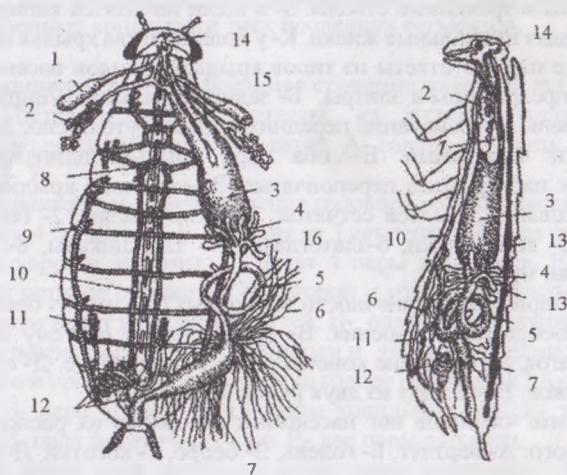


Рис. 193. Внутреннее строение черного таракана (вид с боку): 1-резервуар слюнных желез, 2-слюнные железы, 3-зоб, 4-мышечный желудок, 5-средняя кишка, 6-мальпигиевые сосуды, 7-задняя кишка, 8,9-трахеи, 10- брюшная нервная цепочка, 11-семенник, 12- половая железа, 13-сердце, 14-головной мозг, 15-симпатический нерв, 16-пилорические выросты задней кишки.

У насекомых, как и у других членистоногих, кишечник состоит из эктодермального переднего, энтодермального среднего и эктодермального заднего отделов. У большинства насекомых передний отдел подразделяется на глотку, пищевод и мускульный желудок. Нередко глотка образует мускулистое расширение — зоб. К переднему отделу кишечника примыкают слюнные железы. В переднем отделе кишечника происходит механическая обработка пищи и частичное переваривание под действием пищеварительных ферментов слюнных желез. В зависимости от типа питания строение этого отдела кишечника сильно варьирует. Так, у пчел имеется «медовый желудок» — слепой вырост зоба, в котором пчела накапливает мед, чтобы потом отложить его в соты. У некоторых мух зоб представляет слепой резервуар, связанный с пищеводом тонким каналом. Желудок растительноядных насекомых

хитиновыми зубцами внутри, а у некоторых хищников с цедильным аппаратом из длинных волосков.

В средней кишке происходит переваривание и всасывание пищи. На границе с передней кишкой средняя кишка часто образует слепые выросты - перитрофические придатки, которые функционируют как пищеварительные железы, а также служат для всасывания переваренной пищи. В средней кишке интенсивно выделяется особая пленка - перитрофическая мембрана, обволакивающая пищу. Мембрана защищает стенки кишечника от механических повреждений и облегчает процесс проникновения пищеварительных ферментов в пищевую комок.

У разных насекомых в зависимости от пищевой специализации вырабатываются различные пищеварительные ферменты. Так, у плотоядных видов преобладают протеолитические ферменты, а у растительноядных видов переваривание клетчатки осуществляется за счет кишечных симбионтов (протоzoи и бактерий), способных выделять фермент целлюлазу. Например, в кишечнике у термитов, питающихся древесиной, обитает десятки видов симбионтов, обеспечивающих переваривание пищи. Если кишечник термитов освободить от симбионтов, то они погибают.

На границе среднего и заднего отделов кишки впадают от 2 до 150 мл лимфатических сосудов эктодермального происхождения. Задняя кишка иногда дифференцируется на несколько участков: толстую и прямую кишку. Прямая кишка образует расширенную в виде мешочка клоаку. В стенках прямой кишки находятся продольные валики - ректальные железы, которые обеспечивают наиболее полное всасывание влаги из экскрементов, выходящих через анальное отверстие.

Органы выделения представлены мальпигиевыми сосудами, выходящими в заднюю кишку (193, 6). Основным продуктом выделения - мочевины и мочевой кислоты. У водных и насекомых живущих во влажных местах мальпигиевы сосуды выполняют дополнительную функцию - осморегуляции. По этой причине их бывает много (до 150). У видов, обитающих в засушливых местах, мальпигиевы сосуды всего 1-2 пары, а их выходы нередко прирастают к прямой кишке, что усиливает обратное осмос. Вода из мальпигиевых сосудов в гемолимфу, что обеспечивает водный баланс в организме.

Дополнительно выделительную функцию выполняют почки накопления: в печени и жировом теле и перикардиальные клетки, которые располагаются вокруг сердца. Частично продукты обмена откладываются в кутикулу покрова, а при линьке удаляются вместе с кутикулой.

Жировое тело выполняет несколько функций. Его главная функция - накопление запаса питательных веществ (жиров, белков и гликогена) и энергетической влаги. За счет запасных веществ происходит интенсивный рост насекомых и сложный метаморфоз. Благодаря запасам питательных веществ насекомые могут долго обходиться без пищи и воды. Например, некоторые клопы, могут голодать несколько месяцев и жить за счет жирового

тела. В клетках жирового тела накапливаются соли мочевой кислоты и другие экскреты (почки накопления). У жуков-светляков, часть жирового тела видоизменяется в орган свечения. В нем содержится вещество люцеферин, способное к свечению.

Насекомые отличаются от других членистоногих с разнообразием питания. По способу питания их можно разделить на фитофаги - питающие только растительной пищей; зоофаги - живыми животными; некрофаги и копрофаги - мертвыми животными и экскрементами; сапрофаги - гниющими растительными и животными остатками; кератофаги - пожиратели перья, шерсти, рогов, воска и других недоступных для остальных животных образований.

Кровеносная система. Усложнение трахейной системы насекомых приводит к упрощению кровеносной системы. Сердце насекомых состоит из длинного сердца и выходящей из него короткой аорты (рис. 194). Сердце имеет форму мускулистой трубки, расположенной на спинной стороне брюшной полости. Задний конец сердца слепо замкнут. Сердце разделено на отдельные камеры, число которых у насекомых от восьми до одной. Каждая камера имеет пару боковых отверстий - остий с клапанами, обеспечивающими односторонний ток крови из полости тела в сердце. Между камерами имеются клапаны, открывающиеся только вперед.

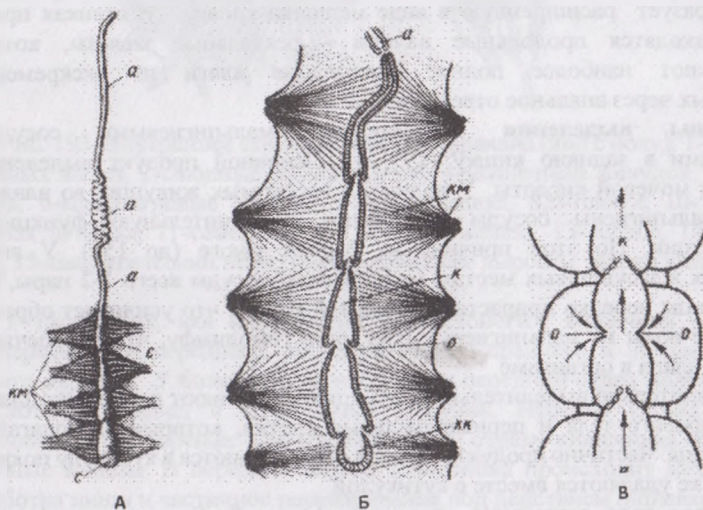


Рис. 194. Кровеносная система пчелы: А - общий вид; Б - схема строения сердца; В - схема расположения клапанов при движении гемолимфы; а - аорта; с - сердце; ки - крыловидные мышцы; к - клапан; о - остия; кк - концевая камера.

Сердце подвешено на коротких мышечных тяжах к спинной стенке тела. К каждой камере сердца прикрепляется пара крыловидных мышц, лежащих на крыльях или веера. Эти мышцы соединяют сердце с боковыми полостями - плейритами. Горизонтальная перегородка, образуемая крыловидными мышцами и соединяющей их пористой мембраной, называется перикардимальной диафрагмой. Она отделяет околосердечную - перикардимальную полость от остальной полости тела. При расслаблении крыловидных мышц диафрагма несколько опускается, и кровь устремляется в околосердечную полость. При их сокращении кровь поступает через остии в сердце. Последовательное сокращение камер сердца гонит кровь вперед в аорту. Кровь из аорты изливается в полость тела и омывает все органы.

Кровь насекомых состоит из плазмы и кровяных телец - гемоцитов, среди которых различают фагоциты, лейкоциты и амебоциты.

В связи с сильно развитой трахейной системой кровь насекомых практически не выполняет дыхательную функцию. Функции крови состоят в снабжении органов питательными веществами и переносе продуктов обмена к органам выделения. Кроме того, кровь насекомых выполняет гуморальную регуляцию жизненных процессов. Однако у некоторых водных личинок насекомых, например комаров *Chironomus*, в крови имеется красный дыхательный пигмент, близкий к гемоглобину. Это объясняется тем, что в условиях дефицита кислорода кровь может дополнительно выполнять и дыхательную функцию. Кроме этого, кровь насекомых определяет тургор тела, что особенно важно для личинок с мягкими покровами. Под давлением гемолимфы расправляются крылья у молодого насекомого и разрываются покровы при линьке.

У некоторых насекомых кровь может быть ядовитой, что имеет защитное значение. Например, у божьей коровки и жуков-нарывников кровь обладает ядовитыми свойствами. Эти насекомые в случае опасности способны выбрасывать кровь из мест сочленения сегментов и ног. Это произвольное кровопускание - аутогеморрагия. Яркая окраска таких насекомых предупреждает хищников о том, что они ядовиты и несъедобны.

Дыхательная система. Органы дыхания насекомых представлены трахеями, которые представляют собой глубокие влячивания покровов. Внутри трахеи выстланы тонкой кутикулой, образующей спиральные утолщения (рис.195). Утолщения препятствуют спаданию трахей. Трахеи ветвятся, и опутывают все внутренние органы. Концевые ветви трахей оканчиваются звездчатой трахейной клеткой, от которой отходят тончайшие трубочки - трахеолы, проникающие даже внутрь клеток.

Трахеи открываются наружу дыхальцами - остиями. Бывают до 10 пар дыхалец, из которых две пары расположены на средне- и заднегрудях, а остальные восемь пар на брюшных сегментах. От дыхалец отходят короткие боковые трахеи, вдающиеся в боковые трахейные стволы, от которых отходят многочисленные ветвящиеся трахеи. Иногда трахеи образуют расширения - воздушные мешки, которые уменьшают удельный вес тела

насекомых и улучшают вентиляцию в трахейной системе. У быстро летающих насекомых воздушные мешки занимают большую часть полости тела.

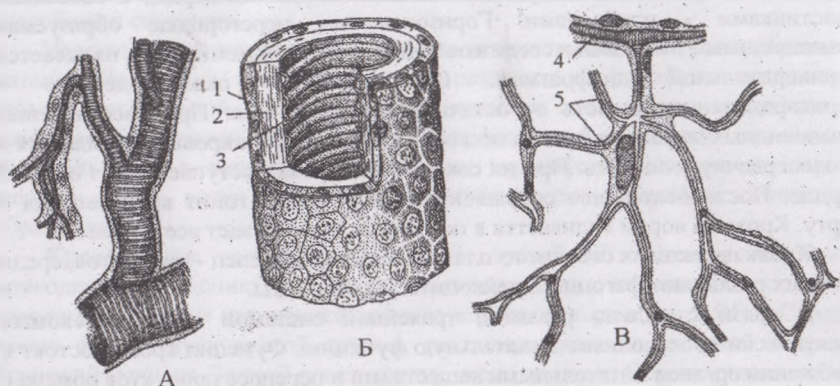


Рис. 195. Строение трахей насекомых. А-участок трахей с разветвлениями, Б - стенка трахеи при большом увеличении, В- концевая клетка трахеи (по Веберу и Гольмгрену). 1- эпителий трахеи, 2- хитиновая выстилка трахеи, 3-спиральная нить - утолщение хитиновой выстилки трахеи, 4-трахея, 5- трахеолы (тончайшие ответвления без хитиновой выстилки).

У водных личинок насекомых трахейная система может быть закрытой, без дыхалец. Тогда развиваются трахейные жабры - выросты кожи с густой сетью трахей внутри. Трахейные жабры позволяют дышать насекомым кислородом, растворенным в воде. Газообмен происходит через кожу. Растворенный в воде кислород в газообразном состоянии переходит в трахейную систему. Трахейные жабры у личинок поденок представляют собой парные листовидные выросты на брюшных сегментах, а у личинок стрекоз-стрелок три хвостовые пластинки. У личинок стрекозы-коромысло имеются внутренние трахейные жабры в ректальном отделе кишки.

Нервная система насекомых, как и у других членистоногих, состоит из центральной нервной системы и отходящих от него периферических нервов. Центральную нервную систему составляют головной мозг, образованный из надглоточных ганглиев, подглоточный ганглий, брюшная нервная цепочка и нервные узлы (рис.196). Головной мозг образован слиянием ганглий трех головных сегментов и состоит из протоцеребрума, дейтоцеребрума и тритоцеребрума. Протоцеребрум иннервирует акрон и глаза, дейтоцеребрум - усики, тритоцеребрум - верхнюю губу. На протоцеребруме развиты грибовидные тела. Сложные поведения насекомых обусловлено с грибовидными телами. Эта часть мозга, особенно, хорошо развивается у общественных насекомых, обладающим сложным инстинктом. Даже разные касты одного и того же вида отличаются по развитию грибовидного тела. Например, у

рабочих особей пчел и муравьев со сложным поведением грибовидные тела сильнее развиты, чем у маток и самцов.

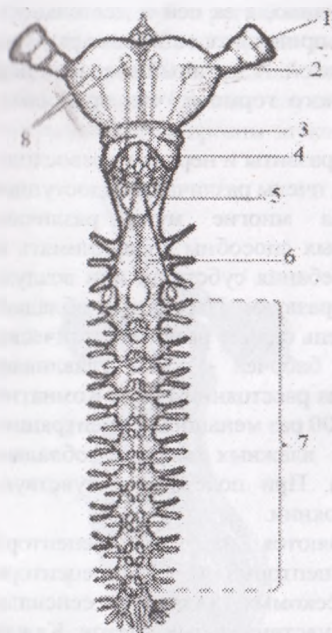


Рисунок 196. Схема строения нервной системы насекомого (из Догеля): 1- оптическая область мозга, 2- протоцеребрум, 3- дейтероцеребрум, 4- тритоцеребрум, 5- окологлоточные коннективы, 6- подглоточный ганглий, 7- брюшная нервная цепочка, 8 - нейросекреторные клетки.

Брюшная нервная цепочка иннервирует грудь и брюшко. В ее состав входит три грудных и 8-10 брюшных ганглиев. Нередко в результате слияния отдельных брюшных ганглиев происходит сокращение их число. Иногда брюшные и грудные ганглии сливаются вместе, образуя общую грудную массу, а на брюшном отделе сохраняются только нервы (жуки вертячки). Обычно у личинок насекомых, развивающихся с полным метаморфозом число брюшных ганглиев больше, чем у взрослых особей. Например, у личинок

пчел 10 брюшных ганглиев, а у взрослых всего 6.

С центральной нервной системой связаны симпатические нервы, иннервирующие внутренние органы.

Эндокринные железы насекомых представлены нейросекреторными клетками мозга, кардиальными и прилежащими телами, переднегрудными железами. Нейросекреторные клетки находятся в головном мозге и в подглоточном нервном ганглии. Из них нейросекреты по аксонам поступают в гемолимфу. Нейросекреты регулируют деятельность эндокринных желез, выделяющих гормоны, которые регулируют рост, линьку, развитие и обмен веществ в организме. Прилежащие тела секретируют у личинок ювенильный гормон, который способствует личиночному развитию и препятствует метаморфозу - превращению в куколку. У взрослых насекомых ювенильный гормон стимулирует созревание половых продуктов. Кардиальные тела регулируют обменные процессы в организме. Переднегрудные железы более крупные, располагаются по бокам переднегрудных ганглиев. Эти железы присутствуют только на преимагинальных стадиях развития, а на стадии имago они дегенерируют. Секрет этих желез - личиночный гормон (экдизон) стимулирует линьку.

Работа желез внутренней секреции взаимосвязана с нервной системой. Такая нейрогуморальная регуляция жизненных процессов зависит от факторов внешней среды, например, от сезонных явлений в природе. Так, например, короткий световой день подавляет нейросекрецию, а за ней и деятельность прилежащих тел и переднегрудных желез. Это приводит к остановке развития и переходу к состоянию диапаузы перед зимовкой. А длинный световой день активизирует действие экдизона и ювенильного гормона, что приводит к активному росту личинок.

Органы чувств насекомых очень хорошо развиты и нередко превосходят позвоночных животных и человека. Например, пчелы различают недоступный для человека ультрафиолетовый цвет, а многие мухи различают поляризованный свет. Органы слуха насекомых способны воспринимать не только звуковые колебания, но и любые колебания субстрата или воздуха. Многие ночные бабочки реагируют на ультразвук. Насекомые обладают сейсмическим и магнетическим чувством. Очень сильно развиты химические анализаторы насекомых. Самцы некоторых бабочек - совок улавливают аттрактанты самок с привлекающим запахом на расстоянии 11 км. Комнатная муха различает присутствие сахара в воде в 2000 раз меньших концентрациях, чем человек. Насекомые, обитающие во влажных местах, обладают тончайшим восприятием влажности воздуха. При полете они чувствуют местонахождение водоемов на большом расстоянии.

Органы чувств насекомых подразделяются на механорецепторы, хеморецепторы, терморецепторы, гигрорецепторы и фоторецепторы. Основным элементом органов чувств насекомых являются сенсиллы. Сенсилла состоит из одной или нескольких чувствительных клеток. Каждая клетка имеет чувствующий периферический и центральный отросток, ведущий к нервной системе. На конце чувствительного отростка клеток имеется видоизмененный жгутик без центральных фибрилл, заключенный в кутикулярную трубочку (рис.197). По строению и выполняемым функциям сенсиллы насекомых различаются на несколько групп. Механорецепторы воспринимают механические раздражения. Они могут обладать контактным или дистанционным восприятием. Это органы осязания, слуха и сейсмического чувства. Органы осязания представлены трихоидными сенсиллами с контактным восприятием. Их особенно много на усиках насекомых. Простейшая осязательная сенсилла состоит из одной клетки с центральным и периферическим отростками. Конец периферического отростка подходит к чувствительному волоску и по нему осязательное раздражение передается к чувствительной клетке.

Органы слуха и сейсмического чувства обладают дистанционным восприятием различного рода колебаний среды. Сенсиллы этих органов чувств называются сколофорами. Периферический отросток чувствующей клетки сколофор со жгутиком, заключенным в кутикулярной трубочке и окружен обкладочными клетками с чехликом из фибрилл. Этот фибриллярный чехол называется сколопоидным тельцем.

Хордотональные органы у разных насекомых располагаются на разных частях тела: брюшке, усиках, ногах, крыльях. Эти органы воспринимают механическое напряжение, внутреннее давление, механические вибрации. Они способствуют регуляции положения тела в пространстве, особенно во время полета. Сколопофоры входят и в состав тимпанальных органов, или органов слуха. Эти органы состоят из кутикулярной мембраны, связанной с сколопофорами. Органы слуха особенно хорошо развиты у насекомых, у которых имеются органы звука.



Рис.197. Строение механорецепторной сенсиллы насекомых (из В.Иванова):

1- чувствительный волосок, 2- кутикула, 3-кутикулярная трубочка, 4- видоизмененный жгутик, 5-периферический отросток чувствительной клетки, 6- чувствительная клетка, 7-центральный отросток чувствительной клетки.

Органы слухи размещены в разных частях насекомых. У кузнечиков они находятся на передних голених (рис.198). Парные боковые щели ведут в карманообразные углубления с тонкими внутренними стенками - мембранами. Мембраны с двух сторон примыкают к продольным стволам трахей. Вибрация мембран резонирует в трахеях. К мембранам в трахеях примыкают группы сколопофоров, от которых отходит слуховой нерв. Функцию органов звука у самцов кузнечиков и сверчков выполняют передние крылья. На левом крыле имеется выступающая зубчатая жилка - «смычок», а на правом крыле - резонатор, т.е. «зеркальце», представляющее округлую площадку крыла, ограниченную выступающей жилкой. У самцов саранговых роль смычка выполняют зубчики на внутренней стороне задних бедер. Звук у них издается при трении бедер о передние надкрылья с выступающей радиальной жилкой. У певчих цикад тимпанальные органы (слуха) играют роль и органов звука. Мембрана тимпанальных органов может производить вибрацию, вызываемую сокращением особых мышц. Хеморецепторы воспринимают химические раздражения. К ним относятся органы вкуса и обоняния.

Органы обоняния - дистанционные хеморецепторы, распознающие с расстояния. Они могут располагаться на разных частях тела насекомых. Особенно много обонятельных сенсилл на усиках. Они могут иметь вид выступающих тонкостенных пузырьков, конусов, щелей, ямочек, пластинок.

Так, у рабочей пчелы на каждом усике до 6 тыс. пластинчатых сенсилл. У мух они собраны в особую ямку на третьем членике усиков.

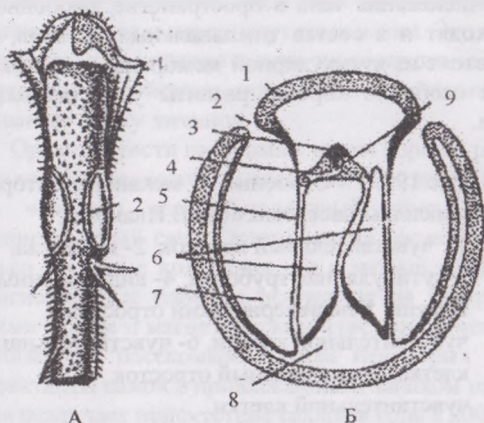


Рис. 198. Темпальный орган кузнечика.

А - передняя голень двумя тимпанальными щелями, Б - поперечный разрез через голень в области тимпанального органа по Швабе): 1-кутикула, 2-слуховая щель, 3-шапочковая клетка, 4-сколофор, 5-барабанная перепонка, 6-трахея, 7-барабанная полость, 8- полость ноги, 9- сколопоидное тельце.

Обонятельные сенсиллы по своему строению несколько отличаются от других. Каждая обонятельная сенсилла состоит из группы чувствующих клеток, периферические отростки которых образуют пучок жгутиков, заключенный в широкую кутикулярную трубочку. Окончания жгутиков подходят к кутикулярному образованию сенсиллы - пузырьку, пластинке или ямке, пронизанные тончайшими порами. Химические раздражители через поры действуют на жгутики чувствующих клеток, от которых отходят центральные отростки к нервной системе.

Обоняние имеет большое значение в жизни насекомых. По запаху они отыскивают пищу, места откладки яиц, а также особей другого пола. Многие насекомые выделяют привлекающие вещества - аттрактанты.

Органы вкуса - это контактные хеморецепторы. Они представлены вкусовыми сенсиллами с кутикулярными придатками, пронизанными порами. Сенсиллы вкуса состоят из большого числа чувствительных клеток. Одни клетки ощущают горький вкус, другие - сладкий, третьи - кислый. Органы вкуса насекомых не идентичны с органами вкуса человека. Так, например, пчела не чувствует горького вкуса в пище. Органы вкуса у мух и бабочек располагаются на лапках передних ног, а у жуков - на челюстных и губных щупиках.

Терморецепторы и гигрорецепторы воспринимают влажность и температуру. Действие этих рецепторов бывают контактными и дистанционными. Терморецепторами обычно являются короткие и толстые щетинки, расположенные на поверхности или на других частях тела насекомых. У саранчовых щетинки располагаются у основания усиков, у таракана - на лапках. Они могут чувствовать изменение температуры даже на

1°C. Сенсиллы этих рецепторов расположены преимущественно на усиках и лапках. Они могут быть в виде углублений или бугорков на кутикуле. Насекомые, обитающие в условиях микроклимата, обладают хорошо развитыми гигро- и терморецепторами. Так, например, личинки жуков-щелкунов, обитающие в почве, способны различать относительную влажность воздуха от 99,5% до 100%.

Фоторецепторы- органы зрения. Органы зрения насекомых представлены двумя сложными фасеточными глазами. Эти глаза сходны с фасеточными глазами ракообразных, но отличаются от них более сложным строением омматид. Число омматид зависит от образа жизни насекомых и может достигать несколько сотен и даже до тысяч (рис.199). Обычно омматиды больше у активных и особенно, у хищных насекомых. Число омматид колеблется даже у особей одного и того же вида. Так, например, у самцов пчел насчитывается 13090, у рабочих – 6300, а у самок- 4920 омматид.

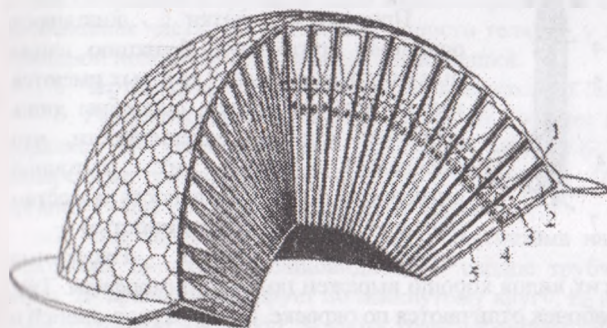


Рис. 199. Схема строения фасеточного глаза насекомых. 1-линзы роговицы (фасетки), 2- хрустальный конус, 3- пигмент между омматидами, 4-ядра зрительных клеток, 5-рабдомы.

Каждый омматидий состоит из оптического и чувствительного аппарата рабдомов (рис.200). Оптический аппарат состоит из хитиновой прозрачной фасетки в форме шестигранника и расположенного под ней хрустального конуса, который образован четырьмя удлинненными прозрачными клетками. Хрустальный конус по периферии окружен пигментными клетками. Оптический аппарат выполняет функции линз, пропускающий свет. Чувствительный аппарат омматидия состоит из 4-12 зрительных ретинальных клеток, которые равномерно распределены и образует оптическую изоляцию омматидиев. При сумеречном зрении наблюдается нарушение эффекта мозаичности зрения.

У многих насекомых развито цветное зрение. Их восприятие цвета отличается от такового у человека. Так, пчелы различают четыре цвета. Первый цвет соответствует красному, желтому и зеленому у человека; второй - сине-зеленому, третий - сине-фиолетовому и четвертый -ультрафиолетовому.

Простые глазки имеются не у всех насекомых. У пчел, муравьев три глазка расположены на темени. По строению они отличаются от омматидиев. Под одной крупной линзой таких глаз расположено множество групп

ретиальных клеток с рабдомами. Простые глазки лишены хрустального конуса и иннервируются не грибовидным телом, а передним отделом протоцеребрума. Простые глазки имеются и у личинок насекомых.

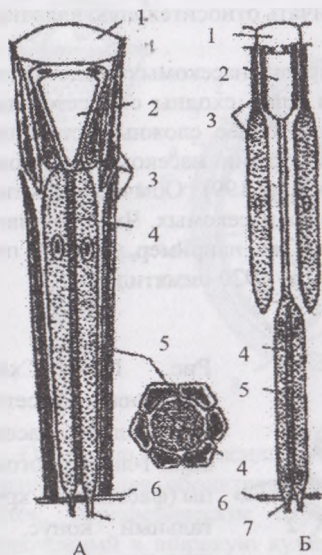


Рис.200. Схема строения омматидиев, А-дневных насекомых, В-ночных и сумеречных насекомых: 1- прозрачный участок роговицы - хрусталик, 2-хрустальный конус, 3-пигментные клетки, 4- рабдом, 5-чувствительные клетки, 6-базальная мембрана, 7-центральные отростки чувствительных клеток.

Простые глазки дополняют основную зрительную функцию сложных глаз. Насекомые, у которых имеются только простые глазки, способны лишь различать степень освещенности, что определяет время их суточной активности и избирательность к местам обитания с разной освещенностью.

Половая система. Насекомые раздельнополые. У многих видов хорошо выражен половой диморфизм. Так, самцы и самки многих бабочек отличаются по окраске, самцы жуков-олень и носорогов вооружены выростами на голове и на переднеспинке, у жуков-светляков самки бескрылы, а самцы крылатые.

Половая система самцов состоит из парных семенников и семяпроводов, впадающих в семяизвергательный канал, который заканчивается совокупительным органом. К мужской половой системе относятся и придаточные железы, секреты которых разбавляют сперму или образуют оболочку сперматофоров.

Половая система самок состоит из двух яичников, яйцевода и непарного влагалища. Яичники состоят из яйцевых трубочек, которых может быть 1-100 пар. Во влагалище впадают придаточные железы. У многих видов имеется семяприемник, проток которого открывается во влагалище. У половых отверстия самок часто имеется яйцеклад. Яйцеклад может быть крупным саблевидным, как у кузнечиков, сверчков, или коротким, как у саранчи. Хитиновые гениталии самок- важный диагностический признак в систематике многих групп насекомых.

Домашние задания. Внутреннее строение насекомых (С=83).

1. Определите порядок расположения органов пищеварения: А- желудок, Б- средняя кишка. В- зоб. Г- задняя кишка. Д- ротовая полость. Е- глотка. Ж- пищевод.

2. Составьте парные ответы из отделов пищеварения и их функций: А-желудок, Б-зоб, В-пищевод, Г-средняя кишка, Д-пилорические выросты, Е-задняя кишка: 1-смешает пищу слюной, 2-задняя часть образует зоб, 3-имеет перистальтические железы, 4-зубчиками измельчают пищу, 5-расширяют поверхность кишки, 6-в передней части имеются пилорические выросты.

3. Составьте парные ответы из экологических групп насекомых и их функций: А-полифаги, Б-зоофаги, В-энтомофаги, Г-некрофаги, Д-копрофаги, Е-копрофаги, Ж-гематофаги: 1-мертвоеды, 2-хищники, 3-паразиты, 4-потребители органических остатков, 5-кровососущие, 6-навозоядные, 7-потребители навоза.

4. Какие признаки свойственны для органов выделения насекомых: А-длинные и тонкие трубочки, Б-трубочки многократно ветвятся, В-трубочки проникают во все органы и клетки, Г-трубочки изнутри покрыты ресничками, Д-состоит из трахей, Е-состоит из мальпигиевых трубочек, Ж-начинаются из кишечника на брюшке и груди, З-один конец открывается в полость задней кишки, И-основная часть расположена в полости тела, К-у летающих насекомых в передней полости имеются воздушные мешки.

5. Черты строения органов дыхания насекомых (см. задание 4).

6. Расположите пути прохождения по органам дыхания в правильном порядке: А-разветвленные трахейные ветки, Б-толстые и короткие трахеи, В-мелкие трахеи, Г-отверстия - 10 остий, Д-трахеолы в органах, Е-две продольные основные трахеи.

7. Чем характеризуется кровеносная система насекомых? А-строение простое, Б-сердце мешковидное, В-сердце трубчатое, Г-имеется одна артерия, Д-кровь циркулирует по замкнутому кругу, Е-кровь красная, Ж-кровь транспортирует кислород, З-кровь транспортирует питательные вещества, И-сердце двукамерное, К-сердце многокамерное.

8. Особенности кровеносной системы насекомых: А-сердце окружено перикардиальным синусом, Б-синус граничит от полости тела диафрагмой, В-диафрагма под кишечником, Г-от сердца отходят две артерии, Д-сердце на спинном отделе, Е-сердце под кишечником, Ж-по бокам сердца остии, З-открытия на спинной стороне сердца, И-в гемолимфе фагоцитарные клетки отсутствуют, К-в гемолимфе циркулирует только в полости тела.

9. Определите направление тока крови у насекомых, начиная от сокращения мышц сердца: А-поступление крови в переднюю часть полости тела, Б-сокращение крыловидных мышц диафрагмы сердца, В-сокращение спинных мышц, Г-наполнение околосердечного синуса гемолимфой, Д-сокращение мышц стенки сердечных камер, Е-поступление гемолимфы в заднюю часть полости тела, Ж-поступление гемолимфы в сердце, З-поступление крови из сердца в аорту, И-раскрытие остий.

10. Центральная нервная система насекомых: А-головной мозг из двух отделов, Б-головной мозг из переносного, среднего, заднего отделов, В-на спинном мозге общественных насекомых имеется грибовидное тело, Г-

грибовидное тело на среднем мозге. Д- брюшная нервная цепочка из подглоточного ганглия, 3 грудных и 8 брюшных ганглий. Е- обычно брюшные ганглии редуцированы. Ж- нейросекреторные клетки находятся на головных и подглоточных ганглиях. З- нейросекреторные клетки находятся на голове.

11. Составьте парные ответы из отделов нервной системы и их функций: А- передний мозг, Б-средний мозг, В- задний мозг, Г- грибовидные тела, Д- подглоточные ганглии, Е- грудные ганглии, Ж- нейросекреторные клетки: 1- регулируют челюсти, 2- регулируют ноги и крылья, 3- их гормоны регулируют обмен веществ, развитие и линьки, 4- связано с сложными поведениями. 5- иннервируют глаза, 6- относится к интеркалярному сегменту. 7-иннервирует усики

12. Составьте парные ответы из органов чувств и их свойств: А- простые глазки. Б- фасеточные глаза. В- органы вкуса. Г-органы обоняния. Д- органы звука, Е-органы слуха: 1-из тонкой мембраны и чувствительных щетинок. 2- расположены на крыльях, задних ногах или груди. 3- мозаичное зрение. 4-из щетинок на усиках или теле. 5-чувствуют свет. 6- на челюстях и лапках.

13. Составьте парные ответы из терминов и их значений: А- пилорические выросты, Б- ректальные железы. В- грибовидное тело. Г- гемолимфа. Д- протоцеребрум. Е- дейтоцеребрум. Ж- тритоцеребрум. З- гемоциты. И- нейросекреторные клетки: 1-средний мозг. 2-выросты среднего кишечника. 3-вырост переднего мозга. 4-передний мозг. 5- фагоцитарные клетки. 6-задний мозг. 7-кровь. 8-железа заднего кишечника. 9- клетки нервных ганглий.

Размножение и развитие насекомых

Строение яйца. Яйца насекомых разнообразны по форме, что связано с их приспособлением к среде, где они развиваются. Например, у жуков яйца обычно овальные, развиваются чаще в закрытом субстрате, у клопов - бочонковидные, прикреплены к субстрату, у бабочек - башенковидные или бутылковидные, у отряда сетчатокрылых (златоглазки) яйца со стебельком. Часто яйца откладываются группами. Тараканы за один раз откладывают 16 яиц, домашняя муха за один раз 150, за всю жизнь 600 яиц, матка медоносной пчелы за один день откладывает до 1000, в течение жизни около 10000 млн. яиц. Кладки яиц могут быть открытыми или закрытыми. Открытая кладка яйца колорадского жука прикрепляется самкой на нижнюю сторону листьев. К закрытым кладкам яйца относятся кубышки саранчовых, образованные из частиц почвы, сцементированных выделениями придаточных желез самок. Тараканы откладывают яйца в оотеках (яйцевых капсулах), образующихся в половых путях самки. Яйца снаружи покрыты защитной оболочкой хорионом. На оболочке имеется маленькое отверстие - микропиле с «пробкой» для проникновения сперматозоидов. Под хорионом находится тонкая желточная оболочка, под ней слой цитоплазмы. Центральная часть цитоплазмы заполнена желтком. В цитоплазме расположены ядро и полярные тельца.

Способы размножения насекомых. Для насекомых характерно только половое размножение. При этом в размножение участвуют обе пола: самки и самцы. У многих насекомых хорошо выражен половой диморфизм. Например, у самцов жуков-оленьих мандибулы видоизменены в рога, а у самцов жуков-носорогов имеются рог на голове и горб на переднеспинке. Это связано с брачным поведением, т.е. борьбой самцов за самку. Взаимоотношения между полами у разных видов чрезвычайно разнообразны. Самцы хищных двукрылых семейства Dolichopodidae приносят самке «подарок» - пойманную мушку и исполняют танец с зеркальцами на ножках. Самки богомолов отличаются хищным нравом и съедают самца во время спаривания.

Большинство насекомых откладывают яйца, но нередко наблюдается и живорождение. В этом случае яйца развиваются в половых путях самки и рождаются личинки. Так, мясные мухи-саркофаги (Sarcophagidae) откладывают на мясо живых личинок, развитие которых протекает очень быстро. К живородящим видам относятся также муха овечья кровососка, некоторые жуки, обитающие в пещерах.

Среди насекомых часто встречается половое размножение без оплодотворения яиц. У общественных насекомых путем партеногенеза появляются только мужские особи. Матка медоносной пчелы одновременно может откладывать оплодотворенных и неоплодотворенных яиц. Некоторая часть соток, подготовленных рабочими пчелами для откладки яиц, бывает более глубокими и немного узкими. При откладке яиц в такие сотки брюшко самки сужается. По этой причине закрывается отверстие семяприёмника и семенные клетки не поступают в яйцевую трубку самки. В результате чего яйца, отложенные в эти сотки, остаются неоплодотворенными и из них развиваются только самцы - трутни пчел. В других сотках из оплодотворенных яиц, в зависимости от обилия и вида пищи, могут развиваться матки или рабочие пчелы. Подобный партеногенез встречается и у муравьев, пилильщиков, у термитов, некоторых клопов и жуков.

Другой способ полового размножения насекомых гетерогония - размножение с чередованием обоеполого и партеногенетического поколений. Они свойственна насекомым, самки которых не имеют крыльев. Например, у тлей в течение всего лета развиваются самки, отрождающие живых партеногенетических личинок. Из них снова развиваются самки. С наступлением осени из последнего поколения партеногенетических самок развиваются самки и самцы. Зимуют оплодотворенные яйца, а весной из них вновь развиваются партеногенетические самки. Самцы у некоторых тлещиков, орехотворок и тлей не известны, и они могут размножаться только путем партеногенеза. Партеногенез у насекомых способствует поддержанию высокой численности популяций.

Вариантом партеногенеза является педогенез - размножение без оплодотворения на личиночной фазе развития. Некоторые виды комариков - галлиц и мухи миастор размножаются на личиночной фазе. Личинки старших возрастов рожают личинок младших возрастов. Педогенез отмечен для

одного из видов жуков, личинки которого частично откладывают яйца частично рожают личинок. Педогенез в дополнение к обоеполюму размножению увеличивает численность вида.

У некоторых насекомых, например, у наездников, паразитирующих на других насекомых, наблюдается полиэмбриония. Путем полиэмбрионии из каждой яйцеклетки может развиваться до 100 и более эмбрионов. Биологическим значением полиэмбрионии является быстрое увеличение численности особей паразита.

Эмбриональное развитие. Яйца многих насекомых богаты желтком и построены по централецитарному типу. Желток располагается вокруг ядра. После нескольких дроблений ядро мигрирует к периферии цитоплазмы, образует поверхностный слой клеток - бластодерма, а в центре яйца остается желток. На брюшной поверхности бластодермы клетки образуют утолщение - зародышевую полосу. Эта стадия эмбриона соответствует бластуле. В дальнейшем, зародышевая полоска погружается, образуя брюшную борозду. Складки бластодермы над бороздой смыкаются, и образуются зародышевые оболочки: сероза и амнион. Это - проявление конвергенции с высшими позвоночными, у которых также имеются подобные оболочки. Благодаря образованной амниотической полости зародыш оказывается во взвешенном состоянии в яйце, что защищает его от механических повреждений и облегчает обменные процессы зародыша.

Зародышевая полоска в дальнейшем, дифференцируется на два слоя: нижний - полость эктодермы и верхний - энтомезодерму. Последний слой у разных видов насекомых может образовываться по-разному путем инвагинации или иммиграции клеток.

В следующем этапе развития полосы эктодермы загибаясь вверх, смыкается на спине, образуя замкнутую стенку зародыша. Одновременно с образованием стенок тела зародыша, по бокам энтомезодермы зародыша обособляются две группы клеток на переднем и заднем конце тела. Это два зачатка средней кишки. В дальнейшем из этих зачатков развиваются передний и задний отделы средней кишки. Одновременно на переднем и заднем концах тела зародыша образуются глубокие впячивания эктодермы, из которых формируются передний и задний отделы кишки. Потом все три отдела соединяются, образуя сквозную кишечную трубку.

В дальнейшем из мезодермы образуются мускулатура зародыша, соматический листок целомического эпителия, сердце, жировое тело и гонады. Висцеральный листок целомического эпителия у насекомых не образуется, а полость тела становится смешанной - миксоцелью. Целомические зачатки сливаются с первичной полостью тела. Позднее из эктодермы формируются нервная система и трахейная система. Из стенок задней кишки образуются мальпигиевые сосуды.

В процессе развития зародыша сегментация вначале проявляется в передней части, а потом в задней части тела. В головном отделе закладываются акрон с глазными, губными и антеннальными лопастями.

первый сегмент и три челюстных сегмента. Затем формируются три грудных и десять брюшных сегментов и анальная лопасть.

В процессе эмбрионального развития проявляются приспособления насекомых к жизни на суше: защитные оболочки (хорион, сероза, амнион), запасы питательных веществ (много желтка), амниотическая полость, заполненная жидкостью. Перед вылуплением личинка насекомого заглатывает часть из амниотической полости, за счет чего усиливается тургор тела. Личинкой прорывает хорион головой, на которой часто имеются яйцевые борошки или шипы.

Постэмбриональное развитие. В период постэмбрионального развития происходит увеличение размера тела. Этот процесс сопровождается линьками. В течение онтогенеза, или индивидуального развития, насекомые линяют от 1 до 30 раз. Среднее число линек составляет 5-6. Промежуток между линьками называют стадией, а состояние развития - возрастом. Морфологические изменения в процессе развития от личинки до взрослого насекомого называются метаморфозом. У всех насекомых, кроме низших бескрылых форм, после достижения взрослого состояния рост и линька прекращаются.

Различают три основных типа постэмбрионального развития насекомых: 1) развитие без метаморфоза - аметаболия; 2) развитие с неполным превращением, или с постепенным метаморфозом - гемиметаболия; 3) развитие с полным превращением, т.е. с резко выраженным метаморфозом - метаметаболия.

Аметаболия, или прямое развитие, наблюдается у первично-бескрылых насекомых из отряда щетинокхвостых (*Thysanura*), к которым относится часто встречающаяся чешуйница (*Lepisma*). Такой же тип развития наблюдается у скрыточелюстных коллембол (*Collembola*) и двухвосток (*Diplura*). При оплодотворении из яйца выходит личинка, похожая на имаго. Отличия касаются лишь размеров, пропорций тела и степени развития гонад. В отличие от крылатых насекомых, у скрыточелюстных линьки продолжают и в половозрелом состоянии.

Гемиметаболия - развитие неполным превращением, или с постепенным метаморфозом. Характерно для многих крылатых насекомых, например для цикад, кузнечиков, саранчевых, клопов, цикад и др. (рис. 201). При гемиметаболии из яйца выходит личинка, похожая на имаго, но с зачаточными крыльями и недоразвитыми половыми железами (рис. 202). Такие половозрелые личинки с зачатками крыльев называются нимфами. Нимфы несколько раз линяют, и с каждой линькой зачатки крыльев у них увеличиваются. Нимфа старшего возраста линяет, и из нее выходит крылатое имаго. Такое типичное неполное превращение называют гемиметаморфозом.

Среди насекомых с неполным превращением имеются случаи заметного отличия нимфы от имаго наличием особых личиночных приспособлений - личиночных органов. Такое развитие наблюдается у стрекоз, поденок, вислокрылок. Нимфы этих насекомых живут в воде, и их потому называют

наядами (водными нимфами). У них имеются провизорные органы, как трахейные жабры, исчезающие у сухопутных имаго. А у личинок стрекоз еще имеется «маска»- видоизмененная нижняя губа, служащая для схватывания добычи.

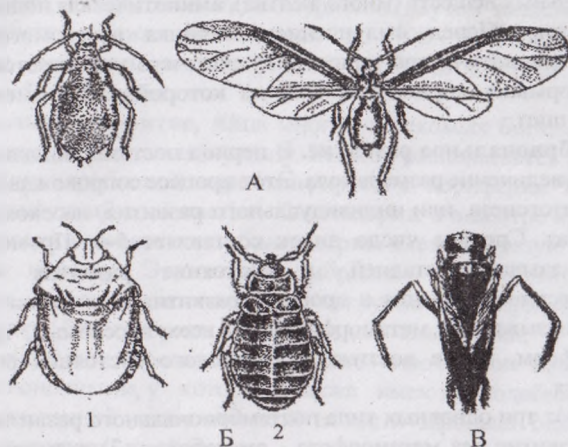


Рис. 201. Насекомые, развивающиеся неполным метаморфозом. А - равнокрылые (бескрылая и крылатая самка тлей), Б - клопы (1-вредная черепашка, 2-постельный клоп), В - водный клоп (гладыш).

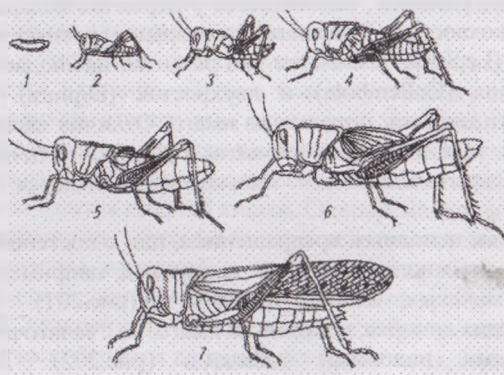


Рис. 202. Развитие с неполным метаморфозом у саранчевых. 1 - яйцо, 2 - 6 - личинки разных возрастов, 7- половозрелое насекомое.

Среди насекомых с неполным превращением наблюдается развитие с повышенным метаморфозом (гиперморфоз) и с пониженным (гипоморфоз). Гиперморфоз наблюдается в развитии трипсов, часто встречающихся в корзинках сложноцветных, особенно ромашек. У нимф трипсов не выражены зачатки крыльев, поэтому переход к имаго сопровождается более выраженным метаморфозом. А пониженный метаморфоз - гипоморфоз наблюдается у вторичнобескрылых насекомых, в связи с приспособлением паразитизму

открытых крылья (жулы, вши, пухоеды, власоеды) или к скрытому образу жизни в почве (бескрылые, прямокрылые). При гипоморфозы взрослую нимфу насекомых трудно отличить от имаго.

Голометаболлия - полное превращение, характерно для жуков, бабочек, муравьев, перепончатокрылых, ручейников и сетчатокрылых. Фазами развития при голометаболлии являются: яйцо - личинка - куколка - имаго (рис 203). Личинки у голометаболических насекомых не похожи на имаго, часто отличаются по образу жизни. Так, например, гусеницы бабочек имеют червеобразную форму и у них конечности имеют не только на грудном, но и на брюшном отделе. Бабочки живут открыто и питаются нектаром, а их гусеницы ведут скрытный образ жизни и питаются жесткой растительной тканью. Личинки многих мух развиваются в почве, гниющем субстрате, а имаго летают и посещают цветы, питаясь нектаром. Личинки насекомых, развивающихся полным превращением, после нескольких линек превращаются в куколку. На фазе куколки происходит разрушение - гистолиз личиночных тканей и формирование - гистогенез органов взрослого насекомого. Из куколки выходит крылатое имаго.

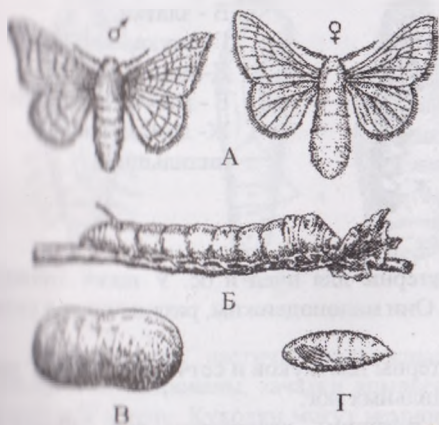


Рис 203. Развитие тутового шелкопряда с полным метаморфозом: А- бабочка, Б- гусеница, В- кокон, Г- куколка, выходящая из кокона.

Отклонением от голометаморфоза является гиперметаморфоз с личинками нескольких типов. Гиперметаморфоз описан у некоторых жуков - жукелиц, стафилинов, нарывников и жука- майки. У жука- майки (*Meloe meloe*) яйца развиваются в почве и из них выходят личинки первого возраста - триунгулины тремя цепкими коготками на лапках. Триунгулины залезают на цветки растений и с помощью коготков прицепляются к телу пчел. В ульях они линяют и превращаются в паразитическую червеобразную личинку второго, а затем третьего возрастов. Они поедают в сотах молодь пчел, пчелы окукливаются, а взрослые жуки покидают улей.

Таким образом, в жизненном цикле насекомых, развивающихся без метаморфоза (аметаболия) наблюдается стадии яйцо и молодая особь (личинка или нимфа) и имаго; при неполном метаморфозе (гемиметаболии) —

стадии яйцо, нимфы и имаго; а при полном метаморфозе (голометаболлизм) стадии яйцо, личинка, куколка, имаго.

Типы личинок насекомых с полным метаморфозом. Личинки насекомых развивающиеся с полным метаморфозом имеют более упрощенное строение, чем имаго. У них отсутствуют сложные глаза, зачатки крыльев, а ротовой аппарат только грызущего типа, усики и ноги короткие. По особенностям развития конечностей различают четыре типа личинок: протоподные, олигоподные, полиподные и аподные (рис.204).

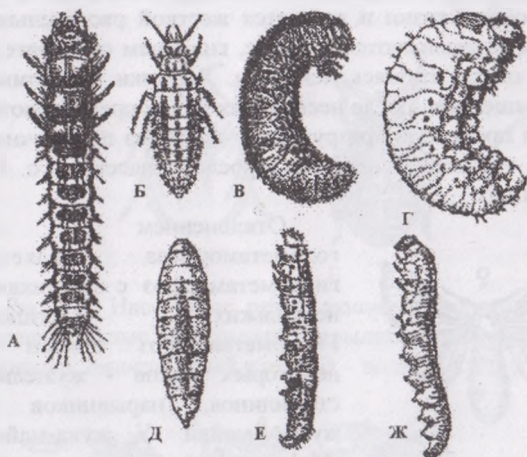


Рис.204. Личинки насекомых, развивающиеся с полным метаморфозом.
А – жука зерновой жуже-лицы,
Б- златоглазки,
В - златки,
Г – жука слоника
Д- мухи,
Е - капустной сошки,
Ж- ложноножки пилильщика.

1. Протоподные личинки характерны для пчел и ос. У таких личинок имеются лишь зачатки грудных ног. Они малоподвижны, развиваются в сотах под заботой рабочих особей.

2. Олигоподные личинки характерны для жуков и сетчатокрылых. У них нормально развиты все три пары ходильных ног.

3. Полиподные личинки, или гусеницы, характерны для бабочек и пилильщиков. Личинки обладают, кроме трех пар грудных ног, еще несколькими парами ложных ножек на брюшке. Брюшные ножки представляют выступы брюшной стенки тела и несут крючочки и шипики на подошве.

4. Аподные (безногие) личинки характерны для двукрылых, а также для некоторых жуков (личинки усачей, златок) и бабочек.

По способам движения личинки насекомых с полным превращением подразделяются на несколько типов:

1. Камлодеовидные личинки с длинным, гибким телом, бегательными ногами и чувствительными церками. Она характерна для хищных жуков жужелиц, стафилин, передвигающихся по скважинам в почве.

3. Эруковидные личинки с мясистым, слабоизогнутым телом с конечностями или без них. Типичной эруковидной личинкой являются личинки майского жука, навозников, бронзовок.

4. Проволочниковые личинки, жестким и круглым в поперечнике телом, безногими червями. Такие личинки активно прокладывают ходы в почве и они характерны для жуков-щелкунов и чернотелок.

4. Червеобразные безногие личинки. Передвигаются в почве и тканях растений. К ним относятся личинки двукрылых, некоторых жуков, бабочек, развивающихся в тканях растений.

Типы куколок. Куколки насекомых по особенностям строения подразделяют на три группы (рис.205).

1. Свободные, подвижные открытые куколки с тонкими и мягкими покровами. Конечности расположены открыто, хорошо заметны с внешней стороны. Характерны ручейникам, водным сетчатокрылым, комарам и некоторым жукам. Куколки хорошо подвижные. Куколки комаров свободно плавают в воде частым сокращением брюшка.



Рис. 205. Куколки насекомых.

А – Открытая (свободная) куколка жука. Б – закрытая куколка бабочки. В – скрытая (бочонковидная) куколка мухи: 1-антенна, 2-нога, 3-зачатки крыльев, 4- стигмы.

2. Свободные, частично подвижные закрытые куколки. Покровы тела жестко склеротизированы, зачатки крыльев и ног покрыты хитином и плотно прилегают к телу. Куколки могут немного пошевелиться телом. Характерны для бабочек. Куколки многих бабочек развиваются в коконах.

3. Подвижные бочонковидные куколки, не имеющие определенной формы куколки (куколки мух).

4. Скрытые куколки, покрытые затвердевшей, не сброшенной оболочкой шкуркой, образующей ложный кокон - пупарий. Внутри пупария находится открытая куколка. Поэтому можно сказать, что скрытая куколка представляет собой лишь еще один вариант свободной куколки. Образование пупария характерно для большинства мух.

Перед тем как личинка последнего возраста перед окукливанием плетет кокон. Так, например, гусеница бабочек-шелкопрядов выделяет из специальных желез шелк, из которого она свивает плотный кокон. Внутри такого кокона находится покрытая куколка. У некоторых муравьев,

сетчатокрылых внутри кокона находится открытая, или свободная, куколка. У личинок сетчатокрылых, например у золотоглазки, нити для кокона продуцируются мальпигиевыми сосудами и выделяются из анального отверстия.

В процессе метаморфоза происходят два взаимосвязанных процесса: гистолиз и гистогенез. Гистолиз - распад тканей личиночных органов, а гистогенез - образование органов взрослого насекомого. У насекомых с неполным превращением эти процессы протекают постепенно на фазе нимфы, а у насекомых с полным превращением - на фазе куколки.

Гистолиз происходит за счет деятельности фагоцитов и ферментов. При этом разрушаются жировое тело, личиночные мышцы и некоторые другие органы, которые превращаются в питательный субстрат, расходующийся развивающимися тканями.

Гистогенез, или формирование органов взрослого насекомого, происходит главным образом за счет развития имагинальных дисков - зачатков или недифференцированных клеток. Имагинальные диски закладываются еще на личиночной фазе и даже в эмбриогенезе и представляют собой внутренние зачатки (рис.206).

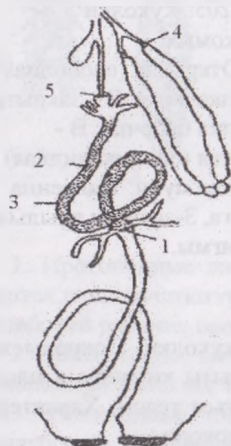


Рис.206. Имагинальные диски кишечника мухи. 1- кольцевой диск задней кишки, 2, 3- имагинальный диск мышц и эпителия средней кишки, 4- имагинальный диск слюнных желез, 5-имагинальный диск передней кишки.

Метаморфоз контролируется железами внутренней секреции (рис.207). Нейросекреторные клетки мозга выделяют гормоны, активизирующие деятельность кардиальных тел, гормоны которых через гемолимфу стимулируют проторакальные (переднегрудные) железы, выделяющие личинный гормон - экдизон. Экдизон способствует процессу линьки: частичному растворению и отслаиванию

старой кутикулы, а также формированию новой.

В процессе метаморфоза существенное значение имеет также деятельность прилежащих тел, продуцирующих ювенильный гормон. При высокой концентрации гормона линька личинки приводит к образованию личинки следующего возраста. По мере роста личинок деятельность прилежащих тел ослабевает и падает концентрация ювенильного гормона, а переднегрудные железы постепенно дегенерируют. Это приводит к тому, что личинки линяют в фазу куколки, а затем имаго.

Неудачная пересадка прилежащих тел, например, в нимфу последнего возраста, способствует тому, что она линяет не во взрослую фазу, а в более крупную личинку дополнительного возраста. На фазе линьки ювенильный гормон контролирует развитие гонад, а гормон эклизион не вырабатывается в связи с редукцией переднегрудных желез.

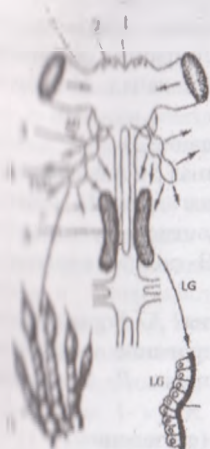


Рис.207. Схема гормональной регуляции метоморфоза насекомых (из Догеля). 1- головной мозг, 2-нейросекреторные клетки, 3-кардиальное тело, 4-прилежащие тельца, 5-проторакальные железы, 6- половая железа, 7-линька кутикулы, AG- активация гормона, YUG – ювенильный гормон, LG –личиночный гормон.

Забота о потомстве. Разнообразные и довольно сложные инстинкты, свойственные насекомым связаны с их питанием, и особенно их заботой о потомстве. В простом случае забота о потомстве состоит из откладки яиц самкой на продукты питания, служащих пищей для их

питания. Так, именно заботятся о потомстве мухи, бабочки, жуки и многие другие насекомые. Перепончатокрылые насекомые, имеющие сложные инстинкты, запасают пищу и строят гнезда для развития своего потомства. Пчелы-кормилицы в свои гнезда приносят парализованных насекомых и запасают их для своего потомства. Личинки, вышедшие из яйца питаются этой пищей. Пчелы-кормилицы для откладки яиц в почву или внутри высохшего дерева строят гнезда. Каждую ячейку они наполняют нектаром и пыльцой, закрывают туда по одному яйца и после этого выход ячейки запечатывают восковым веществом.

Сложно сложные инстинкты заботы о потомстве развиты у общественных насекомых. В семье медоносных пчел существует разделение труда между особями. Рабочие пчелы кормят матку и самцов, строят гнезда для личинок и чистят улья, защищают личинок и запасают для них нектар и пыльцу. Самки и самцы участвуют в размножении. У термитов рабочие особи запасают пищу и кормят личинок, самцов, самок и солдат, но и следят за температурой и влажностью в термитнике. При снижении влажности они переносят личинок в другие камеры.

Дополнительные задания. Размножение и развитие насекомых ($\Sigma=85$).

1. Чем выражается головной диморфизм самца насекомых? А- крылья короткие, Б- крылья длиннее, В- невзрачные, Г- более яркой окраски, Д- издают звук, Е- не издают звук, Ж- иногда

имеют рога, З- без крылья, И- усики короче, К-усики длиннее.

2. Составьте парные ответы из насекомых и признаков полового диморфизма: А- саранча, Б- жуки олени, В- дневные бабочки, Г- жуки светлячки, Д- сверчки и кузнечики: 1- самки не имеют крылья, 2- размеры самца меньше самок, 3- самцы ярко окрашены, 4- самцы имеют звуковой аппарат, 5- самцы вооружены рогами.

3. Половые органы самок насекомых: А- парные яйцеводы, Б- семяприемник, В- яйцеклад, Г- совокупительный орган, Д- парные семенники, Е- парные яичники, Ж- влагалище З- семяизвергающий канал, И- парные семяпроводы, К- придаточные железы.

4. Половые органы самцов насекомых (смотрите задание 3).

5. Определите расположение половых органов, начиная с конечней части А-матка, Б- яичник, В- семяприемник, Г- яйцеклад, Д- влагалище, Е- яйцевод.

6. Из каких периодов состоит индивидуальное развитие насекомых? А- формирование яйцеклетки, Б- эмбриональное развитие, В- оплодотворение, Г- постэмбриональное развитие.

7. Что происходит в стадии эмбрионального развития? А- формирование защитных оболочек (хорион, сероза, амнион). Б- формирование личиночных органов. В- 5-6 линьки. Г- запасание питательных веществ. Д- заполнение амниотической полости жидкостью. Е-метаморфоз.

8. Что происходит в постэмбриональном развитии? (см. задание 7).

9. Типы постэмбрионального развития: А- прямое развитие, Б- личиночное развитие, В- развитие имаго, Г- развитие с неполным превращением, Д- развитие с полным превращением, Е- полное развитие

10. В чем проявляется прямое развитие насекомых А- наблюдается у первично-бескрылых насекомых, Б- личинка полностью сходна с имаго, В- личинка частично похожа на имаго, Г- личинка различается от имаго пропорций тела, Д- развитие личинки происходит постепенным метаморфозом, Е- линька продолжается и у имаго, Ж- личинка имеет зачаточные крылья и недоразвитие гонады, З- личинка называется нимфой

11. Признаки развития с неполным превращением: (см. задание 10).

12. У каких насекомых развитие прямое? А- щетинкохвостые, Б- прямокрылые, В – ногохвостки, Г- клопы, Д- тли, Е- кузнечики, Ж- тараканы, З- двухвостки.

13. Насекомые, развивающие неполным метаморфозом? (см. задание 11)

14. В чем проявляется развитие полным превращением? А- включает фазы яйцо, личинки и имаго. Б- включает фазы яйца, личинки, куколки, имаго В- у личинок тело червеобразное. Г- личинка частично похожа на имаго. Д- у личинки крылья зачаточные. Е- личинка отличается от имаго образом жизни

15. Для каких насекомых характерно развитие с полным превращением? А- вшам, Б- блохам, В- мухам, Г- цикадам, Д- богомолам, Е- пчелам.

16. Что происходит на фазе куколки? А- разрушение личиночных органов, Б- дифференциация тканей, В- формирование органов имаго, Г- линька несколько раз, Д- дифференциация клеток, Е- формирование нимфы

17. Составьте парные ответы из терминов и их значений: А- анаморфоз, Б- симметаморфоз, В- голометаморфоз, Г- метаморфоз, Д- нимфа, Е- имаго: 1- развитие превращением, 2- развитие неполным превращением, 3- взрослая стадия, 4- прямое развитие, 5- неполовозрелая стадия, 6- развитие полным превращением.

18. Составьте парные ответы из типов личинок и соответствующим им видам насекомых: А- подвижные личинки без головы и ног. Б- червеобразные личинки с головой и ногами. В - личинки грудными и брюшными конечностями. Г- личинки с головой, но без ног и незаметной сегментацией тела. 1- бабочки, пчелы, пилильщики; 2- жуки; 3- мухи, оводы, слепни; 4- муравьи, пчелы, паразитические перепончатокрылые, короеды и жуки-щелкунчики.

19. Составьте парные ответы из типов коконов и их признаков: А- свободная, открытая и подвижная, Б- свободная, частично подвижная, В- неподвижная, бочковидная. 1- покрытая последней личиночной шкуркой, 2- крылья и ноги выступающие, ясно заметные, 3- крылья и ноги плотно прилегают к телу, покрыты хитином.

20. Составьте парные ответы из типов коконов и насекомых: А- открытая, частично подвижная, Б- свободная, частично подвижная, В- неподвижная, бочковидная. 1- мухи, 2- бабочки, 3- ручейники, комары.

21. Составьте парные ответы из терминов и их значений: А- гетерогония, Б- партеногенез, В- педогенез, Г- полиморфизм, Д- генерация, Е- половой диморфизм. 1- различия между мужскими и женскими особями, 2- различия между особями общественных насекомых, 3- половое размножение без оплодотворения, 4- размножение личинки, 5- развитие от яйца до имаго, 6- развитие партеногенеза и размножения оплодотворением.

22. Какие насекомые могут размножаться путем партеногенеза? А- муравьи, Б- бабочки, В- пчелы, Г- тли.

Основные свойства жизни насекомых

Жизненные циклы насекомых. Жизненный цикл - это повторяющаяся смена непрерывного процесса развития вида. Жизненный цикл насекомых состоит из двух сопряженных, но отличающихся между собой партогенетических онтогенезов самцов и самок, размножающихся половым путем и воспроизводящих себе подобных. У партеногенетических насекомых цикл характеризуется лишь одним типом онтогенеза самок.

Жизненные циклы насекомых разнообразны по типам размножения, по числу поколений и их чередованию. Обычно выделяется следующие типы циклов.

1. Жизненные циклы без чередования поколений с обоеполым половым размножением. Наиболее распространенный тип жизненного цикла, характерный для видов, состоящих только из самцов и самок, размножающихся половым путем (большинство жуки, бабочки, клопы).

2. Жизненные циклы без чередования поколений с партеногенетическим размножением. Такие виды состоят только из партеногенетических самок, откладывающих яйца без оплодотворения. Часто встречаются среди тлей, листоблошек и других равнокрылых. В высокогорных условиях распространены партеногенетические виды жуков, клопов, кузнечиков, кокцид.

3. Жизненный цикл без чередования поколений с половым размножением гермафродитных видов. Один вид американской мухи, состоит только из гермафродитных особей. На ранних этапах развития имаго функционируют как самцы, а на поздних - как самки. Все особи откладывают яйца, что повышает численность вида.

4. Жизненные циклы без чередования поколения с половым размножением и факультативным партеногенезом. Характерны для полиморфных видов, например, для общественных насекомых. Вид состоит из половых особей самцов и самок и фертильных рабочих особей, не участвующих в размножении (пчелы, муравьи, термиты, некоторые наездники, трипсы, кокциды). При этом самки откладывают оплодотворенные и партеногенетические яйца, из которых, у пчелиных развиваются гаплоидные самцы - трутни, а из оплодотворенных яиц - самки и рабочие особи женского пола.

При факультативном партеногенезе из неоплодотворенных яиц развиваются самки. Но в этом случае происходит восстановление диплоидного набора хромосом путем слияния гаплоидных ядер (некоторые палочники, саранчовые, пилильщики, кокциды).

5. Жизненные циклы с чередованием полового и партеногенетического поколений (гетерогония). У многих тлей и филлоксеры, кроме полового поколения крылатых самцов и самок, имеется несколько сменяющихся поколений партеногенетических самок, крылатых или бескрылых.

6. Жизненные циклы с чередованием полового поколения и поколений педогенезом. У некоторых комариков-галлиц после несколько обоеполого полового размножения происходит партеногенетическое размножение личинок (педогенез). После нескольких поколений живорождения последнее поколение личинок окукливается и дает крылатых самок и самцов.

7. Жизненные циклы с чередованием обоеполого полового поколения с бесполом поколением. После полового размножения самки откладывают оплодотворенные яйца, которые претерпевают полиэмбрионизм (размножению на стадии зародыша). Яйцо претерпевает дробление, зародыш на фазе морулы начинает размножаться путем почкования. Из одного яйца может образоваться несколько десятков зародышей. Такие циклы характерны для некоторых паразитических наездников, и орехотворок.

Сезонные циклы насекомых. Сезонные циклы - календарные сроки встречаемости различных фаз развития. У многих насекомых жизненные циклы от яйца до яйца завершаются в течение одного года и отдельные стадии развития соответствует к определенному сезону года. У других, как например, жизненный цикл майского жука протекает в течение 4-5 лет. Для сезонных

У этого вида характерно, что весной перезимовавшие личинки окукливаются и превращаются в молодые жуки, которые начинают размножаться. Летом, осенью и зимой встречаются их личинки разных возрастов. У третьей группы насекомых в течение одного года развиваются несколько поколений. Поколения, развивающихся в течение года называется сезонностью. Насекомые, дающие одно поколение в течение года, называются моноколытинными, а насекомые, дающие несколько поколений в году, поликолытинными.

Часто сезонность сопровождается с характерной для насекомых периодом диапаузой. Диапауза, или стадия покоя — это глубокий физиологический процесс, связанный с замедлением роста и развития. Она возникает в результате адаптации животных к неблагоприятным условиям среды. Диапауза может возникать на любой стадии, т.е. в стадии яйца, личинки, куколки или даже имаго. В период диапаузы резко повышается устойчивость организма к неблагоприятным условиям среды.

Переход насекомых от активного состояния к диапаузе контролируется нейротуморальной системой. Гормоны желез внутренней секреции, синтезируемой нейросекреторными клетками, могут приостановить или остановить развитие насекомых в зависимости от продолжительности светового дня. Сокращение светового дня является сигналом приближения неблагоприятных условий. С наступлением благоприятных условий развитие насекомых вновь будет продолжаться. Диапауза имеет большое значение для выживания вида.

Покровительственная окраска и мимикрия у насекомых. Окраска насекомых часто соответствует с фоном среды их обитания, а форма их тела напоминают окружающие их предметы. Это дает им возможность избегать встречи с хищниками — насекомоядными животными или незаметно подкрадываться к жертвам, скрывающим им пищу. Гусеница пяденицы при возникновении угрозы опасности ногами прикрепляется к ветке и поднимая передних ног, неподвижно сидит. В таком неподвижном состоянии, напоминающее сучка растений, она может находиться более часа (рис. 208, А). Форма тела жука, распространённого в Южной Америке, очень похожа на экскримент недавно упавшего листа (рис. 208, Б).



Рис. 208. Подражание насекомых.

А- Гусеницы пяденицы похожие на маленькие сучки. Б — цейлонская листовидка.

Покровительственная окраска является полезным приспособлением, возникшим в природе в результате длительного естественного отбора. Такое приспособление дает возможность защититься от врагов насекомых, не имеющим средств защиты.

Предупреждающая окраска насекомых так же считается одной из особых форм защитной окраски насекомых. В этом случае насекомые, имеющие средств защиты, например, ядовитое жало (пчелиные), ядовитый или вонючий запах (гусеницы бабочек) или ядовитую гемолимфу (жуки нарывники) имеют хорошо заметную яркую окраску.

Предупреждающая окраска означает «не трогай меня». Наряду с этим в природе среди насекомых часто встречаются мимикрия - подражание насекомых, не имеющих никаких средств защиты, к насекомым, имеющим таких средств защиты. Особенно широко распространено подражание бабочек и мух к пчелам, имеющим ядовитое жало. Например, бабочки - журчалки по внешнему виду и окраске подходят к пчелам и осам (рис.209).

Общественные насекомые. Некоторые насекомые живут в особых семейных группах (обществах), состоящих из сотни и десятки тысяч особей. Обычно такое общество состоит



Рис. 209. Мимикрия у насекомых.

А - шершень,
Б - подражающая
стеклянная бабочка

из нескольких групп особей, отличающихся друг от друга внешним видом и выполняемым функциям. Такое общество насекомых является функционально единой системой, и возможность существования отдельной особи в семье весьма ограничена. По этой причине такое сообщество иногда называют «сверхорганизмом». В процессе эволюции совместное существование насекомых привело к разделению труда. В результате чего одна группа особей специализировалась к строению гнезда, другая - к сбору пищи, а третья - к размножению. Кооперация труда привело к возникновению полиморфизма общественных насекомых, состоящих из особей, отличающихся друг от друга по строению тела. В семьях многих насекомых вместе с нормально развитыми самками и самцами, еще в большом количестве имеются рабочие особи, являющиеся недоразвитыми самками. В семье рабочие выполняют все работы по расширению гнезда, сбору пищи, уходу и кормлению личинок. В некоторых случаях дальнейшее усложнение специализации ведет к появлению солдат - защитников с сильно развитым челюстным аппаратом. В семьях насекомых особи из различных каст отличаются друг от друга строением тела

...информации. Рабочие обычно являются неполовозрелыми бесполоми

У общественных насекомых в процессе эволюции развивалась довольно высокая способность к обмену информации между особями. Например, рабочие особи медоносных пчел с помощью различных движений могут сообщать членам своей касты направление и расстояние до места сбора нектара. Обмен информацией посредством движений свойствен и для других общественных насекомых.

У общественных насекомых забота о потомстве так же бывает довольно сложной и разнообразной. Насекомые не только обеспечивают личинок пищей, но кормят и защищают их. Это особенно хорошо выражено у муравьев. Рабочие муравьи при возникновении неблагоприятных условий постоянно перемещают личинок из одной камеры норы в другую. Подобные действия рабочих муравьев связано с врожденным инстинктом. Действием рабочих муравьев упрощают пахучие вещества, выделяемые личинками. При неблагоприятных условиях эти вещества выделяются в достаточном количестве. Сигнальное выделение пахучих веществ личинками является сигналом для перемещения личинок в другое место.

У насекомых, вместе сбором нектара и пыльца из цветка растений, а также охотой на других животных, большое значение имеют «хозяйские» отношения. Именно с этой целью термиты в своих норах культивируют грибов. Они питаются мицелием гриба. При основании новой колонии самка термита переносит мицелий гриба в новую нору. Такие взаимоотношения среди общественных насекомых, связанных с питанием, строительством жилища и заботой о потомстве, межвидовые взаимоотношения между муравьями и тлями - сосущими вредителями растений, являются результатом длительной эволюции.

КЛАССИФИКАЦИЯ ОТКРЫТОЧЕЛЮСТНЫХ НАСЕКОМЫХ

Классификация крупных таксонов открыточелюстных: подклассы, инфраклассы, отряды основана на строение крыльев, ротового аппарата, типа эмбрионального развития. Дополнительно используются и другие морфологические признаки. Для таксономической характеристики более мелких таксонов: родов и видов насекомых используется морфологические признаки, таких как, жилкование крыльев, вариации в строении ротового аппарата, конечностей, гениталий. В последнее время широко используются морфологические признаки: состав и строение щетинок (хетом), структура кутикулы и др., а также молекулярно-генетические признаки.

Согласно современной классификации насекомые подразделяется на два подкласса Перлячнобескрылые (Apterygota) и Крылатые (Pterygota).

Подкласс Первичнобескрылые насекомые (Apterygota)

Первичнобескрылые насекомые характеризуются примитивными чертами организации. Они не имеют крылья. Их бескрылость первичная, так как их предки тоже были бескрылыми. Ротовой аппарат грызущий, слабо специализированный. Ротовые части открытые, не втянутые в головную капсулу. Развитие прямое, без метаморфоза. Личинки отличаются от имаго только размером, пропорциями тела. Линьки продолжаются и во взрослом состоянии. К подклассу относится отряд щетинохвостки или чешуйницы.

Отряд Щетинохвостки или чешуйницы (Thysanura). Небольшие бескрылые насекомые с продолговатым телом, величиной 8-20 мм. Тонкие и нежные покровы иногда покрыты серебристыми чешуйками. Отсюда еще другое название отряда - чешуйницы. Брюшко состоит из 10 сегментов, с тремя членистыми хвостовыми нитями. На брюшных сегментах снизу имеется несколько пар грифельков, являющимися рудиментами брюшных конечностей. Глазки простые, реже сложные.

Щетинохвостки ведут скрытый образ жизни в пнях или в лесной подстилке. Развиваются без метаморфоза. В жилых помещениях встречается сахарная чешуйница (*Lepisma saccharina*), которая может повреждать бумагу, запасы продуктов.

Подкласс Крылатые насекомые (Pterygota)

Насекомые с крыльями. Нелетающие виды имеют рудименты крыльев, свидетельствующие о вторичности бескрылости. Ротовые аппараты разнообразны. Развитие с неполным или полным метаморфозом. Среди крылатых насекомых выделяют два инфракласса: инфракласс Древнекрылые и Новокрылые.

Инфракласс Древнекрылые (Palaeoptera)

Древнекрылые включает более древних представителей крылатых насекомых. К ним относятся отряды Поденки, Веснянки и Стрекозы. Крылья древнекрылых в покое не складываются на спине и имеют сетчатое жилкование. В полете движение крыльев происходит в одной плоскости. Ротовой аппарат грызущий. Развитие с не полным метаморфозом. Их личинки развиваются в воде, они называется наядами, которые имеют провизорные органы (трахейные жабры и некоторые другие особенности). У поденок сохранился древний признак - линька в имагинальном состоянии. Личинки последнего возраста линяют на субимаго, а субэмаго - на имаго, которые приступают к размножению.

Отряд Поденки (Ephemeroptera). Название этих насекомых связано с тем, что крылатые имаго живут всего несколько часов и после размножения

отмирают. Поденки изящные насекомые длиной 10-15мм с сетчатыми крыльями и тремя длинными хвостовыми нитями. Ротовые органы имаго редуцированы, а крылья не одинаковой длины. Имаго не питается, живет всего несколько часов, редко - несколько дней, отложив яйца в воду погибают.

Личинки поденок живут в воде 1-3 года. Их ротовые органы грызущие, питаются остатками растений. По бокам тела брюшных сегментов личинок находятся трахейные жабры. Личинка линяет до 25 раз, превращается в субимаго и вылетает из воды. Еще через несколько минут субимаго линяет еще раз и превращается в настоящее имаго, которое отложив яйца в воду, погибнет. Поденок обычно массовый и происходит в сумерках по берегам рек и озер. Личинки и имаго поденок являются кормом для животных. В отряде около 1100 видов. Часто встречается обыкновенная поденка (*Ephemera vulgate*, рис. 210).



Рис. 210. Поденка *Ephemera vulgate*.
А- личинка,
Б- субимаго и его превращение в имаго.

Отряд Веснянки (Plecoptera). Насекомые с продолговатым телом и длинными членистыми усиками. У имаго ротовые органы слабо развиты. Имаго имеет широкую фасеточную глазницу и три простых глазка, перепончатые крылья. На брюшке имаго имеются длинные нитевидные яйцеклады - церки. Имаго

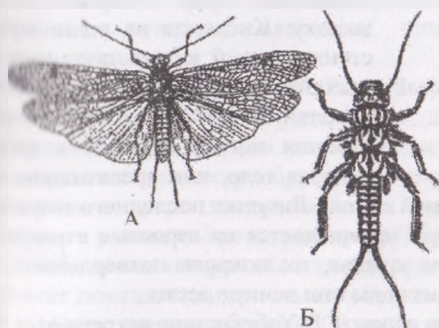


Рис. 211. Веснянки. А - половозрелое насекомое, Б - личинка.

не питается, живет несколько дней, отложив яйца погибает. Личинки Веснянок живут в воде 1-3 года, зимуют под камнями, питаются водорослями и мелкими животными. Они дышат трахейными жабрами, линяют 20-30 раз и превращаются в имаго.

Отряд веснянок содержит около 3800 видов. Их личинки являются пищей мальков рыб. В малых быстротекущих горных реках Узбекистана часто встречаются виды веснянок из рода *Perla* (рис.211).

Отряд Стрекозы (Odonata). Стрекозы - крупные, активно летающие насекомые с одинаково длинными и прозрачными крыльями, которые пронизаны густой сетью жилок. Голова стрекоз подвижная, на ней расположены очень крупные глаза. Брюшной отдел стрекоз длинный и узкий. Усики короткие. Ротовой аппарат грызущий. Стрекозы и их личинки активные хищники. Взрослые стрекозы при помощи лапок охотятся на лету за комарами и другими насекомыми.

Стрекоз развиваются в воде. Самки откладывают яйца в воду или на водные растения. Из яиц выходят хищные личинки - наяды, мало похожие на имаго (рис.212). У них имеется особый орган захвата пищи - маска, которая является видоизмененной нижней губой. В неактивном состоянии маска прикрывает всю нижнюю часть головы личинки, а во время охоты она выбрасывается вперед. На конце маски имеются смыкающиеся крючки, которыми захватывается добыча. При помощи коленчатого сустава основания маски пища подносится к челюстям. Личинки стрекоз питаются личинками комаров, поденок и другими мелкими животными. Они могут нападать даже на головастиков и на мальков рыб. Личинки стрекоз дышат кислородом,

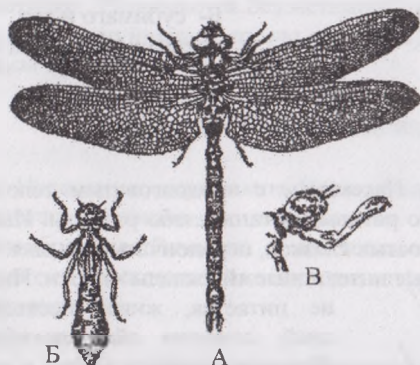


Рис. 212. Стрекоза коромысло.
А-имаго, Б- личинка,
В- голова личинки с маской.

растворенным в воде при помощи трахейных жабр. У одних видов трахейные жабры наружные в форме трех листовидных придатков на заднем конце брюшка, а у других имеются внутренние трахейные жабры. Функции жабр выполняет задний отдел кишки, оплетенный трахеями. Личинки набирают воду в заднюю кишку, что соответствует вдоху, а затем выталкивают ее через анальное отверстие, что соответствует выдоху. Кислород из воды через стенки задней кишки поступает в трахейную систему. Личинки передвигаются на субстрате при помощи ног, а плавают в воде, изгибая тело, или «реактивно», за

счет выталкивания струи воды из задней кишки. Личинки последнего возраста вылезают из воды, линяют еще раз, и превращается на взрослых стрекоз. Молодые имаго расправляют мягкие крылья, их покровы затвердевают, и через несколько часов после выхода из воды они начнут летать.

Всего известно около 6650 видов стрекоз. В Узбекистане встречаются не менее 50 видов. У нас в горной и предгорной зонах встречаются самый крупный в нашей фауне вид кольчатый кордулегастер (*Cordulegaster annulatus*).

а в отнискх коромысло (Aeschna), стрелки (Coenagrion), лютки (Lestes), стрелкы крисотки (Calopteryx) и другие виды.

Стрекозы подразделяются на подотряды равнокрылых и разнокрылых стрекоз. К равнокрылым стрекозам относятся стройные стрекозы с узким брюшком, при посадке складывают крылья вверх. У разнокрылых стрекоз брюшко толстое и при посадке их крылья не складываются.

Инфракласс НОВОКРЫЛЫЕ НАСЕКОМЫЕ (NEOPTERA)

Новокрылые насекомые - более высокоорганизованные насекомые. Их крылья в покое складываются на спине. Эта особенность позволила крылатым насекомым укрываться в трещинах, скважинах субстрата, что расширило их экологические возможности. При полете крылья описывают вершинную траекторию с изменением плоскостей. Ротовые аппараты разнообразны. Развитие с полным и неполным превращением. Новокрылые (Neoptera) подразделяются на две серии отрядов: с неполным превращением (Hemimetabola) и полным превращением (Holometabola).

Насекомые с неполным превращением (Hemimetabola)

Насекомые с неполным превращением из инфракласса Новокрылых включает наиболее примитивных представителей нескольких отрядов. Характерными фазами их развития являются: яйцо - нимфа - имаго. Ротовые аппараты грызущего или колюще-сосущего типа. Среди них выделяют надотряд Ортоптероиды (Orthopteroidea) с грызущим ротовым аппаратом, свободным пальчатым яйцекладом и полным жилкованием. К группе относятся отряды таракановых, богомоловых, термитов, прямокрылых, палочников, кузнечков. Вторую группу составляет надотряд гемиптероидные насекомые (Hemipteroidea) с грызущим - сосущим и колюще-сосущим ротовым аппаратом и со вторично упрощенными крыльями. К ним относятся такие отряды клопы, пухоеды, власоеды, вши, трипсы, полужесткокрылые и равнокрылые.

Отряд Таракановые (Blattodea). Тело тараканов уплощено, голова надолгнута под переднегрудь, усики длинные, ротовой аппарат грызущий. Передняя пара крыльев у них кожистая, а задние крылья перепончатые, складывающиеся веерообразно под передними. Крылья самок короче чем у самцов или нередко недоразвиты. На заднем конце тела у обоих полов имеются нити, а у самцов еще и грифельки. Тараканы откладывают яйца в оотеках, т. е. в оболочке, которая выделяется придаточными железами самок. В каждой оотке помещается несколько десятков яиц.

Всего известно более 4600 видов тараканов. В основном они обитатели тропиков, но синантропные виды встречаются повсюду в жилищах человека. В естественных условиях тараканы являются сапрофитами и живут в лесной подстилке, разрушающейся древесине, почве. В жилищах человека обычно

встречаются черный таракан (*Blatta orientalis*) и рыжий таракан, или прусак (*Blattella germanica*, рис.213). Они питаются крошками хлеба и овощами. Первый вид более крупный (18-13 мм), черной окраски. Развитие черного таракана длится около четырех лет. Завезен в Европу из тропиков около 300 лет назад. Рыжий таракан мельче (10-13 мм). Крылья развиты у самцов и самок. Развитие длится около 5-6 месяцев. Синантропные виды представляют опасность для человека тем, что загрязняют продукты, разносят болезнетворные бактерии и яйца гельминтов.

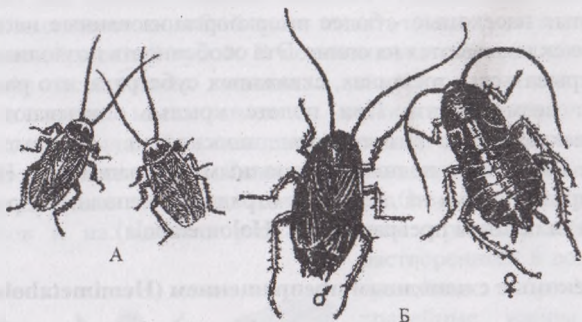


Рис. 213. Тараканы. А- рыжий таракан *Blattella germanica*, Б- черный таракан *Blatta orientalis*.

Отряд Прямокрылые (Orthoptera). Прямокрылые насекомые - один из самых разнообразных и многочисленных отрядов насекомых. Ротовой аппарат грызущего типа. Усики нитевидные. Передние крылья кожистые, длинные и узкие с прямым жилкованием, образуют надкрылья. Вторая пара крыльев - перепончатые и широкие, складываются веером и в покое прикрыты надкрыльями. Часто задние ноги прыгательные. На конце тела имеются церки. Самки имеют яйцеклад. У многих имеются органы звука и слуха. Развитие с неполным превращением. К отряду прямокрылых относятся более 24 тыс. видов прямокрылых из несколько семейств. Наиболее часто встречаются представители семейств Кузнечиковые, Сверчковые, Медведки, Саранчовые.

Кузнечики (Tettigonidae) характеризуются очень длинными усиками, часто превышающими по длине собственное тело с четырех членистыми лапками, самки с хорошо выраженным яйцекладом. У самцов имеются органы стрекотания на надкрыльях. Органы слуха расположены на передних голених. Кузнечики питаются растительной пищей и хищничают. Яйца откладывают на стебли растений. Кузнечики часто среди зеленой растительности и обычно имеют зеленую окраску. Кузнечики издают красивые музыкальные трели. Часто встречается зеленый кузнечик (*Tettigonia viridis*).

Сверчки (Gryllidae) отличаются от кузнечиков трехчлениковыми лапками, более темной окраской. Они питаются растениями. Яйца откладывают на стебли или почву. У нас посевам вредит степной сверчок (*Gryllus desertus*). В

встречается домовый сверчок (*Acheta domestica*), питающийся пищевыми остатками.

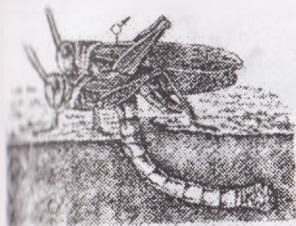
Медведки (*Gryllotalpidae*) - роющие прямокрылые с копательными передними ногами и вальковатым телом. Они роют в почве ходы и поедают корни, корнеплоды растений. Вред наносят овощным культурам, часто встречается обыкновенная медведка (*Gryllotalpa gryllotalpa*, рис.214).



Рис. 214. Медведка
Gryllotalpa gryllotalpa
(из Гилярова).

Саранчевые (*Acrididae*) - наиболее богатое видами и широко распространенное семейство прямокрылых насекомых. Известно около 10 тысяч видов, в том числе несколько сотен видов в нашей стране. Среди саранчевых имеется много вредителей растений.

Отличаются от других семейств короткими усиками и крючковидным яйцекладом. Органы слуха расположены на первом сегменте брюшка. Звук возникает трением задних бедер о надкрылья. Яйца откладывают в почву в шаровые яйцекладом ямки. Кладка яиц имеет форму мешочка с земляными стенками и называется «кубышкой». В образовании кубышки особое значение имеют выделения придаточных желез самок. Пенистые выделения скрепляют частицы почвы вокруг яиц и образуют земляные стенки кубышки.



А ♀



Рис. 215. Азиатская саранча. А - имаго (откладывающая яйцо самка и самец), Б - личинка, В - кубышки с яйцами.

Наиболее опасным вредителем является перелетная, или азиатская саранча (*Locusta migratoria*, рис.215), распространенная в Евразии, Африке и Австралии, пустынная саранча - шистоцерка (*Schistocerca gregaria*), обитающая в Передней Азии, Индии, Африке, итальянская кобылка (*Calliptamus italicus*).

В 80-х годах зарегистрированы мощные вспышки численности перелетной саранчи в Аравии и северо-восточной Африке, где ею были полностью уничтожены посевы культурных растений. Иногда наблюдаются локальные

вспышки численности нестадных саранчовых в степном Поволжье и Средней Азии.

Отряд Термиты (Isoptera). Термиты - общественные насекомые, обитающие в тропическом климате. Иногда их ошибочно называют «белыми муравьями». У них, как и у муравьев, наблюдается полиморфизм особей (рис.216). В семье термитов имеются большое количество, иногда до нескольких миллионов бескрылых неполовозрелых рабочих, несколько крылатых самцов, одна самка и несколько сотни или тысячи солдат. Рабочие и солдаты могут быть мужского или женского пола. Рабочие термиты длиной тела 0,8-1 см, отличаются крупной головой. У них хорошо развиты усики, челюсти и конечности. Они выполняют функции кормления самца, самок, солдат и личинок, строительства гнезд.

Термиты - солдаты защищают термитник. Они отличаются большой головой и сильно развитыми острыми верхними челюстями. Самцы термитов похожи на рабочих, но не способны самостоятельно питаться. Самки термитов, называемой еще и «царицей», очень крупная, выполняет функции размножения. Самки некоторых видов термитов могут откладывать в сутки до 2-3 тыс. яиц. Термиты ведут скрытый образ жизни, питаются преимущественно древесиной и плесневыми грибами.

Крылатые особи термитов (самцы и самки) имеют две пары одинаковых длинных крыльев с густой сетью жилок. У термитов покровы депигментированы и слабо склеротизированы. Самки выделяют вещества, слизываемые нимфами. Эти выделения содержат феромоны, тормозящие развитие нимф (рабочих термитов). В случае гибели половых особей тормозящее действие феромонов снимается и часть нимф развивается в половозрелых самцов и самок.



Рис. 216. Различные касты термита *Reticulitermes lucitugus*. А - рабочий; Б-солдат; В-крылатая половая особь; Г- самка, сбросившая после спаривания крылья; Д - самка, наполненная созревшими яйцами (из Браса).

Термиты - обитатели тропических областей. Всего известно около 3000 видов, из них пять видов термитов встречаются на юге Украины, Кавказе,

Средней Азии и Дальнем Востоке. В Средней Азии вредит деревянным старым постройкам и памятникам старины туркестанский термит (*Acanthotermes turkestanicus*).

По влажных тропических районах термиты строят высокие термитники из цементированной глины. Такие постройки спасают колонию от дождей. В странах с сухим и жарким климатом термиты живут глубоко в почве. Ходы подземного термитника могут проникать на глубину до 12 м. Это спасает их от истребления.

Долгое время термитов считали самостоятельным отрядом, но в последнее время их таксономический статус дискутируется и рассматривается в ранге от инфраотряда до надсемейства в составе тараканообразных.

Отряд Богомолы (Mantodea). Отряд подстригающих хищников и включает более 2800 видов. Встречаются в основном в южных широтах. Богомолы, подкарауливающие

добычу, принимают «богомольную позу» - со сложенными вместе передними конечностями. У них хорошо выражена мимикрия - сходство с окружающими объектами. Они могут быть похожими на зеленый или бурый побег. У богомол передняя пара ног хватательные. Голени вкладываются в желобки на бедрах, подобно лезвиям перочинного ножа. Крылья короткие или часто не развиты. Для богомол характерен каннибализм. Распространено явление каннибализма самкой самца после спаривания. Яйца откладывают в яйцевой мешок - оотеку, которую часто прикрепляют самки к сухим стеблям растений. Из них развиваются молодые особи. У нас на юге наиболее распространен вид обыкновенный богомол (*Mantis religiosa*, рис.217).

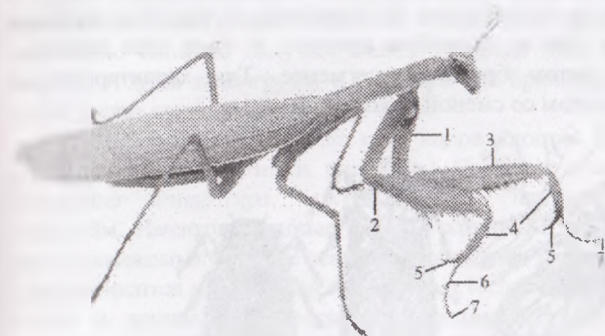


Рис.217. Строение ловчих конечностей зеленого богомола *Mantis religiosa*:

1-тазик, 2-вертлуг, 3-бедро, 4- голень, 5 -крючек, 6 – лапка, 7-коготки.

Отряд Равнокрылые (Homoptera). У равнокрылых насекомых оба пара крыльев сходны по строению и имеют редкие жилкования. Ротовой аппарат колюще-сосущего типа в виде хоботка. Крылья в покое складываются крышеобразно. Задние крылья иногда редуцированы. Питаются клеточным соком растений. К отряду Равнокрылых относится более 30 тыс. видов. Среди них много вредителей культурных растений. Отряд подразделяется на

несколько подотрядов, из которых основными являются: цикадовые, листоблошки, тли, кокциды.

К подотряду Цикадовые (Auchenorrhyncha) относятся семейства певчих цикад (Cicadidae), цикадок (Jassidae) и пенниц (Cercopidae). Певчие цикады – самые крупные из равнокрылых. обитают в основном на тропиках. Встречаются и на Кавказе, в Крыму Средней Азии. Часто встречается обыкновенная певчая цикада *Leristes plebeja*, (рис.218).

Пенницы (Cercopidae) – мелкие сосущие насекомые, питающиеся лиственными стеблями растений. Их личинки выделяют из ануса пену, которая защищает их нежное тело от высыхания и от врагов. Нередко на траве видны скопления пены, выделяемой личинками пенниц, напоминающие скопления слюны. На лугах особенно часто встречается обыкновенная слюнявица (*Philaenus spumarius*).

Цикадки (Psylloidea) – небольшие, но многочисленные сосущие травянистых растений насекомые. Среди них встречаются и вредители сельского хозяйства, некоторые из них переносят вирусные заболевания растений.

Подотряд Листоблошек (Psylloidea) – мелкие крылатые насекомые с нежными покровами тела. Бедра их утолщены и они хорошо прыгают. Сосут соки из растений, но не усваивают весь содержащийся в пище сахар, и потому их экскременты сладкие. С выделениями часто лакомятся муравьи, мухи и даже пчелы. На яблоне часто встречается яблоневая листоблошка – медяница. Их нимфы повреждают почки и бутоны яблони.

Подотряд Тли (Aphidodea) – мелкие, но богаты видами (см.рис.202,А). По внешнему виду похожи на листоблошек. Но в отличие от листоблошек бедра их ног не утолщены и они не способны прыгать. У тлей пара восковых трубочек имеется на пятом брюшном сегменте. Тли характеризуются сложным жизненным циклом со сменой поколений.

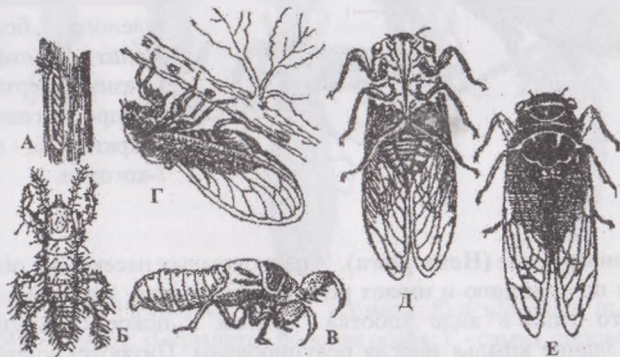


Рис. 218. Обыкновенная певчая цикада (*Leristes plebeja*). А – яйца в коре, Б – личинка первого возраста, В- личинка последнего возраста, Г, Д, Е – половозрелые самки.

Для жизненных циклов тлей характерно чередование обоенного поколения с несколькими партеногенетическими поколениями и смена кормового растения. Наибольший вред приносят яблонная, капустная, смородинная, персиковая, хлопковая тли. Из завезенных видов опасным вредителем яблони является кровяная тля.

Подотряд Кокциды (*Coccidea*) объединяют специализированных паразитов растений с выраженным половым диморфизмом. К ним относятся червецы и щитовки. Самцы кокцид крылатые, а самки бескрылые и неподвижные, с редуцированными ногами.

Тело кокцид покрыто щитком или восковыми выделениями. На яблоне часто встречается запятовидная щитовка, тело которой прикрыто щитком в форме запятой. На ветвях яблони щитовки подобны мелким бугоркам коры. Они неподвижны и не похожи на насекомых. Только отделив щитовку от ветки, снизу можно разглядеть живое тело насекомого. Червецы часто выделяют на спине восковые или лаковые выделения. Лакового червеца культивируют в Южной Азии для получения шеллака. Из некоторых червецов получают краску - кармин. Большой вред субтропическим культурам на юге наносит калифорнийская щитовка и австралийский червец - ицерия.

В борьбе с тлями и кокцидами наряду с химическими мерами используют энтомофагов: хищных божьих коровок и паразитических перепончатокрылых.

Отряд Полужесткокрылые, или Клопы (*Hemiptera*). У клопов место соединения основания надкрыльев с грудью хитинизированы. По этой причине они называются полужесткокрылыми. Ротовые органы клопов колюще-сосущие и приспособлены к высасыванию жидкой пищи. Крылья в покое сложены на спине плоско. Развитие с неполным превращением. Для клопов характерно наличие пахучих желез. Протоки этих желез у имаго клопов открываются на заднегрудь, а у нимфы - на брюшных сегментах. Ядовитый секрет желез имеет защитное значение.

Всего известно более 30 тыс. видов клопов. Многие виды питаются соками растений (щитники, слепняки). Наиболее опасна вредная черепашка (*Eurygaster integriceps*, см. рис. 201Б, 1.), наносящая ущерб зерновым культурам. Имеются хищные клопы - хищницы, высасывающие гемолимфу других насекомых. Особое семейство образуют клопы-кровососы (*Cimicidae*), к ним относится постельный клоп (*Cimex lectularius*), питающийся кровью человека и других млекопитающих (см. рис. 201 Б, 2). Эти клопы плоские, активно бескрылые насекомые. Днем они прячутся в щелях стен, мебели, а ночью нападают на человека. Самка клопов откладывает до 200 яиц. Имеются водные клопы - хищники, которые охотятся за насекомыми и другими водными беспозвоночными. К ним относятся водомерки, охотящиеся на поверхности воды, гладыши (см. рис. 200, В) и водяные скорпионы, добывающие добычу в толще воды. Некоторые водомерки обитают на поверхности воды в морях.

Отряд Вши (Anoplura). Вши - вторично бескрылые насекомые, паразитируют на млекопитающих. Передняя часть головы узкая, сужена спереди. Ротовой аппарат колюще-сосущий. Глаза не развиты. Лапки ног снабжены цепкими коготками. Коготки лапок загибаются и вкладываются в промежуток между двумя шпорами голени, и при этом образуется кольцо, охватывающее волос хозяина. Благодаря таким коготкам вши прочно держатся на волосах.

Известно около 150 видов вшей, паразитирующих на разных видах млекопитающих. Например, на коровах паразитирует бычья вошь, на оленях - оленья кровососка, в ноздрах тюленей - тюленья вошь. Человечья вошь (*Pediculus humanus*) - паразитирует на человеке. Этот вид образует два подвида: головную и платяную вошь (рис.219).

Головная вошь паразитирует на голове и откладывает яйца - гниды на волосах. Платяная вошь паразитирует на теле человека, откладывает яйца в складках одежды. Реже встречается и лобковая вошь (*Phthirus pubis*). Близкие к ним виды паразитируют на человекообразных обезьянах, что свидетельствует о родстве человека и человекообразных обезьян. Человечья вошь передает опасные заболевания - сыпной и возвратный тифы. В войнах иной раз людские потери от тифа бывает намного больше, чем ранений.

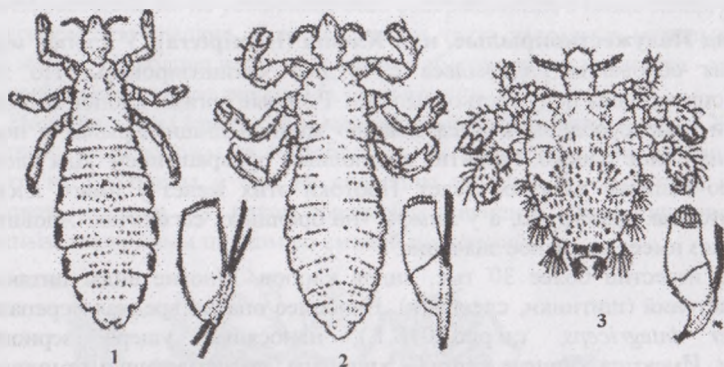


Рис.219. Вши человека и их гниды: 1- головная вошь *Pediculus humanus capitis* (самка); 2-платяная вошь *Pediculus humanus vestimenti* (самка); 3- лобковая вошь *Phthirus pubis* (самка).

Борьба со вшами должна осуществляться соблюдением личной гигиены. От головной вши легко избавиться путем втирания керосиновой эмульсии перед мытьем головы. Одежда с платяной вошью обрабатывают при высокой температуре (кипячение и проглаживание). В больницах, госпиталях одежда больных для профилактики обрабатывается инсектицидами в специальных дезинсекционных камерах.

Домашние задания. Насекомые с неполным метаморфозом (С=86)

1. Характерные черты строения стрекоз: А-тело крупное, Б- все крылья одинакового строения, В- крылья распростёрты по бокам тела. Г- глаза крупные, Д- брюшко длинное и узкое, Е- ротовые органы колюще-сосущие, Ж- большинство мелкие, З- некоторые виды размножаются партеногенезом.

2. Как питаются стрекозы? А-ротовые органы грызущие, Б- ротовые органы грызущее -сосущие, В- фитофаги, Г- хищники, Д- ловят добычу в воздухе, Е- сосут соки растений, Ж- вредители растений и животных, З- уничтожают вредных насекомых.

3. Образ жизни личинок стрекоз: А- живут в влажных местах, Б- живут в воде, В- дышат жабрами, Г-дышат трахейными жабрами, Д- питаются маленькими рыб, Е- питаются мелкими животными и водорослями.

4. Составьте парные ответы из видов и мест их распространения: А- красotka, стрелка, Б- кольчатая стрекоза, В- голубая стрекоза: 1-вблизи горных рек, 2- вблизи предгорных рек, 3- вблизи озёр и медленно текущих рек.

5. Чем характеризуются полужесткокрылые насекомые? А- основание передних крыльев утолщено, Б - все крылья одинакового строения, В- ротовые органы сосущие, Г- ротовые органы грызущие - сосущие. Д- сосут растительные соки или кровь, Е- самцы поют, Ж- личинки хищники, З- некоторые виды хищники.

6. Составьте парные ответы из видов и их свойств: А-вредная черепашка, Б- кольчатый хищник, В-постельный клоп: 1-кровосос, бескрылый. 2- сосут кровь. 3- питается насекомыми.

7. Чем характеризуются отряд равнокрылые насекомые? (1-задание)

8. Как питаются равнокрылые? (2-задание)

9. Характерные черты строения цикад: А-довольно крупные, Б- большинство виды мелкие. В- самцы появляются осенью, Г- весной и летом размножаются партеногенезом, Д- личинки вредители, Е- из выделительной системы выделяют сладкое вещество, Ж- имаго высасывают соки надземной части растений, З- в течение года может развиваться до 15-20 поколений, И- некоторые виды громко поют.

10. Черты строения тлей: (9- задание)

11. Составьте парные ответы из равнокрылых и их свойств: А-певчая цикада, Б-обыкновенная цикада, В- яблонная и айвовая тли, Г-филлоксеры: 1- поедает клетки винограда, 2- на первом сегменте брюшка имеется орган звука, 3- вредят плодовым деревьям, 4- распространяет вирусные болезни растений.

12. Черты строения прямокрылых насекомых: А- голова трех угольной форме. Б- тело крупное, у многих усики длинные. В- надкрылья узкие и уплотненные. Г- голова очень подвижная. Д- шея очень длинная. Е- крылья короткие и слабо развиты. Ж- развит яйцеклад. З- третья пара ног длинные и утолщены. И- первая пара ног превращена в орган захвата. К- у многих развиты органы звука и слуха. Л- ротовые органы грызущие. М- у некоторых видов развит орган звука.

13. Размножение прямокрылых насекомых: А- откладывают яйца в кубышке. Б- развитие без метаморфоза. В- яйца откладывают в кокон. Г- при откладке яиц самка выделяет из полового отверстия пенистое вещество. Д- развитие с не полным метаморфозом. Е- яйца откладывают прямо в почву. Ж- рост и развитие сопровождается линькой. З- яйца откладывают в оотеку. И- Некоторые виды образуют стаи. К- зимует имаго.

14. Какие черты свойственны к отряду прямокрылые? А- вредят растениям, Б- все виды хищники, В- самцы издают звук, Г- добычу ловят из засады, Д- при опасности медленно покачивают телом, Е- некоторые виды хищничают.

15. Виды отряда прямокрылых: А-саранча, Б- богомол, В- цикады, Г- сверчки, Д-медведки, Е- кузнечики, Ж- клопы, З- веснянки.

16. Какие признаки характерны для настоящих саранчевых из отряда прямокрылых. А- усики сравнительно короткие, Б- в некоторые годы образуют стадо, В- усики относительно длинные, Г- яйцеклад мечевидный, Д- уничтожают мелких насекомых, Е- вредят посевам.

17. Характерные черты кузнечиков: (16- задание).

18. Характерные черты богомолов (12- задание).

19. Как живут богомолы? (14-задание).

20. Как размножаются богомолы? (13- задание).

21. Характерные черты сверчков: А-тело зеленое, Б- тело темноватое, В- яйцеклад длинный, прямой, Г- имеют короткий мечевидный яйцеклад, Д- поют, Е- не издает звук, Ж- поют днем, З- поют вечером.

Насекомые с полным превращением (Holometabola)

Отряд Сетчатокрылые (Neuroptera). Сетчатокрылые - насекомые с двумя парами прозрачных сетчатых крыльев с густым жилкованием. Личинки сетчатокрылых - хищники, с сосущим ротовым аппаратом. У них пища переваривается вне кишечника. Покров пойманной добычи личинка разрывает острыми челюстями и вливает в ее тело свою слюну.

Под действием ферментов слюны внутренние органы жертвы разрушаются и переходят в жидкое состояние. Личинка питается, высасывая эту жидкую пищу. К этому отряду относится около 3,5 тыс. видов, в основном, распространенных в теплых регионах. Отряд представлен семействами золотоглазками (*Chrysopidae*) и муравьиными львами (*Mymecleonidae*). Наиболее часто встречающимся представителем сетчатокрылых является обыкновенная златоглазка (*Chrysopa carnea*, рис.220).

Золотоглазки часто встречаются на цветах. Наиболее обычны золотоглазки рода *Chrysopa*. Тело у имаго златоглазки бледно-зеленое с прозрачными крыльями, глаза золотистого цвета. Яйца на стебельках прикрепляются к растениям. Личинки златоглазок очень прожорливы, уничтожают тлей и мелких личинок вредных насекомых. Их используют в



Рис. 220. Сетчатокрылые. Златоглазка обыкновенная, ее личинка и яйца.

организации биологической борьбы с вредителями из равнокрылых насекомых.

Муравьиные львы внешне похожи на стрекоз, но отличаются от них машущим медленным полетом, булабовидными усиками и другими признаками. Их мешковидные личинки строят в песке ловчую нору в форме воронки. Личинки муравьиных львов сидят на дне воронки и ловят попадающих туда муравьев и других насекомых.

Отряд Жесткокрылые или Жуки (Coleoptera). У жуков передние крылья превращены в жесткие надкрылья - элитру без жилок. В покое надкрылья прикрывают задние перепончатые крылья (рис. 221).

Функционально их можно считать двукрылыми насекомыми, так как они летают при помощи только одной задней пары крыльев. Ротовой аппарат у жуков грызущий, и они питаются твердой пищей. Имеют только фасеточные глаза.

Личинки жуков с крупной склеротизированной головой и тремя парами ног, которые могут быть редуцированы. Нередко личинки жуков живут в грунтовой среде, чем имаго. Например, у хрущей имаго обитают на растениях, а их личинки развиваются в почве и питаются корнями. У усачей имаго питаются листьями или цветами, а личинки обитают в древесине. У жуков-щитоводов и божьих коровок имаго и личинки живут в одной и той же среде, и у них общие объекты питания.

Жуки - самый крупный отряд насекомых, насчитывает около 400 тысяч видов. Их размеры варьируют от нескольких долей миллиметра до 15 см. Наиболее крупные жуки - голиафы встречаются в тропических странах (рис. 220, 11). Жуки присутствуют во всех ландшафтных зонах и во всех ярусах биоценозов суши. Среди них имеются хищники, фитофаги, сапрофаги, некрофаги, копрофаги. Жуки, освоившие разнообразные типы питания, играют существенную роль в биологическом круговороте веществ в биоценозах. Так, например, жуки - фитофаги способствуют разложению растительных остатков. Жуки копрофаги и некрофаги являются санитарами и способствуют почвообразовательному процессу. Хищные жуки регулируют численность вредных беспозвоночных в биоценозах. Вместе с этим среди жесткокрылых имеются много вредителей посевов, плодовых деревьев, овощных посадок и продуктов запаса.

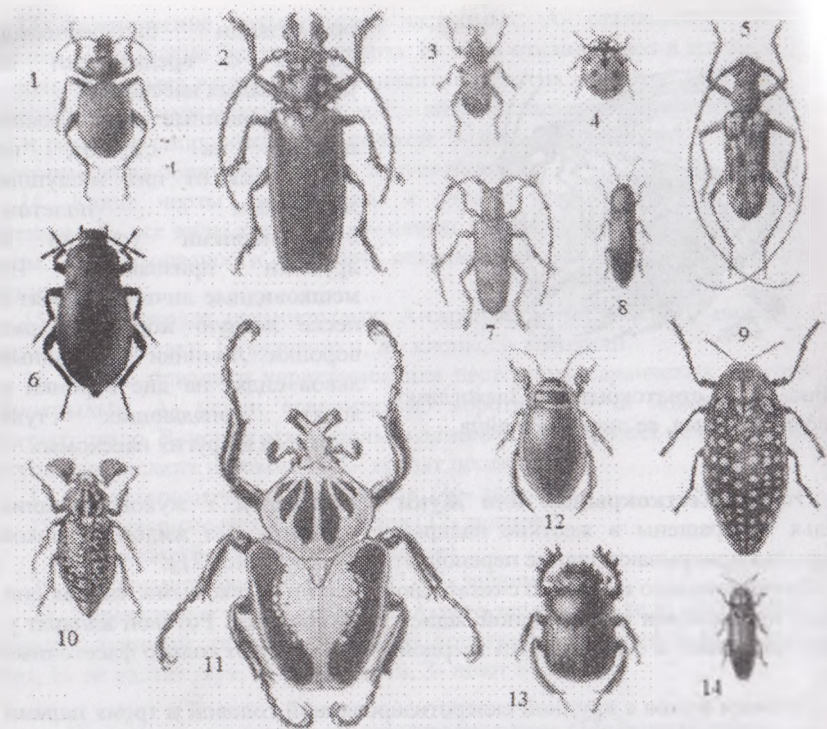


Рис. 221. Жесткокрылые насекомые. 1- Красотел пахучий (*Calosoma sycophantu*), 2- Реликтовый усач (*Callipogon relictus*), 3- Свекловичный долгоносик (*Asproparthenis punctiventris*), 4-Коровка семиточечная (*Coccinella septempunctata*), 5- Усач узбекский (*Aeolesihes sarta*), 6- Медляк степной (*Blaps halophila*), 7- Скрипун большой (*Saperda carcharias*), 8- Чёрный щелкун (*Athous niger*), 9- Златка изменчивая (*Julodis variolaris*), 10- Хрущ мраморный (*Polyphylla fullo*), 11- Голиаф африканский (*Goliathus goliatus*), 12- Окаймлённый плавунец (*Dytiscus marginalis*), 13-Скарабей священный (*Scarabaeus sacer*), 14- Узкотелая златка (*Agrilus viridis*).

Отряд жуков включает более 100 семейств, относящихся к четырём подотрядам. Ниже приводятся важнейшие подотряды и семейства. Подотряд Плотоядные жуки (Aderphaga) включает восемь семейств. Среди них наиболее многочисленными являются сухопутные жуки семейства Жужелицы (Carabidae) и водяные жуки семейства Плавунцов (Dytiscidae) и Вертячек (Gyrinidae). Плотоядные жуки в большинстве хищники. У них неподвижные тазики задних ног, лапки пятичлениковые, усики нитевидные.

Семство Жужелицы (Carabidae) - активные наземные жуки, питающиеся другими насекомыми и другими беспозвоночными. Жуки-красотелы из рода

Самки уничтожают вредных гусениц бабочек на земле и деревьях (рис.221, 1). Жуки карабусы истребляют слизней и улиток (рис.222, 3). Некоторые жужелицы питаются растительной пищей. Хлебная жужелица рода *Zabrus* вредит пшенице, феруловая жужелица питается семенами ферулы (рис.222). Личинки жужелиц развиваются в почве. В агроценозах жуки-жужелицы являются естественными регуляторами численности многих вредителей сельскохозяйственных культур.



Рис.222. Жуки семейства жужелиц. 1- Хлебная жужелица (*Zabrus tenebrioides*), 2-Феруловая жужелица (*Machozetus lehmanni*), 3- Карабус Стаудингера (*Carabus staudingeri*) (ориг. из колл. СамГУ, фото Халимова Ф.З).

Жуки семейства Плавунцы обитают в стоячих и медленнотекущих пресных водоемах. Они хищники, питаются личинками стрекоз, поденок и другими беспозвоночными животными. У плавунцов задние ноги хватательные. Личинки плавунцов также хищники, окукливаются в почве на берегу. Самым обычным видом является окаймленный плавунец (*Dytiscus marginalis*) (рис.221, 12).

Виды жуков из семейства Вертячки обитают на поверхности пресных водоемов. Они держатся на поверхности с помощью двух пар, в виде лап, задних ног. Вертячки совершают круговые движения и поедают добычу, как на поверхности воды, так и в толще воды. У них глаза разделены на верхнюю и нижнюю части, приспособлены для видения над водой и под водой. Семейство включает около 20 видов.

Подотряд Разноядные жуки (Polyphaga). Разноядные чрезвычайно разнообразны по типам питания жуки. Объединяют большинство семейства жуков.

Семейство Водолюбы (*Hydrophilidae*)- жуки с булабовидными усиками. А их личинки хищники, питаются мелкими водными животными. На брюшке личинок имеются жаберные выросты. Обычен черный водолюб (*Hydrous* (рис.221)).

Семейство Стафилиниды, или Коротконадкрылые (Staphylinidae) — жуки с короткими надкрыльями, не прикрывающими брюшка. Крылья стафилиниды складываются поперечными складками под надкрыльями. Они охотятся на других насекомых в почве, гниющей древесине и в других пористых субстратах. Среди стафилинид так же имеются сапрофаги и растительноядные виды. Хищные стафилиниды участвуют в регуляции численности других насекомых, а сапрофаги имеют значение как почвообразователи.

Надсемейство Пластинчатоусые (Lamellicornia) включает жуков с пластинчатыми или гребенчатыми булавовидными усиками. Это надсемейство объединяет два семейства: рогачей и настоящих пластинчатоусых. Семейство Пластинчатоусые (Scarabaeidae) включает жуков с пластинчатыми булавовидными усиками. Среди них майский хрущ (*Melolontha hippocastani*), июньский хрущ (*Amphimallon solstitialis*), хлебный жук (*Anisoplia austriaca*) - вредители сельского и лесного хозяйства. Бронзовки вредят цветущим садовым культурам. Весьма полезны обыкновенный навозник (*Geotrupes stercorarius*), жук-носорог (*Oryctes nasicornis*), священный скарабей (*Scarabaeus sacer*) (рис.221, 13), утилизирующие органические остатки и способствуют почвообразованию. Священный скарабей катает из навоза шары для питания. Гигантские навозники (жуки-голиаф) обитают в тропиках.

Семейство Рогачей (Lucanidae) - крупные жуки с гребенчатыми булавовидными усиками. У жука - оленя (*Lucanus cervus*) хорошо выражен половой диморфизм. Самцы с видоизмененными мандибулами - «рогами». Из личинки развиваются в трухлявых дубовых пнях. Обитают в основном в дубравных лесах.

Семейство Щелкуны (Elateridae) - фитофаги. Они узкотелые жуки с короткими ногами. У них имеется прыгательный аппарат на груди. Если жук оказывается в положении спиной вниз, он изгибает переднеспинку, раздается щелчок - жук подскакивает и переворачивается. Большой вред растениям причиняют личинки жуков-щелкунов, называемых проволочниками. Проволочники живут в почве, подгрызают корни растений и нередко полностью уничтожают посевы.

Семейство Кокцинеллиды, или Божьи коровки (Coccinellidae) - небольшие жуки с округлой формой. Их тело сверху обычно с яркой окраской. Окраска тела обычно яркая с черными пятнами на спине. Такая окраска является предупреждением для насекомоядных птиц об их несъедобности. При опасности они выделяют едкую желтую жидкость (гемолимфу). Из-за этого они получили название «коровки». Кокцинеллиды и их личинки питаются тлями. Семиточечная (*Coccinella septempunctata*, рис.221,4) и двухточечная (*Adalia bipunctata*) коровки снижают численность тлей в садах и огородах. Их используют в биологической борьбе с вредными тлями, червецами, листоблошками.

Семейство Чернотелок (Tenebrionidae) - часто встречаются в стенах и пустынях. Многие виды чернотелок не летают, с жесткими покровами. Их

преобразованных личинок за внешние сходства с личинками жуков-шелкунов, ошибаются ложнопроволочниками. Личинки нередко вредят всходам на полях. Продуктам вредят мучной (*Tenebrio molitor*) и малый (*Tribolium confusum*) чернотелки. Чернотелки из анальных желез выбрызгивают едкую пахучую жидкость. Поэтому зараженность продуктов мучным хрущакom легко узнать по специфическому запаху. В степи наиболее часто встречаются чернотелки - медяки рода *Blaps* (рис.221, 6) и песчаный медляк (*Opatrum sabulosum*).

Семейство Усачи (Cerambycidae) отличаются от других жуков длинными тонкими телами с расширенными члениками и длинными усами. Жуки питаются листьями, цветами. Их личинки развиваются под корой стволов деревьев, реже в стеблях травянистых растений. Многие виды усачей развиваются в отмирающих деревьях и пнях. Однако некоторые виды могут обитать и в живых деревьях. Например, сосновый усач (*Monochamus galloprovincialis*) вредит лесу, почвообитающие личинки усачей рода *Dorcadion* вредят полевым культурам и лесным посадкам в степной зоне. В Узбекистане широко распространен усач узбекский (*Aeolesthes sarta*) (рис.221, 5).

Семейство Короеды (Iridae) - обладают цилиндрической формой тела, с длинными усиками усами подогнутой под головой. На заднем конце тела жуков имеется «тачка» с зубчиками, образованная из надкрыльев. Короеды прогрызают ходы под корой, а при помощи тачки выталкивают из ходов распиленные частицы древесины. Ходы короедов имеют определенное строение, особое для каждого вида. Самка прогрызает маточный ход, в стенках которого откладывает яйца. От маточного хода отходят личиночные ходы, заканчивающиеся куколочной колыбелькой. Молодые жуки, вышедшие из куколок, прогрызают взлётные отверстия и покидают место отрождения. В большинстве случаев короеды предпочитают ослабленные или срубленные деревья. Наиболее распространен короед-типограф (*Ips typographus*), вредящий хвойным деревьям.

Семейство Долгоносики (Curculionidae) - самая разнообразная группа, включающая более 50 тыс. видов. Все виды являются вредителями, которые повреждают различные части растений: семена, бутоны, листья, стебли, корни. Их личинки белые, безногие, живут скрытно в растительных тканях. У долгоносиков форма головы с вытянутой головотрубкой. На конце головотрубки располагается ротовой аппарат. При помощи головотрубки жуки могут проникать глубоко в ткани растений и откладывать туда яйца. Среди долгоносиков много вредных видов. Например, свекловичный долгоносик (рис.221, 3) вредит сахарной свекле, яблонный цветоед - бутонам яблони, клеверные семяеды снижают урожай клевера. Амбарный долгоносик (*Anthrenus granaries*, рис.223) большой вред наносит продуктам паса. Самка долгоносика продырявив зерно, откладывает туда яйцо, а личинка выедает содержимое зерна.

Семейство Нарывники (Meloidae). Взрослые жуки питаются пыльцами и участвуют в опылении растений. Их личинки хищники, питаются яйцами и личинками личинками саранчевых. В крови нарывников содержится

кантаридин. Это вещество раньше использовалось для приготовления мазов отнарывов.

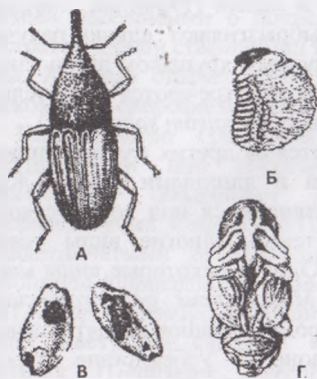


Рис. 223. Амбарный жук долгоносик (*Sitophilus granarius*). А- имаго, Б-личинка, В- пораженное зерно, Г- куколка

кормовых растений и являются или олигофагами (питаются определённым набором растений, относящихся к одной или нескольким близким система-тическим группам) или же монофагами (питаются всего одним видом пищи). Взрослые и личинки листоедов оскабли-вают поверхность листа или прогрызают в нём отверстия. Листоеды может полностью покрыть целое растение и за некоторое время объесть его вплоть до того, что останется лишь скелет растения (рис.224).

Домашние задания. Отряд Жесткокрылые насекомые (С=47).

1. Черты строения жесткокрылых насекомых: А- Передние крылья жесткие, Б- Задние крылья короткие, В- задние крылья перепончатые, Г- крылья одинаковые, Д- передние крылья

Семейство Листоеды (*Chrysomelidae*) - одно из крупнейших семейств жесткокрылых насекомых, насчитывающее до 35 000 видов, описанных в 2500 родах. Потенциальное количество видов может быть значительно больше: до 50 или 60 тысяч видов. Это обычно мелкие или средних размеров (от 3 до 15 мм) и ярко окрашенные жуки. Тело разнообразных форм от овальных, уплощенных до сферических. Некоторых из них можно спутать с божьими коровками из-за схожей формы тела. Интересная характерная черта этих жуков в том, что они умеют прятать лапки и усики под себя так, что ни лап, ни усиков не видно, когда они сидят на листьях. Как и следует из названия, эти жуки питаются листьями различных растений. Большая часть видов специа-лизируются в выборе



Рис. 224. Колорадский жук. А- взрослый жук, Б- яйцо на листьях картофеля; Д- личинка, Е - растение картофеля, заражен- ный колорадским жуком и его личинкой.

образуют подъемную поверхность, Е- надкрылья с жилкованием.

2. Составьте парные ответы из экологических групп и видов жуков: А- зоофаги, Б- фитофаги, В- копрофаги, Г- некрофаги, Д-сапрофаги: 1- колорадский жук, щелкунчик, 2-скарабей, навозник, 3-жужелец, божья коровка, 4-личинки майского жука, 5- жук - могильник.

3. Характерные черты жужелиц: А- тело полукруглое, Б- тело продолговатое, В- надкрылья зеленые, блестящие, Г- надкрылья красные или желтые с темными пятнами, Д- питаются улитками и личинками насекомых, Е- питаются тлями и личинками, Ж- мелкие, З- многие крупные.

4. Чем характеризуется строение божьей коровки? (3- задание)

5. Составьте парные ответы из групп жуков и соответствующих им видов: А-щелкуны, Б- слоники, В- пластинчатоусые, Г- навозники: 1- скарабей, 2- амбарный долгоносик, 3-колорадский жук, 4-проволочник.

6. Составьте парные ответы из жуков и их значений: А- проволочники, Б- долгоносики, В- колорадский жук, Г-скарабей, Д- майский жук, Е- жук-красотель, Ж- божья коровка: 1-уничтожает гусениц вредных бабочек, 2- личинка питается зерном, 3- личинка грызет корешки сеянцев в почве, 4- личинки повреждают корни зерновых и огородных культур, 5- питается тлями и гусеницами, 6- катит шар из навоза, 7- опасный вредитель картофеля.

7. Характерные черты долгоносиков: А- амбарные вредители, Б- питаются листьями деревьев, В- личинки живут 4-5 лет в почве, Г- откладывают яйца внутри семян пшеницы, гороха, фасоли и др., Д- очень мелкие, Е- личинки питаются мякотью зерна, Ж- личинки толстые, округлые, З- тело личинок дуговидно изогнуто.

8. Характерные черты майского жука (7- задание).

9. Черты, характерные для колорадского жука: А-родиной является Южная Америка, Б- распространен в пустынной зоне, В- катит шар из навоза, Г- в 80- годы 20 века проник в Узбекистан. Д- надкрылья с 10 темными пятнами, Е- их личинки окукливаются в почве, Ж- яйца откладывает внутри шара, З- личинки и имаго вредят на пасленовых, И- питается листьями, К- тело довольно крупное, Л- шар закапывает в почву, М-личинки съедают шар внутри.

10. Характерные черты священного скарабея: (9-задание).

Отряд Перепоночатокрылые (Hymenoptera) - разнообразная группа насекомых, объединяющие более 150 тыс. видов. У них две пары прозрачных крыльев с крупными ячейками. Задние крылья меньше передних. Задняя пара крыльев сцепляясь с передними крыльями образует общую крыловую поверхность. Ротовой аппарат у муравьев грызущий, а у пчел грызуще-жующий. Первый сегмент брюшка прилепляется с грудными сегментами, а второй и третий сегменты брюшка нередко образуют стебелек и обеспечивают подвижность брюшка. У многих видов на конце брюшка имеется яйцеклад или жало. На голове имеются фасеточные глаза и простые теменные глазки. Их

личинки безногие или гусеницеобразные. Куколки свободные, нередко в волокнистом коконе.

Перепоночатокрылые очень разнообразны по способу питания и образу жизни насекомых. Среди них имеются хищники (муравьи), фитофаги (пилильщики, орехотворки), собиратели нектара и пыльца (пчелы), паразиты на других насекомых (наездники).

Отряд делится на подотряды Сидячебрюхие и Стебельчатобрюхие.

Подотряд Сидячебрюхие, или Фитофаги (Phytophaga) - наиболее примитивные перепоночатокрылые с грызущим ротовым аппаратом, без стебелька между грудью и брюшком. Личинки и имаго - фитофаги. Жизнь имаго короче, чем у личинок. Личиночная фаза похожа на личинок бабочек. По этой причине их называют ложногусеницами. Они окукливаются в коконах. К подотряду относится несколько семейств.

Семейство Пилильщики (Tenthredinidae). У этого семейства яйцеклад пильчатый, ротовые органы грызущие. Стебелька на брюшке не имеется. Внешне личинки с парой грудных и брюшных ног. У личинок пилильщиц имеются простые глазки на голове, а брюшных ножек 6-8 пар без крючочков (рис.225). Растениям вредят сосновый, крыжовенный, вишневый и хлебный пилильщики.

Семейство Рогохвосты (Siricidae) объединяют крупных насекомых длиной до 40 мм. У самок крупный яйцеклад, при помощи которого они откладывают яйца под кору деревьев. Цилиндрические личинки рогохвостов без ног. Они проделывают крупные ходы в стволах деревьев.

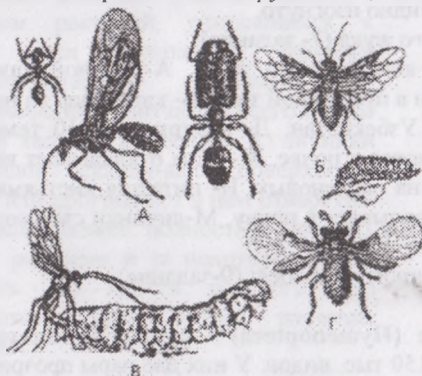


Рис.225.Перепоночатокрылые.

А -муравьиная семья (слева направо: рабочий, самец, солдат), Б - пилильщик, В- наездник паникс, парализующий гусеницу бабочки перед откладкой яиц, Г - наездник трихограмма.

Подотряд Стебельчатобрюхие (Aprocryta). У стебельчатобрюхих два первых сегмента брюшка образуют узкий стебелек между грудью и брюшком, обеспечивая подвижность брюшка. Ротовые части грызущие или грызуще-лижущие. Среди стебельчатобрюхих имеются фитофаги, зоофаги и нектарофаги. У многих хорошо развит яйцеклад. Личинки безногие. Куколки в коконах и без коконов. К подотряду стебельчатобрюхих относится пять надсемейств: Наездники, Орехотворки, Осообразные, Пчелиные и Муравьиные.

Подсемейство Пчелиные (Apoidea) насчитывает более 30 тыс. видов и подразделяются на шесть семейств. Пчелы питаются нектаром и пыльцой цветков. У пчелиных тело с густым опушением, ротовой аппарат грызуще-лижущего типа. У них первый членик задней лапки превращен в щеточку для сбора цветочной пыльцы.

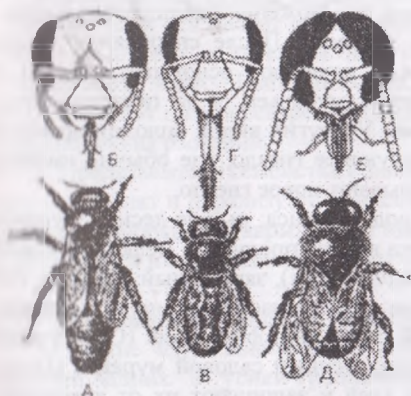


Рис. 226. Медоносная пчела. А, Б – царица и ее голова. В, Г – рабочая и ее голова. Д, Е – самец и ее голова.

морфологически. В семьях общественных пчел наблюдаются сложные взаимоотношения между особями с разделением функций. К общественным пчелам относятся медоносная пчела (*Apis mellifera*, рис.) и все виды шмелей (*Hombus*).

Эволюция пчелиных тесно связана с цветковыми растениями. Цветковые заработали в процессе эволюции приспособления: яркая окраска венчика, запах и ароматические вещества для привлечения насекомых - опылителей. Пчелиные, собирая пищу в виде нектара и пыльцы, осуществляют перекрестное опыление цветковых растений.

Подсемейство Муравьи (Formicoidea) – общественные насекомые. Известно более 5 тыс. видов муравьев, объединяющих в семейство Formicidae. Муравьиная семья живет в гнездах - муравейниках. У муравьев резко выражен половой полиморфизм: имеются крылатые самцы и самки, выполняющие функцию размножения, бескрылые рабочие особи (бесплодные самки), которые строят гнездо, заботятся о потомстве, добывают пищу и солдаты, защищающие гнездо от врагов. У муравьев ротовой аппарат грызущий, усики колючие. Между грудным и брюшным отделами муравьев имеется тонкий стебелек, обеспечивающий подвижность брюшка.

Многие виды муравьев - хищники, питаются насекомыми и другими животными. Поэтому они играют полезную роль в биоценозах как регуляторы

Пчелиные по образу жизни подразделяются на одиночные и общественные группы. Семья одиночных пчел состоит только из самцов и самок. Самки одиночных пчел сами строят гнездо с сотами, заботятся о потомстве. У общественных пчел семья состоит из несколько тысяч, даже сотни тысяч особей. В семье пчел, кроме самцов и самок, имеются еще и рабочие особи, которые являются неполовозрелыми самками (рис.226). Рабочие выполняют все работы по строительству, сбора нектара и пыльцы, по уходу за личинками и маткой. У них особи различаются не только функционально, но и

численности многих беспозвоночных. Имеются случаи гнездового паразитизма у муравьев. Например, муравьи-амазонки похищают куколок другого вида. Из них выходят рабочие, обслуживающие гнездо своих хозяев. Среди муравьев встречаются фитофаги и сапрофаги. Многие муравьи находятся в симбиозе с тлями и охраняют их колонии от хищников.

У муравьев один раз в году в период размножения наблюдается роение. Из гнезда вылетают крылатые самцы и самки. После спаривания самцы погибают, а самки отгрызают крылья и начинают основывать гнездо и выкармливают первое поколение рабочих муравьев, а за последующими поколениями ухаживают только рабочие. У других видов оплодотворенную самку рабочие переносят в уже существующее гнездо, где обычно имеется несколько плодущих самок, или обосновывают новое гнездо.

Особенно полезны в лесах виды рода *Formica*: рыжие лесные муравьи (*F. rufa* и *F. polystena*). В жилище человека вредит продуктам мелкий домовый муравей - муравей фараон (*Monomorium pharaonis*), завезенный в Европу 200 лет назад. В степной зоне Средней Азии широко распространены муравьи-жнецы (*Messor aralocaspicus*) и муравей бегун или фазтончик (*Cataglyphis*). Широко распространенный в наших садах черный садовый муравей (*Lasius niger*) питается сладкими выделениями тлей и защищают их от хищников. Особенно разнообразны муравьи в тропиках, где строят огромные муравейники. Многие почвообитающие муравьи играют существенную роль в почвообразовании.

Надсемейство Наездники (*Ichneumonidae*). Наездники паразитируют на насекомых и пауках. Для откладки яиц самка наездника садится верхом, например, на гусеницу, изгибает брюшко вниз и вкалывает в нее свой яйцеклад. За такую характерную позу во время откладки яиц они получили название наездника. У многих видов наездников имаго не питаются и отмирают после размножения. Их червеобразные личинки обычно эндопаразиты и развиваются в теле жертвы. Одна группа мелких наездников откладывает яйца в яйца других насекомых. Их называют яйцеедами. Среди них виды родов трихограмма и теленомус применяются для биологической борьбы с вредными насекомыми. Другие наездники обычно откладывают яйца в гусениц бабочек, пилильщиков или в куколки. Некоторые наездники паразитируют на взрослых насекомых. Наездники рода *Apanteles* снижают численность вредных гусениц непарного шелкопряда, бабочек-капустниц и других насекомых.

Надсемейство Орехотворки (*Cynipoidea*). Орехотворки - мелкие насекомые, морфологически близки к наездникам. Большинство видов паразитирует на растениях, реже на насекомых. Они вызывают на листьях деревьев округлые разрастания в форме орешков, называемые галлами. Для откладки яиц орехотворки прокалывают листья яйцекладом. От укола яйцеклада ткани листа разрастаются и развивающиеся из яиц личинки орехотворок оказываются внутри галла. Личинки старших возрастов

покусываются. Молодые имаго прогрызают лётные отверстия и выходят из галл.

Надсемейство Осообразные (Vespoidea) - жалящие перепончатокрылые насекомых. Наиболее разнообразными являются семейство складчатокрылые осы (семейство Vespidae), к которым относятся крупные виды - шершень и обыкновенная оса (*Vespa vespa*). Осы бывают общественные и одиночные. Обыкновенная оса делает «бумажное» гнездо из пережеванной древесины и прикрепляет его к деревьям или под крышей жилищ человека. В соты откладывает яйца. Вышедших из яйца червеобразных личинок осы выкармливают полупереваренной пищей. Осы - хищники, но охотно поедают сладкие плоды растений.

Представители семейства Роющих ос охотятся на различных насекомых, которых жалят и парализуют. Парализованных насекомых они затаскивают в почвенные норки и выкармливают ими своих личинок. Сложное поведение ос определяется их инстинктом заботы о потомстве.

Домашние задания. Отряд Перепончатокрылые (С=41).

1. Какие черты свойственны перепончатокрылым? А- передние крылья крупнее задних. Б- усики гребневидные. В- обе пара крыльев одинакового строения. Г- крылья прозрачные и ячеистые. Д- у некоторых видов крыльев нет. Е- тело тонкое и длинное. Ж - ротовые органы грызущие - сосущие. З- ротовые органы лежуще-сосущего типа. И- самка без крыльев. К- самки имеют яблечко. Л- некоторые виды живут семьями. М- нервная система примитивная. Н- ротовые органы колюще сосущие.

2. Из каких индивидов состоит пчелиная семья? А- из нескольких маток. Б- одной матки. В- около 10-50 тыс. рабочих, несколько тысяч самцов. Г- бескрылые рабочие. Д- сотни самцов. Е- сотни рабочих.

3. Изложите порядок работ, выполняемых рабочими пчелами в семье: А- строят соты. Б- чистят соты. В- ухаживают за маткой и личинками. Г- собирают нектар. Д- охраняют семью. Е- принимают нектар, собранный другими пчелами.

4. Укажите образование меда в правильном порядке: А - нектар свисает с соцветия. Б- нектар расщепляется и превращается в мед. В - пчелы собирают нектар. Г- смесь помещают в соты. Д- нектар поступает в зоб.

5. В каком порядке происходит сбор пыльцы пчелами? А- пыльца помещается в соты. Б- пыльца пристаёт к телу пчелы. В- пыльники заливают медом и запечатывают. Г- пчелы садятся на цветки. Д- приставив к телу пыльника помешают в корзиночку. Е- пчелы поднимаются в воздух.

6. Черты, свойственные шмелям: А- их семья состоит из десятков особей. Б - семья из матки, рабочих, солдат и мужских особей. В- семья из матки, рабочих, мужских особей. Г- семья из десятки тысяч особей. Д- между грудью и брюшком имеют стебелек. Е- На теле густые волоски. Ж- тело из черно-белых и желтых полосков. З- рабочие бескрылые. И- собирают нектар и пыльцу. К- питаются полупереваренной пищей.

7. Черты, свойственные муравьям (см. 6-задание).

8. Составьте парные ответы из насекомых и их характерных черт: А-муравьи. Б- муравей фараон. В-шмели. Г-пчелы. Д-самцы и самки муравьев, Е-пчелоздники: 1- различают ультрафиолетовый цвет. 2- опыляют бобовых растений. 3 - перед размножением образуют крылья. 4- личинки паразитируют в яйцах и личинках других насекомых. 5- не имеют жало. 6- обитают в домах.

Отряд Двукрылые (Diptera). Двукрылые - один из самых крупных и многочисленных отрядов насекомых, включающий около 160 тыс. видов. Ротовой аппарат у них колющий или лижущий. Они имеют лишь одну - переднюю пару крыльев, вторая пара - редуцирована. Личинка червеобразная без ног, а у высших представителей отряда даже без головы. Взрослые формы двукрылых питаются только жидкой пищей.

Среди двукрылых насекомых имеются кровососы (комары, мошки, слепни), и опылители, питающиеся нектаром (пчеловидки, шмелевидки). Личинки двукрылых развиваются в почве, воде и в гниющих пищевых отходах, в тканях животных и растений. У многих из них развито внекишечное пищеварение. У двукрылых насекомых не развиты сложные инстинкты заботы о потомстве как у перепончатокрылых, но по морфологическому усложнению строения они превосходят других насекомых. У них сильно специализирован ротовой аппарат, а процессы метаморфоза протекают наиболее сложно - от червеобразной личинки до сложно организованного имаго.

Отряд подразделяется на три подотряда: Длинноусые, или Комары (Nematocera), Короткоусые прямошовные (Brachycera-Orthorrhapha) и Короткоусые круглошовные (Brachycera-Cyclorrhapha).

Подотряд Длинноусые (Nematocera). Характеризуется длинными многочлениковыми усиками, наличием головной капсулы у личинки и покрытой куколкой.

Семейство Комары - долгоножки (Tipulidae). Отличаются от других семейств более крупными размерами тела и длинными ногами. Длина их тела может достигать 2-3 см, а ноги еще более длинные, они способны к автотомии. Долгоножки питаются нектаром цветков. Их личинки питаются в почве как сапрофаги и играют существенную роль в почвообразовательных процессах. Семейство Настоящие комары (Culicidae) встречаются во всех природных зонах и особенно многочисленно в местах с влажным климатом. У них ротовые органы колюще-сосущие. У кровососущих видов комаров кровью питаются лишь самки. Личинки и куколки развиваются в воде (рис.227) или во влажной почве. Наиболее распространены кровососущие комары родов *Culex* и *Anopheles*. Людей часто беспокоят обыкновенный комар (*Culex pipiens*) Малярийный комар (*Anopheles maculipennis*) является переносчиком возбудителя опасной болезни - малярии. Отличить малярийного комара от обыкновенного можно по четырем бурым пятнам на крыльях, длинным ногам, превышающим длины тела в два раза и по посадке брюшком вверх. Личинки малярийного комара отличаются короткими дыхательными трубочками и

горизонтальным положением тела, в то время как у обыкновенного комара личинки с длинными трубочками держатся наклонно к поверхности воды вниз головой. Куколки обыкновенного комара имеют более длинные дыхательные трубочки, чем у куколок малярийного комара.

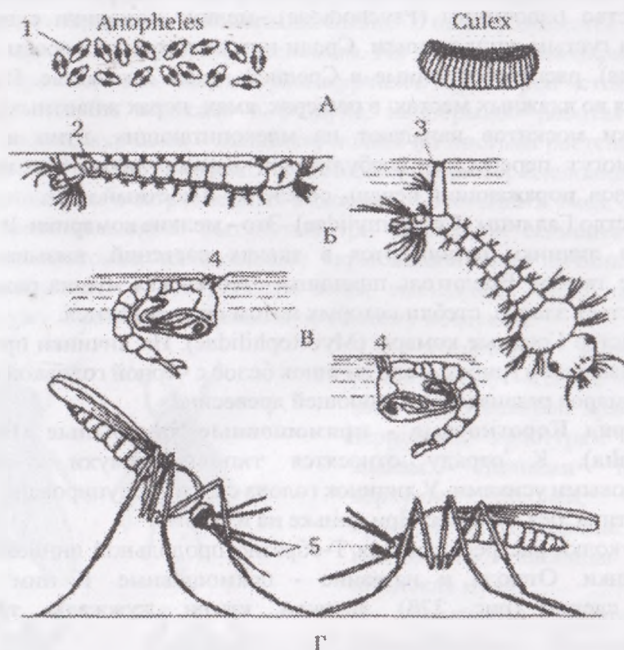


Рис. 227. Развитие комара малярийного (*Anopheles*) и обыкновенного (*Culex*). А-яйца, Б- личинки, В- куколки, Г- половозрелые самки: 1- поплавки на яйцах, 2-дыхательное отверстие, 3-дыхательный сифон, 4-дыхательные отростки, 5-нижнегубные щупики.

Семейство Комары-дергуны (*Chironomidae*) обитают у берегов водоемов. Они летают роями и издают melodичные звуки. За это их иногда называют *жужжальцами*. У них ротовые части недоразвиты. Имаго не питаются и живут недолго. Передние ноги длинные и выполняют функцию осязания. Личинки комаров дергунов развиваются на дне водоемов, и называется «мотылью». Ими обычно кормят аквариумных рыб. Мотыли красного цвета, так как в их гемолимфе содержится гемоглобин, обеспечивающий кожное дыхание в условиях дефицита кислорода. Личинки мотыля питаются микроорганизмами и скрывают свое тело в паутиных трубочках.

К семействам Мокрецы (*Ceratopogonidae*) и Мошки (*Simulidae*) относятся мелкие кровососущие комарики длиной 3-6 мм. Они вместе с другими скрытыми кровососами входят в состав гнуса. Личинки мокрецов

развиваются в воде или во влажной среде, а мошек - только в воде. Наиболее массовым видом является жгучий мокрец (*Culicoides pulicaris*), дающий несколько поколений за лето. Мошки-кровососы наиболее разнообразны в таежной зоне, где являются бичом для оленей и человека. Мошки могут переносить возбудителей туляремии, чумы, проказы и других заболеваний.

Семейство Бабочницы (*Psychodidae*) - мелкие комарики с пушистыми крыльями и густым жилкованием. Среди них имеются кровососы - москиты (*Phlebotomus*), распространенные в Средней Азии, Закавказье. Их личинки развиваются во влажных местах: в пещерах, ямах, норах животных, мусорных ямах. Самки москитов нападают на млекопитающих, птиц и человека. Москиты могут переносить возбудителей вируса лихорадки папатачи и лейшманиозов, поражающий печень, селезенку и костный мозг.

Семейство Галлицы (*Cecidomyiidae*). Это - мелкие комарики. Их имаго не питается, а личинки развиваются в тканях растений, вызывая галлы - разрастание тканей. Вредитель пшеницы - гессенская мушка развивается в пазухах листьев злаков, стебли которых потом обламываются.

Семейство Грибные комары (*Mycetophilidae*). Их личинки преимущественно развиваются в грибах. Тело личинок белое с черной головкой. Ряд видов грибных комаров развивается в гниющей древесине.

Подотряд Короткоусые - прямошовные двукрылые (*Brachycera-Orthorrhapha*). К отряду относятся типичные мухи с короткими трехчлениковыми усиками. У личинок голова сильно редуцирована, а куколки покрытого типа, без пупария. При линьке на имаго покровы куколки растрескиваются Т-образно продольной линией в области переднеспинки. Отсюда и название - прямошовные. К ним относятся семейства слепни (рис. 228), львинки, ктыри, жужжалы, толкунчики, зеленушки.

Семейство Толкунчики (*Empididae*) - это хищные мухи, личинки которых развиваются в почве. Они похожи на комариков, но отличаются от них короткими усиками и длинным хоботком. Толкунчики высасывают насекомых, нектар и растительные соки. У них передние ноги хватательные, при помощи которых они захватывают добычу - мелких двукрылых. Для толкунчиков характерны сложные брачные отношения. Они выполняют особые «танцы», а самцы некоторых видов предлагают самке «подарок» в виде убитой мушки во время брачного периода.

Семейство Мухи-зеленушки (*Dolichopodidae*) близко по экологии к предыдущему. Это хищные мухи с металлически-зеленым телом, охотятся на комариков и мошек. У зеленушек также сложные брачные отношения. Самцы исполняют сложные брачные танцы, играя «зеркальцами» на расширенных передних лапках. Зеркальца - отражающие поверхности на лапках. Некоторые виды, также как и толкунчики, приносят самкам в «подарок» мушку.

Подотряд Короткоусые - круглошовные двукрылые (*Brachycera-Cyclorrhapha*). К этому подотряду относятся мухи с очень короткими трехчлениковыми усиками со щетинкой на третьем членике. Личинки без

личинной капсулы, имеются лишь ротовые стилеты. Их куколка свободного типа и заключена в пупарий (оболочка из не сброшенной личиночной шкурки - экзунция). При выходе мухи пупарий открывается по округлой линии, поэтому этот род называется круглошовные.

Семейство Журчалки (*Syrphidae*) включает полезных опылителей. Их называют цветочными мухами-опылителями. У них проявляется мимикрия к жалящим перепончатокрылым насекомым. Их желто-черная окраска и форма тела имитирует ос, пчел, шмелей. Для журчалок характерен «стоячий» полет, когда муха как бы повисает в воздухе, непрерывно работая крыльями. Личинки многих журчалок - хищники, ползая по листьям растений, поедают тлей, листоблошек. Личинки некоторых видов, например пчеловидки (*Eristalis leuco*), развиваются в загрязненных водоемах и отстойных ямах. За длинный «хвост», представляющий вытянутые три последних сегмента брюшка с щипальниками на конце, их называют «крысками». Такие личинки время от времени всплывают к поверхности воды, выставляя свою дыхательную трубку наружу и заполняют трахейную систему воздухом.

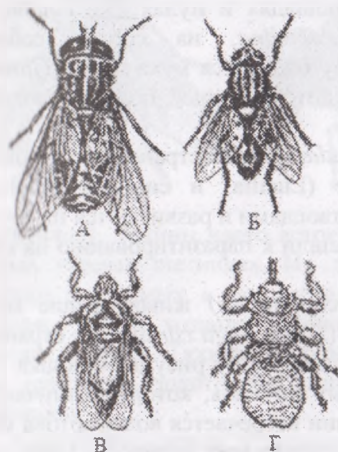


Рис. 228. Короткоусые двукрылые.

А - слепень, Б - вольфартова муха,
В - серая собачья кровососка,
Г - овечья кровососка.

Семейство Злаковые мухи (*Chloropidae*) - мелкие мушки (3-5 мм), часто пестрой окраски. Вредят зерновым культурам и диким злакам. Личинки повреждают верхушку стеблей, что часто приводит к отмиранию. К опасным вредителям пшеницы относится шведская муха.

Семейство Навозные мухи (*Scatophagidae*). Личинки многих навозных мух развиваются в навозе и питаются личинками других насекомых. Среди них имеются виды, личинки которых вредят злакам.

Семейство Настоящие мухи (*Muscidae*) - многочисленная и разнообразная группа двукрылых насекомых, объединяющих около 5000 видов. Личинки настоящих мух могут развиваться в гниющих органических остатках, где могут питаться как хищники или сапрофаги. Некоторые виды на фазе личинки паразитируют на растениях. Среди них встречаются паразиты насекомых. Среди настоящих мух много синантропных видов. Особенно часто встречаются в домах комнатная муха (*Musca domestica*). Ее личинки развиваются в навозе и нечистотах. Этот вид чрезвычайно плодовитый. Самка за несколько яйцекладок способна

откладывать до 600 яиц. Личинки комнатной мухи обладают внекишечным пищеварением. Они выделяют пищеварительные соки на пищевой субстрат и всасывают полупереваренную пищу.

Комнатные мухи распространяют различные инфекции (дизентерии, холеру, тиф, туберкулез), а также яйца гельминтов. Наряду с комнатной мухой в жилье человека встречаются внешне похожая на нее малая комнатная муха (*Fannia canicularis*) и осенняя жигалка (*Stomoxys calcitrans*). Жигалки могут прокусывать кожу человека. Указанные виды также распространяют инфекции. Многие виды настоящих мух вредят растениям. Личинки капустной мухи (*Delia brassicae*) повреждает капусту, а личинки луковой мухи (*D. antiqua*) развиваются в листьях лука, вызывая их засыхание.

Семейство Кровососки (Hippoboscidae) - паразиты птиц и млекопитающих. Обладают плоским и широким телом (6-8 мм) с очень цепкими ногами, приспособленными к движению в шерсти животных и перьях птиц. Летают плохо, многие - бескрылы. Живорождающие. Самки рожают несколько созревших для окукливания личинок. На домашних животных паразитируют виды рода *Hippobosca*: на лошадях и мулах - *H. equina*, на коровах - *H. variegata*, на верблюдах - *H. camelina*, на собаках - собачья кровососка *H. longipennis*. К этому семейству относится муха це-це (*Glossina palpalis*), переносица трипаномы, возбудителя сонной болезни людей в Африке.

Семейство Падальные мухи (Calliphoridae) распространено, в основном в тропиках. Часто встречаются зеленые (*Lucilia*) и синие (*Calliphora*) падальные мухи. Их личинки являются мертвоедами и развиваются на трупах животных. Некоторые падальные мухи перешли к паразитированию на коже некоторых животных.

Семейство Серые мясные мухи (Sarcophagidae) живородящие мухи. Широко распространена серая мясная муха (*Sarcophaga carnaria*) в странах с умеренным климатом. Их легко узнать по шашечному рисунку брюшка. Эта муха откладывает на мясо не яйца, а живых личинок, которые отличаются быстрыми сроками развития. В Средней Азии встречается вольфартова муха (*Wohlfahrtia magnifica*, рис. 227, Б), которая откладывает личинок в глаза, уши и раны домашних животных. Эта паразитическая муха наносит большой ущерб скотоводству.

Семейство Подкожные оводы (Hypodermatidae) - исключительно паразитические виды. Их личинки развиваются под кожей животных. У взрослых мух ротовой аппарат недоразвит. Самки откладывают яйца в шерсть животных, а вылупившиеся личинки внедряются в кожу, где проходят полностью свое развитие. Перед окукливанием они выходят из кожи на желваках через свищи наружу, падают на почву, где и окукливаются. Кожные оводы сильно вредят крупному рогатому скоту, оленям.

Семейство Желудочные оводы (Gastrophilidae) - большая специализированная группа паразитических мух. Их личинки развиваются в желудке животных. Это эндопаразиты (рис. 229). Самки желудочных оводов откладывают яйца

...у животных, часто около губ, щек. Личинки заглатываются животными и попадают в желудок, где они питаются слизью и кровью. После завершения развития личинки выходят наружу и окукливаются в почве. От желудочных оводов сильно страдают лошади, ослы.



Рис. 229. Желудочный овод (*Gastrophilus intestinalis*).

А - яйцо на шерсти. Б, В, Г - личинки разных возрастов, Д - самец, Е - самка.

Семейство Носоглоточные оводы (*Oestridae*) самки откладывают живых личинок в ноздри животных. Личинки заползают в носовые пазухи и там паразитируют. Взрослые личинки выползают из ноздрей животных и окукливаются в почве. От носоглоточных оводов нередко гибнут животные: овцы, олени, верблюды.

Семейство Тахины (*Tabanidae*). Тахины часто встречаются на цветах зонтичных. У них тело в густых черных щетинках. Их личинки являются эндопаразитами в теле насекомых, в том числе вредителей сельского и лесного хозяйства. Населяясь в теле хозяина, личинки выставляют задний конец тела с парой щупалец наружу. Тахины используются в борьбе с вредными насекомыми. Так, например, золотистая фазия (*Clytiomyia helluo*) истребляет вредную червотанку.

Семейство слепни (*Tabanidae*). В мировой фауне известно около 4400 видов. Населяют все континенты, кроме Антарктиды. Размеры тела варьируют от 6 до 30 мм. Окраска тела варьируется от бурой до серой или желтой. На нижней губе слепней расположено специальное приспособление, похожее на губку - с его помощью слепень подлизывает соки или вызывает жажду. Кровью питаются самки. Чтобы создать ранку и вызвать кровотечение, самка прокалывает или прорезает кожу своей жертвы, затем погружает в ранку свой хоботок. Слово «слепень» является производным от латинского «слепой». Дано из-за того, что насекомое в процессе кровососания теряет способность видеть. Личинки живут в реках с быстрым течением или почвах с различным режимом увлажнения. Самки нуждаются в крови и способны переносить туляремию, сибирскую язву и трипаносомоз.

Домашние задания. Двукрылые (С=56).

1. Черты, свойственные отряду двукрылых насекомых: А- задние крылья не развиты. Б- задние крылья превращены в булавовидные выросты. В- надкрылья узкие. Г- оба пара крыльев перепончатые. Д- задние крылья образуют орган звука. Е- надкрылья относительно слабо развиты.

2. Черты длинноусых двукрылых: А- ротовые органы лижущие. Б- ротовые органы колюще-сосущие. В- тело узкое. Г- тело толстое. Д- усики трех членистое. Е- усики много членистые. Ж- конечности короткие. З- конечности длинные. И- питаются жидкой гнилью, потом и кровью. К- питаются нектаром и кровью.

3. Характерные черты для короткоусых двукрылых. (см. 2- задание)

4. Ротовые органы домашней мухи: А- в виде утолщенного и мягкого хоботка. Б- в виде тонкого и длинного хоботка. В- хоботок из острых щетинок и двух желобков. Г- хоботок на кончике расширен. Д- на кончике хоботка имеется ротовое отверстие. Е- желобки хоботка образуют трубочку. Ж- щетинками прокалывают кожу. И- хоботок расположен под головой.

5. Ротовые органы малярийного комара (см. задание 4)

6. Определите характерные черты домашней мухи. А- органы вкуса на лапках. Б- вылизывает жидкую пищу. В- на пищу выделяют капли слюны. Г- самка питается кровью. Д- самец питается кровью. Е- в составе слюны имеются антикоагулянты, препятствующие свертыванию крови. Ж- слюна разжижает пищу. З- пищу находит по запаху. И- хозяина находит по запаху. К- чувствует запах углекислого газа и пот.

7. Характерные черты питания комаров (см. Задание 6).

8. Как размножаются домашние мухи? А- яйца откладывают в водоемы. Б- яйца откладывают в навоз. В- окукливаются в почве. Г- личинки питаются жидкой пищей. Д- для дыхания личинки поднимаются на поверхность воды. Е- личинки фильтруют воду. Ж- куколки развиваются в воде. З- личинки без головы и конечностей.

9. Как размножаются комары? (см. упраж. 8).

10. Переносчиками каких болезней является домашняя муха? А- дизентерии. Б- малярии. В- глазных болезней. Г- холеры. Д- чумы. Е- полиомиелит. Ж- брюшного тифа. З- гнойных болезней. И- ришты. К- сонной болезни. Л- глистов. М- неврита.

11. Чем характеризуются слепни? А- кровью питаются самки. Б- самцы и молодые самки питаются соками растений. В- у имаго ротовые органы не развиты. Г- активны в жаркие солнечные дни. Д- личинки подкожные паразиты. Е- яйца откладывают в воду или в почву. Ж- яйца откладывают на шерсть животных. З- личинки паразитируют на стенке желудка или под кожей. И- для окукливания выходят в почву. К- развитие личинки и окукливание происходит в почве.

12. Чем характеризуются оводы? (см. 8-задание)

Отряд Блохи (Siphonaptera, или Aphaniptera). Вторично бескрылые насекомые с уплощенным по бокам телом. Задние конечности сильно утолщены, прыгательные. Ротовые органы колоше-сосущие, приспособлены к питанию кровью. Блохи-эктопаразиты теплокровных животных: млекопитающих и птиц. Сплюснутость тела с боков облегчает их движение в волосах или перьевом покрове хозяина. Кровью питаются только имаго. Их куколки питаются разлагающимися остатками. Личинки и куколки развиваются в почве, в гнездах или норах животных.

На человеке паразитирует человеческая блоха (*Pulex irritans*, рис.230). Некоторые виды блох мало специализированы к хозяину. Например, человеческая блоха может питаться на кошках, собаках и лошадях. Большинство блохи специализированы к виду хозяина. На кошке живет кошачья блоха, на собаках - собачья, которые не переходят на человека. Блохи-грызунов могут нападать на других животных и человека. Блохи - опасные паразиты, могут переносить чуму. Чумные бактерии в кишечнике блох не погибают, а размножаются. Зараженная блоха, кусая человека, выделяет экскременты с бактериями, которые попадают в ранку.

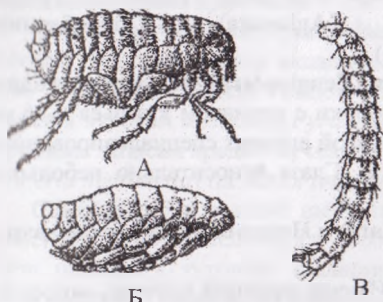


Рис. 230. Человеческая блоха.

А - имаго, Б - куколка, В - личинка.

Для предотвращения эпидемий чумы среди людей в Узбекистане работает противочумная станция, контролирующая состояние естественных популяций грызунов, в которых может случиться вспышка чумы.

Отряд Ручейники (Trichoptera). Ручейники - крылатые насекомые с недоразвитым грызущим ротовым аппаратом, с двумя парами перепончатых крыльев, покрытых волосками. На голове пара

фасеточных глаз и 2-3 простых глазка на темени. Усики очень длинные, нитевидные. В полете напоминают ночных бабочек. Встречаются обычно у воды. Имаго живут недолго и обычно не питаются. Гусеницеобразные личинки развиваются в воде в течение 1-3 года. Чаще всего они хищничают. Обычно строят домик из песчинок, мелких раковин моллюсков, кашежков и других материалов, которых они склеивают паутиной, выделяемой из шелкоотделительных желез (видоизмененные слюнные железы). Дышат личинки трахейными жабрами, которые располагаются пучками по бокам брюшка. Личинки окукливаются в домиках. Куколки имеют мощные мандибулы, с помощью которых прогрызают кокон и всплывают на поверхность воды, выползает на берег и превращается в имаго.

Личинки ручейников представляют корм для многих рыб. Большинство видов обитают в чистой проточной воде.

Отряд Чешуекрылые, или Бабочки (Lepidoptera). Крылья чешуекрылых покрыты мелкими чешуйками, представляющими собой видоизмененные волоски. Яркая и разнообразная окраска крыльев зависит от пигментов этих чешуек. Ротовой аппарат в виде сосущего хоботка и состоит из удлинённых максилл, образующих трубку. В покое хоботок в виде спирали сворачивается под головой. На голове бабочек имеется пара фасеточных глаз и усики различной формы. Личинки бабочек резко отличаются от имаго как по строению, так и по образу жизни. У личинки, называемой гусеницей, кроме трех пар грудных ног, имеются пять пар брюшных ложноножек. Ротовой аппарат личинок грызущий. Куколки покрытые, часто развивается в коконе.

Имаго чешуекрылых питаются нектаром цветков или сладкими соками растений, а их гусеницы, в основном, растительноядные. Бабочки - важная группа опылителей покрытосеменных, а их гусеницы нередко наносят существенный вред растениям.

Всего известно около 158 тысяч видов чешуекрылых. По современной классификации, в отряде выделяют четыре подотряда: Первичные зубатые моли (Zeugloptera), Бесхоботковые (Aglossata), Гетеробатмины (Heterobathmiina) и Хоботковые (Glossata).

Подотряд Первичные зубатые моли (Zeugloptera) - представлен одним семейством (Micropterigidae). Мелкие бабочки с размахом крыльев 4-15 мм. Голова в грубых торчащих чешуйках. Ротовой аппарат специализированный, грызущий. Питаются цветочной пылью. Глаза относительно небольшие. Усики короткие, нитевидные.

Подотряды Бесхоботковые (Aglossata) и Heterobathmiina включают по одному семейству.

Подотряд Хоботковые (Glossata). Имеют сосущий хоботок, который в покое находится в свернутом состоянии. Подотряд включает 6 инфраотрядов, и более 99% всех чешуекрылых.

Семейство Настоящие моли (Tineidae). Это мелкие, невзрачные бабочки. Передние крылья у них узкие, а задние с бахромкой волосков. Имаго нередко с недоразвитым ротовым аппаратом, не питается. Гусеницы причиняют ущерб шерстяным изделиям, зернам и продуктам питания. Настоящие моли богаты видами и распространены во всех географических зонах Земного Шара. Среди них много вредителей сельского хозяйства. Так, например, зерновая моль вредит запасам зерна, яблонная моль повреждает побеги яблони, тополиная моль в некоторые годы сильно поражает листья тополей. Кроме того, имеется большое число видов, гусеницы которых питаются продуктами животного происхождения (перо, мех, кожа). Среди них платяная моль (*Tineola bisellitella*) и шубная моль (*Tinea pellionella*) являются опасными вредителями изделий из меха и шерсти.

Семейство Листовертки (Tortricidae) морфологически близки к молям, но отличаются более толстым брюшком и пестрыми крыльями, складывающимися

скручивают. Гусеницы часто скручивают листья в трубочки при помощи паутины или живут внутри плода. Листовертки вредят деревьям в лесах, садах и парках. Они могут оголить деревья в годы массового размножения. К ним относятся опасные вредители хвойных деревьев. К листоверткам относится и опасный вредитель наших садов яблонная листовертка (*Laspeyresia pomonella*). Она поражает плоды яблонь, персика, вишни, груши и абрикоса. Самка на листьях плодовых деревьев откладывает более 100 яиц. Гусеницы сначала питаются молодыми листьями, затем плодами и семенами плодов. Гусеницы выгрызают ходы в яблоках. Пораженные плодожоркой плоды быстро портятся. Гусеницы окукливаются под корой деревьев. В течение года развивается 2-3 поколение плодожорки. Последнее поколение зимует в стадии куколки под корой или в почве. С наступлением весной в куколке развивается бабочка.

Семейство Стекланницы (*Aegeriidae*) - узкокрылые бабочки со свободными от чешуек участками крыльев («окошками»). У них наблюдается симбиоз с осами. Гусеницы прогрызают ходы в стеблях, корнях деревьев или трав. Среди стеклянниц немало вредных видов, например большая тополевая стеклянница (*Sesia apiformis*).

Семейство Огневки (*Pyralidae*) - мелкие бабочки, с ярким шелковистым блеском. В покое крылья складываются треугольником или трубкой вокруг тела. Гусеницы многих видов растительноядные. Опасным вредителем является луговой мотылек (*Pyrausta sticticalis*), вредящий многим культурам. Зерновым запасам вредит мучная огневка (*Pyralis farinalis*). Восковая огневка (*Galleria mellonella*) питается пчелиным воском, оплетая ячейки паутиной.

Семейство Настоящие шелкопряды (*Bombycidae*). К этому семейству относится тутовый шелкопряд - *Bombyx mori*. Его родина - Гималаи. В Китае шелководство. Позднее эта отрасль стала развиваться и в других странах.

Семейство Волнянки (*Limantriidae*). Бабочки с волосистым телом, часто с резким половым диморфизмом. Гусеницы с пучками волосков. Куколки в коконе. Развивается на деревьях. Большой вред причиняют древесным культурам непарный шелкопряд (*Limantria dispar*, и златогузка (*Euproctis chrysorrhoea*). У непарного шелкопряда самка крупнее с белыми крыльями, самец меньше с буровато-серыми крыльями и перистыми усиками. Гусеницы голые, волосатые, с тремя желтыми полосами, с пятью парами синих и шестью парами красных бородавок на спине. Гусеницы делают паутинные гнезда и полностью съедают листья, оголяя деревья. Куколки находятся в шелковистых коконах. Непарный шелкопряд многолетний вредитель. Каждая его самка откладывает от 300-400 до 1000 яиц. Волосатых гусениц шелкопряда неохотно боят птицы. Этот вид часто дает вспышки массового размножения. У златогузки бабочки с пучком шелковистых волосков на конце брюшка. У гусеницы развита предупреждающая окраска: вдоль спины проходят по две черные и белые полосы, а на 9-10-м сегментах имеются оранжевые бугорки.

с протоками ядовитых желез. Гусеницы златогузки часто полностью оголяют кроны деревьев.

Семейство Совки (Noctuidae). Самое большое семейство, включает около 30 тысяч видов. Бабочки обычно серые или бурые с толстым опушенным брюшком, усики нитевидные. Голые с пятью парами брюшных ног гусеницы встречаются на растениях и в почве. Куколки развиваются в почве. Многие, особенно, группа подгрызающие совки - опасные вредители. Озимая совка (*Scotia segetum*) распространена во всех климатических зонах, большой вред причиняет всходам зерновых культур. К вредителям относятся также совка-гамма, капустная и сосновая совки.

Семейство Пяденицы (Geometridae). Бабочки пядениц с нежными, чаще белыми крыльями и гребенчатыми усиками. Их гусеницы с 2-3 парами брюшных ног. Для движения гусеница изгибает тело петлей, при этом задние брюшные ножки отрываются от субстрата и ставятся рядом с грудными, а затем гусеница поднимает вверх передний конец тела, выбрасывает его вперед и спускается на грудные ноги. Такое движение сходно с измерением длины пядями, т.е. расстоянием между указательным и большим пальцами руки. Лиственным породам деревьев вредит зимняя пяденица (*Operophtera brumata*). В период массового размножения она наносит большой ущерб яблоням, грушам и другим садовым культурам. У зимней пяденицы выражен половой диморфизм: самцы с нормально развитыми крыльями, а самки с укороченными.

Семейство Павлиноглазки (Saturniidae). Павлиноглазки - крупные бабочки. Самая крупная из них бабочка - атлас (*Attacus atlas*) из Индии и Индокитая достигает 24 см в размахе крыльев. Всего известно около 1000 видов. Бабочки с толстым пушистым туловищем, на крыльях имеются глазчатые пятна. В Евразии встречаются большой ночной павлиний глаз, рыжий павлиний глаз, дубовая павлиноглазка, или китайский шелкопряд (*Antheraea pernyi*), который используется в шелководстве.

Семейство Бражники (Sphingidae). Быстро летающие бабочки с сигарообразно обтекаемым телом. Передние крылья узкие и длинные, задние короткие. Внешний вид бабочек напоминают птиц. У бражников очень длинный хоботок, и они извлекают нектар из самых глубоких нектарников (табак, гвоздичные, флоксы). Крупным бражником является мертва голова (*Acherontia atropos*), олеандровый бражник, бражник - языкан. В лесных массивах гусеницы соснового бражника (*Sphinx pinastri*) объедают хвою сосны. Некоторые бражники, например бражник-шмелевидка имитируют шмелей.

Семейство Белянки (Pieridae). Крылья бабочек белой, реже желтой окраски, с темными пятнами. Имаго питается нектаром, а гусеницы листьями растений. Бабочки средних, реже - крупных размеров, размах крыльев большинства видов не превышает 45-60 мм. Тело тонкое. Голова округлая, глаза голые. Крылья большие, широкие. В спокойном состоянии они приподняты над спиной у бабочек и сложены в вертикальной плоскости.

Хоботок хорошо развитый, складывается пружинообразно. Переднее крыло имеет форму прямоугольного треугольника. Заднее крыло округло-овальное, без выемки, с 2 анальными жилками. Нередко у представителей семейства развит половой диморфизм и (или) сезонный диморфизм, который может проявляться как в размерах, так и в окраске. Бабочки активны исключительно днём. Полёт разнообразен по характеру, нередко достаточно дальний и сильный. Некоторые виды мигрируют. Имаго питаются нектаром цветов.

Гусеницы капустной (*Pieris brassicae*, рис.231) и репной белянки (*P. rapae*) наносят вред культурам из семейства крестоцветных растений. Вблизи водоемов часто встречаются желтушники.

Семейство Нимфалиды (*Nymphalidae*) особенно многообразны. У нас часто встречаются: крапивница (*Aglais urticae*), траурница (*Nymphalis antiopa*), множество видов перламутровок, шашечниц. Нимфалиды иногда собираются стаями и совершают перелеты.

Семейство Сатириды (*Satyridae*). В окраске крыльев преобладают коричневые и бурые тона. На крыльях сатирид часто расположены глазчатые пятна. В нашей фауне часто встречается серый сатир.

Семейство Голубянки (*Lycaenidae*) - более мелкие бабочки, часто с резким диморфизмом в окраске: самцы - голубые, самки - бурые.

Дневные бабочки участвуют в опылении растений и имеют эстетическое значение в природе. Их гусеницы в большинстве случаев развиваются на дикорастущих растениях, но не наносят им существенного вреда.

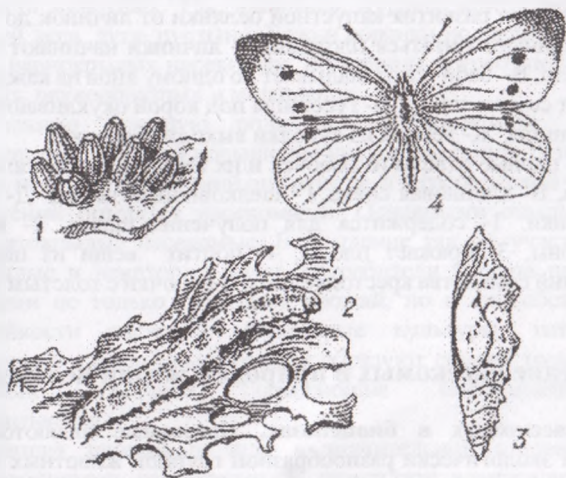


Рис. 231. Капустная белянка. 1 – яйца, 2-гусеницы, 3-куколка, 4- бабочка.

Домашние задания. Чешукрылые (С=48).

1. Какие черты свойственны отряду чешукрылых? А- крылья плотные, Б- крылья покрыты мелкими чешуями, В-ротовые органы колюще-сосущие, Г-ротовые органы сосущий хоботок, Д- у личинок отсутствуют брюшные ножки,

Е-на брюшном отделе 3-5 пар ножек, Ж- личинки питаются жидкой пищей, З- ротовые органы личинок сосущие, И- ротовые органы личинок грызущие, К- личинки питаются твердой пищей.

2. Признаки дневных бабочек: А- тело узкое, Б- усики булабовидные, В- тело толстое, Г- крылья широкое, Д- в покое крылья складываются вертикально, Е- крылья узкие, Ж- в покое крылья складываются горизонтально, З- быстро машут крыльями, И- вечером не активны, К- днем не активны, Л- у имаго не развиты ротовые органы, М- имаго питается нектаром.

3. Какое значение имеют дневные насекомые? А- имеют эстетическое значение, Б- многие вредители растений, В- многие полезные, Г- некоторые одомашнены, Д - участвуют в опылении растений, Е - личинки портят шерстяные изделия и запасы продуктов.

4. Черты, свойственные ночным бабочкам: (2- задание).

5. Значение ночных бабочек (3- задание).

6. Укажите дневных бабочек: А- плодоярка, Б- шелковичный червь, В- капустная белянка, Г- перламутровка, Д- сатиры, Е- моли, Ж- хлопковая совка, З- аполлон.

7. Укажите ночных бабочек (6- задание)

8. Характерные черты строения капустной белянки. А- крылья светлой окраски, волосистые, Б- крылья белые с темными пятнами, края темные, В- имаго питается нектаром, Г- имаго не питается, Д- личинки питаются на цветках капусты, Е- гусеницы питаются листьями капусты.

9. Определите цикл развития капустной белянки от личинок до яйца: А- позже личинки начинают питаться плодами, Б- личинки начинают питаться мягкой тканью листа, В- бабочка откладывает по одному яйца на каждый лист, Г- личинка съедает семя плода, Д- гусеницы под корой окукливаются, Е- из яйца выходят гусеницы, Ж- весной из куколки выходит бабочка.

10. Составьте парные ответы из бабочек и их свойств: А- плодоярка, Б- капустная белянка, В- хлопковая совка, Г- шелковичный червь, Д- моль, Е- махаон, Ж- бражники: 1- содержится для получения шелка, 2- поражает коробочек и бутоны, 3- поражает плоды, 4- портит вещи из шерсти, 5- повреждает растений семейства крестоцветных, 6- бабочки с толстым телом, 7- в красной книге.

Значение насекомых в природе и жизни человека

Значение насекомых в биоценозах. Насекомые являются самой многочисленной и экологически разнообразной группой животных на суше. По этой причине они играют существенную роль в круговороте веществ, происходящих в наземных биоценозах. Они составляют важное звено в цепи питания организмов, так как участвуют во всех этапах деструкции органических веществ, создаваемых живыми организмами. Среди насекомых имеются консументы первого порядка – потребители зеленых растений – фитофаги; консументы второго порядка – хищники и третьего порядка –

растения, питающиеся животной пищей; редуценты — разрушители органических остатков растительного и животного происхождения. Так, например, в биоценозе леса и луга растениями питаются насекомые — фитофаги: тли, клопы, жуки листоеды, гусеницы бабочек. Их в свою очередь поедают хищные насекомые: златоглазки, божьи коровки, хищные клопы, жуки жужелицы и паразиты: личинки наездников и мух тахин. А не переваренные фитофагами растительные остатки в экскрементах животных перерабатываются насекомыми — сапрофагами: навозными жуками, личинками мух и другими. Трудно перевариваемая древесина является пищей для ксилофагов: термитов, короедов, личинок усачей, златок, долгоносиков. Животные остатки и их трупы поедается мертвоедами, кожеедами, личинками мух и других. Группа насекомых — сапрофагов и ксилофагов способствует процессу почвообразования (многие виды).

В свою очередь, сами насекомые тоже являются пищей для многих более крупных животных (земноводных, пресмыкающихся, насекомоядных птиц и млекопитающих). В некоторых странах люди тоже используют в пищу насекомых, например, в Японии — личинок ручейников, в Китае — личинок усачей, в Африке — саранчовых.

Насекомые участвуют в регуляции численности растений и животных. В природных биогеоценозах фитофаги уничтожают ослабленные растения. Поэтому насекомых-ксилофагов можно обнаружить только на засыхающих или срубленных деревьях. Хищные и паразитические насекомые регулируют численность животных. Так, например, муравьи контролируют численность обитателей леса, луга, пустыни. Божьи коровки подавляют численность тлей и других равнокрылых насекомых. Жужелицы истребляют почвообитающих насекомых, паукообразных и моллюсков.

Неоценимо большую роль играют насекомые, осуществляющие перекрестное опыление и повышение урожая растений. В зонах с умеренным климатом почти 30% растений опыляются, а в тропической части Земли более 50% растений опыляются насекомыми. Основными опылителями являются перепончатокрылые насекомые. В опылении так же участвуют двукрылые, чешуекрылые и некоторые жуки, потребители пыльца цветков. Опыление насекомыми не только повышает урожай, но и способствует повышению устойчивости растений. Некоторые культуры, например, гречиха, подсолнечник, клевер опыляются, и образуют семена только при опылении насекомыми. Растения, опыляемые насекомыми, называются энтомофильными.

Эволюция насекомых шла в значительной степени сопряженно с покрытосеменными растениями. В результате возникали взаимовыгодные приспособления (мутуализм) между ними. В частности, у насекомых развивался длинный хоботок, для высасывания нектара из цветка, способность тонкого чувства запаха и цветное зрение для отыскания нектароносных растений. Строение цветка покрытосемянных, их окраска, запах, выделение

нектара и избыточную пыльцу является своеобразным приспособлением к привлечению насекомых.

Насекомые - производители продуктов питания и сырья для промышленности. Человек с глубокой древности начал использовать насекомых для получения некоторых продуктов. В результате отдельные виды насекомых стали объектами промысла и искусственного разведения.

Пчеловодство. Древние люди занимались сбором меда диких пчел. Впоследствии они научились искусственно разводить пчел. В настоящее время медоносную пчелу разводят почти во всех странах мира. Пчеловодство стало важной отраслью сельского хозяйства. Селекционерами выведены многие породы пчел. Главными продуктами пчеловодства являются мед и воск, выделяемый рабочими пчелами для постройки сот. Пчеловодство дает и другие продукты: прополис - смолистое вещество с бактерицидными свойствами, выделяемое пчелами для промазки гнезда; пчелиный яд и пчелиное молочко, которое пчелы выделяют из особых желез для кормления личинок. Прополис и пчелиный яд используются в медицине, пчелиное молочко - в парфюмерной промышленности. Развитие пчеловодства является гарантом для получения хорошего урожая культурных растений. Для этого ульи с пчелами специально вывозят в цветущие сады и на поля с клевером, люцерной, гречихой, подсолнечником, а также на огородные культуры.

Шелководство. Шелк, вырабатываемый гусеницами тутового шелкопряда для свивания коконов, использовался людьми для изготовления особо ценных тканей. Шелководство как отрасль сельского хозяйства возникло в глубокой древности в странах Юго-Восточной Азии. В Китае и Японии научились разводить дубового шелкопряда для получения шелка чесучи. Дубовый шелкопряд встречается еще и в диком состоянии в Китае и на Дальнем Востоке. Его гусеницы питаются листьями дуба и березы.

Родиной тутового шелкопряда считается Китай, где шелководством занимались еще 4,5 тысяч лет назад. Кормовым растением для гусениц тутового шелкопряда является листья шелковицы, которое произрастает только в странах с теплым климатом. Шелковая нить из коконов тутового шелкопряда является наиболее тонкой и высококачественной. В последние годы учеными селекционерами и генетиками выведены высоко продуктивные породы тутового шелкопряда и сорта шелковицы, дающие высокий урожай шелочной массы.

Кроме того, из продуктов насекомых получают лак, краски и лекарственные вещества. Лаковые червецы (отряд Homoptera) выделяют особые секреты, из которых получают натуральный лак - шеллак. Из сушеных жуков - нарывников изготавливают лекарство — кантаридин. Арапатская кошениль (*Porphyrophora hameli*) культивируется для получения красной краски — кармина.

Биотехнология насекомых. Биотехнология - наука, разрабатывающая методы разведения организмов в производственных целях. Древнейшим направлением биотехнологии является пчеловодство и шелководство.

прямая развивается новые направления биотехнологии, в том числе энтомофагов.

1. **Разведение энтомофагов.** Энтомофаги - хищные и паразитические животные, истребляющие вредных для человека насекомых. Их используют для защиты растений от вредителей. Например, наездник-яйцед трихограмма (*Trichogramma*) используется в борьбе с совками, луговым мотылком, плодожоркой и другими. Для этого на биофабриках разводят трихограмму на одном из ее хозяев - зерновой моли. Из Америки для борьбы с ботаническим жуком завезены хищные клопы подизус (*Podisus maculiventis*) и периллус (*Perillus bioculatus*). Этих клопов разводят на яйцах и личинках ботанического жука, а также зерновой моли, а затем вывозят на картофельные поля. Для борьбы с глями, червецами и кокцидами разводят божьи коровки.

К перспективным энтомофагам относятся паразитические перепончатокрылые, жуки жужелицы, стафилиныды, личинки двукрылых и паукообразных. Для охраны леса от вредителей разводят лесных муравьев и муравьиных отводков - переноса части гнезда.

2. **Разведение насекомых-фитофагов.** Насекомых - фитофагов разводят для лабораторного разведения энтомофагов и для борьбы с сорняками. Например, в Австралии была успешно решена проблема борьбы сорняком марьяном путем акклиматизации фитофага специализированного жука *Phytomyza orobanchia*. Для борьбы с сорняками в Европе разводят заразиховую фитомизу (*Phytomyza orobanchia*), которая уничтожает злостного сорняка заразиху.

3. **Разведение насекомых-нектарофагов.** К насекомым-нектарофагам относятся опылители растений, питающиеся нектаром. В США успешно осуществляется разведение пчелы-листореза (*Megachile rotundata*), опыляющей люцерну. Кроме того, ведётся работы по разведению пчелы осмии (*Osmia tific*) - опылителя плодово-ягодных культур. Развивается работы по разведению шмелей - ценных опылителей растений.

4. **Разведение насекомых - сапрофагов.** Для переработки навоза и получения с получением биоудобрений и кормового белка стали использоваться насекомые - копрофаги и сапрофаги. Это является перспективным направлением для организации безотходного производства. Для этой цели используется синантропные навозные и комнатные мухи. Их разводят на биоорганических отходах. Потомство одной пары мух в течение жизни дает биомассу от 625 до 1800 т. Живых личинок мух используют для получения кормового белка, который добавляют в комбикорм для домашних животных. А переработанные личинками отходы используются как биоудобрение.

5. **Разведение насекомых в научных и эстетических целях.** Насекомые широко используются в культуре, имеют короткий жизненный цикл. По этой причине они являются идеальными объектами для решения многих проблем генетики, физиологии, эмбриологии, экологии, теории эволюции. На плодовой мушке-дрозофиле (*Drosophila*) проводят классические опыты по генетике, биологии развития и сформулированы важные концепции в области теории эволюции.

Насекомых разводят на корм аквариумным рыбкам. Особенно широко используют в этих целях личинок комаров-хирономид, которых называют мотылем. Для кормления певчих птиц и содержания амфибий и рептилий в неволе используют личинок мучных жуков-хрушаков. В последнее время в зоопарках большое внимание уделяется содержанию красивых и удивительных по форме насекомых в инсектариях. В теплицах с тропическими растениями разводят крупных бабочек - опылителей орхидей и других редких растений. При создании национальных парков особое внимание уделяется меры по восстановлению популяций редких и исчезающих видов насекомых.

Вредные насекомые и борьба с ними. Большинство видов насекомых питаются зелеными растениями. Они могут питаться различными органами растений. Одни из них причиняют ущерб растениям подгрызая ткани растений. Другие проникают внутрь растительной ткани и вызывают утолщения - галлы. Такие галлы могут возникнуть на любой части: в корнях, стеблях, плодах, листьях растений. Среди насекомых много паразитов человека и животных. Многие виды насекомых являются переносчиками возбудителей опасных заболеваний человека и животных. Нередки случаи массовой гибели посевов на огромной площади из-за вспышки численности вредителей.

Особенно большой урон сельскому хозяйству наносит массовые вспышки вредных насекомых. Некоторые виды вредных саранчовых, тлей, клопов, бабочек при благоприятных погодных условиях способны размножаться в массовом количестве. Подобное размножение насекомых связано с хозяйственной деятельности человека. Так как, человек выращивая одни и те же культуры на одном и том же поле долгие годы, создает благоприятные условия для массового размножения насекомых - монофагов питающиеся на этой же культуре.

1. Насекомые - вредители растений. Растениями питаются сотни и даже тысячи видов насекомых. Но не все виды фитофагов являются опасными вредителями. К числу наиболее вредных видов на посевах сельскохозяйственных культур, дающих массовые вспышки численности, можно отнести азиатскую саранчу, итальянского пруса, марокканскую кобылку, жуков-щелкунов, клопа вредной черепашки, хлопковую и озимую совки, непарного шелкопряда и колорадского жука.

Вредители плодово-ягодных культур. Для каждой группы плодовых культур существует свой состав вредных насекомых. Например, основными вредителями яблони являются яблонная плодожорка (рис.232), портящие плоды, яблонный долгоносик, повреждающий завязи цветков, гусеницы яблонной моли, объедающие листья и молодые побеги. Самым опасным вредителем виноградников является филлоксер. Цитрусовым культурам вредят червецы и щитовки. К числу многоядных и опасных вредителей садов относятся кольчатый и непарный шелкопряд, белая американская бабочка, листовертки, плодовые моли, тли, цикады, щитовки.

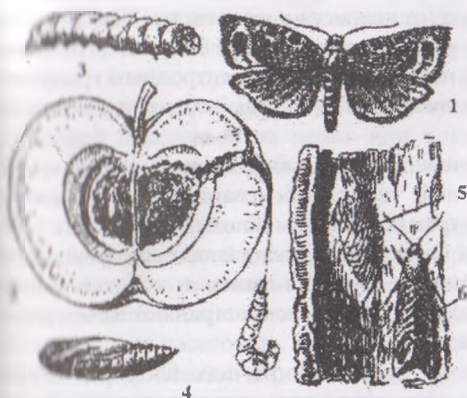


Рис. 232. Развитие яблоневой плодожерки.

1-бабочка, 2-поврежденный плод, 3-гусеница, 4-куколка, 5-куколка на коре дерева, 6-бабочка под корой дерева.

Вредители лесных насаждений. Больше всего деревьям причиняют вред непарный и кольчатый шелкопряды, оголяющие большие площади лесов. Опасным вредителем тополя

является тополевая моль, гусеницы которой минируют листья. Гусеницы тополевой моли несъедобны для птиц и насекомых-энтомофагов. На всех деревьях многочисленны листогрызущие жуки листоеды, хрущи и долгоносики, гусеницы листоверток и пядениц. Среди сосущих вредных насекомых много видов тлей, листоблошек и цикад.

Вредители зерновых запасов. Особую группу насекомых составляют вредители, повреждающие зерно в хранилищах. К ним относятся жук-хрущак, амбарный долгоносик, мучная огневка, амбарная и зерновая муха. Эти насекомые не только уничтожают зерновые запасы, но и выделяют ядовитые вещества. Употребление в пищу сильно зараженного вредителями зерна или муки приводит к пищевым отравлениям. Повреждение зернового материала насекомыми резко снижает всхожесть семян.

2. Насекомые-паразиты и переносчики заболеваний человека и животных. Узко специализированными эктопаразитами человека среди насекомых являются только вши, обитающих на теле человека и в его одежде. Некоторые виды паразитических насекомых человека могут жить и на животных. Вшивый клоп обитает в жилище человека, паразитирует преимущественно на человеке, но частично и на домашних животных. К общим паразитам человека относятся блохи, паразитирующие на крысах, мышах, кошках и нападающие на человека. Помимо специализированных паразитов имеется много всеядных двукрылых, нападающих на теплокровных животных: комары, мухи, москиты, мошки, некоторые мухи. Эти кровососы часто достигают большой численности и получили название «гну» за причиняемые человеку и животным неприятности.

Паразитические насекомые приносят человеку и животным ущерб не только раздражением кожи, но и как переносчики возбудителей опасных заболеваний. Передача возбудителя может осуществляться одним видом насекомого от организма одного вида-хозяина. Например, комары рода *Anopheles* переносят малярийного плазмодия от человека к человеку. В других случаях

передача возбудителя болезни может осуществляться насекомыми животных к человеку, или наоборот, от человека к животному. Так, например муха-цеце передает трипаносому - возбудителя сонной болезни антилопам и человеку; блохи передают вибрионы чумы диким синантропным грызунам и человеку. Лейшмании - возбудители пендинской язвы передается москитом от грызунов человеку.

Кровососущие насекомые передают от животных к человеку, или случайному хозяину, возбудителей таких заболеваний, как бешенство, энцефалит, мышинный тиф, туляремию, лейшманиозы. Инфекции могут распространяться синантропными насекомыми, не являющиеся кровососущими: комнатные мухи, тараканы. Комнатные мухи на лапках и хоботке разносят бактерии и загрязняют пищу человеку. Мухи распространяют возбудителей дизентерии, брюшного тифа, холеры.

Домашние птицы страдают от пухоедов, птичьих блох, от которых нередко гибнут молодые особи и снижается продуктивность взрослых птиц. На домашних млекопитающих паразитируют особые виды вшей и блох, мухи-кровососки, власоеды, оводы. Личинки оводов развиваются в желудке лошадей, под кожей крупного рогатого скота, в носовых пазухах овец и верблюдов. Кровососущие насекомые переносят возбудителей многих специфических заболеваний домашних животных. Так, слепни переносят трипаносомные заболевания рогатого скота (нагану), верблюдов (суауру).

3. Насекомые - вредители кожно- меховых изделий и деревянных построек. Насекомые могут питаться различными органическими веществами, несъедобными для других животных. Наибольший вред материалам животного и растительного происхождения, кожно-меховым сырью, шелководству, музейным коллекциям, книгохранилищам наносят кожееды из семейства Dermestidae. Меховым и шерстяным вредят платяные и шубная моли, на долю которых приходится до 90% потерь. Древесным материалам вредят мелкие жучки точильщики из семейства Anobiidae, личинки которых протачивают ходы в мебели, стенах, деревянных полах.

Большой вред древесным сооружениям, книгохранилищам и ботаническим коллекциям в южных странах мира наносят термиты. Туркестанский термит наносит ущерб на деревянные части домов и деревянные конструкции исторических зданий в Средней Азии. Почвенные термиты в поисках пищи могут мигрировать далеко от своего гнезда и прогрызать разные материалы на своем пути. Сухим древесным конструкциям и изделиям часто вредят также домовый усач, древогрызы, долгоносики, трухляки.

Борьба с вредными насекомыми. Против насекомых - вредителей материалов используются различные репелленты с отпугивающим запахом, химические промазки, окутывание газом и другие меры. Борьба с вредными насекомыми делится на механические, химические, биологические и агротехнические.

Механические меры борьбы с вредными насекомыми включают сбор и уничтожение насекомых. Например, рытье ловчих канавок для ползающих, передвигающихся по поверхности почвы (пешая саранча, кузнечики, совок, лугового мотылька); срезание с ветвей кладок яиц вредителей. Ручной сбор колорадского жука с кустов картофеля; отряхивание насекомых с деревьев на полог или шиты (гусениц бабочек, листоедов). Механические меры борьбы можно применять на небольших площадях, в садах и подсобных хозяйствах.

Химические меры борьбы включают уничтожение вредных насекомых при обработке полей ядохимикатами. Преимуществом химического метода борьбы являются возможности обработки полей механизмами на больших площадях. Однако, при применении химических мер борьбы уничтожаются не только вредные насекомые, но и полезные животные: опылители, энтомофаги и биоинформаторы. Кроме того, применение ядохимикатов нередко приводит к повышению устойчивости вредных насекомых к химикатам и может сказываться на здоровье человека и животных. Нередки случаи отравления людей плодами и овощами, выращенным на обработанных химикатами участках. В последние годы идет активный поиск препаратов избирательного действия по отношению к определенному виду вредителя, со слабой токсичностью, легко распадающихся и не вызывающих загрязнения среды. Ведутся работы по использованию гормонов - регуляторов роста насекомых. Путем синтеза получены органические вещества, сходные с естественным гормоном насекомых. Использование их нарушает нормальное развитие насекомых - вредителей и приводит их к гибели. Кроме того, идет поиск отпугивающих веществ - репеллентов против вредителей. Так, широко используются средства от комаров и других кровососов - диметилфталат, от мух - шифтатин, лаванда, от термитов - креазол.

В борьбе с насекомыми применяются и аттрактанты - привлекающие вещества в виде различных ловушек. В качестве аттрактантов используются феромоны насекомых - пахучие вещества, выделяемые для привлечения особей другого пола, или их синтетические заменители. Чаще феромонами привлекают ловушки для массового отлова самцов непарного шелкопряда и вишневой плодожорки. Применение половых аттрактантов приводит к значительному уменьшению численности самцов вредных насекомых, и вследствие этого, большинство самок остаются неоплодотворенными.

Для обработки складов, подвалов, хранилищ от вредных насекомых используются токсичные летучие вещества, и репелленты - отпугивающие насекомых вещества.

Биологические методы борьбы с насекомыми являются наиболее перспективными и безвредными для окружающей среды и человека. Биологические методы включают использование энтомофагов, патогенных микроорганизмов и генетические методы. При биологическом методе хищные и паразитические энтомофаги - наездники (рис.233) в массовом количестве искусственно выращиваются в биолaborаториях, и затем выпускают на поля

для снижения численности вредителей. Кроме того, принимаются меры по накоплению естественных энтомофагов на полях. В борьбе с вредными насекомыми, завезенных из других регионов, разводят интродуцированных родины вредителя энтомофагов. Например, для борьбы с колорадским жуком используются хищные клопы, против калифорнийской щитовки - хищный жук - родолия, завезенные из Америки. В биологической борьбе так же применяются патогенные организмы - возбудители грибковых и вирусных заболеваний насекомых. В Сибири использованы грибковые болезни против соснового шелкопряда, в Калифорнии - вирус полиэдроза - в борьбе с гусеницами на люцерне.

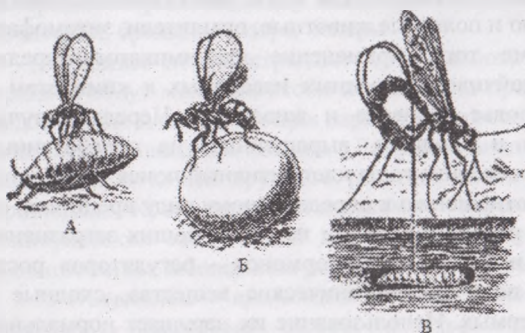


Рис.233. Наездники. А - наездник *Aphelinus* откладывающий яйцо в тело кровяной тли, В - трихограмма *Trichogramma evanescens*, откладывающая яйцо в яйцо бабочки, В - наездник меласса *Thalessa lunata* откладывающий яйцо в личинку рогохвоста находящейся под корой дерева.

В последнее время ведется активный поиск по использованию бесплодных мутантов вредных насекомых. Так, во Флориде и на острове Кюрасао в США созданием бесплодных мутантов была истреблена муха, поражающая домашних животных. Перспективен так же и другой генетический прием - влияние на регуляцию пола вредных насекомых увеличением численного соотношения самцов, что приводит к резкому сокращению численности вида. Однако, биологические методы борьбы с вредителями еще широко не применяется из-за дороговизны культивирования биологических агентов.

Агротехнические и организационные методы регуляции численности насекомых. Задачей этого метода является поддержание численности вредителей насекомых на безопасном уровне. Вредители чаще всего поражают растения ослабленных и произрастающих в неблагоприятных условиях. По этой причине необходимо выращивать сорта, хорошо приспособленные к климатическим и почвенным условиям региона. Внесение удобрений и полив, орошение посевов по определенной схеме, промывка солей на участках засоленной почвой создают благоприятные условия для нормального роста и развития растений, повышают их устойчивости к вредителям.

Для предупреждения массовых вспышек численности вредных насекомых, которые могут питаться на сорных растениях, проводят борьбу

...насекомых. Например, весенние поколения хлопковой совки развиваются на однолетних растениях, а летнее поколение с началом цветения хлопчатника переносит на эту культуру.

Для борьбы с вредителями - монофагами, необходимо строгое чередование культур в севообороте. Бессменные посевы одной и той же культуры на одном поле приводит к массовому размножению вредителей - монофагов. Кроме того, необходимо учитывать сроки посева культуры и сбора урожая, чтобы не допустить благоприятных условий для размножения вредителей. Насаждение лесополос вокруг посевов способствует накоплению полезной фауны энтомофагов и опылителей. Чтобы остановить проникновение вредителей из других стран, проводятся карантинные мероприятия. В последнее время селекционерами особое внимание в борьбе с вредными насекомыми уделяется к созданию устойчивых к ним сортов. Созданы устойчивые сорта картофеля к колорадскому жуку.

Интегрированные методы борьбы заключается в комплексном использовании разнообразных методов борьбы с вредными насекомыми. Задачей этого метода является управление численностью вредителей до экономического порога вредоносности. Для чего составляется перечень принимаемых мероприятий, полезных как с экономических, так и с экологических позиций. При этом учитывается, чтобы принятые меры не приводили к загрязнению окружающей среды и к нарушению природных связей между организмами, которые могут привести к экологическим катастрофам. Инсектициды в интегрированном методе используются в ограниченном масштабе, только на участках с численностью вредителей выше порогового значения. Интегрированное использование агротехнических, биологических и других методов в борьбе с вредными насекомыми позволит резко сокращать нормы внесения инсектицидов и даже полностью отказаться от них. Интегрированная борьба с вредными насекомыми требует научного подхода в организации сельского хозяйства, использования программного управления и вычислительной техники.

Филогения и экологическая радиация насекомых

Палеонтологические материалы свидетельствуют о древности надкласса шестиногих. Ископаемые коллемболы известны из силура, первичнобескрылые насекомые из девона. А в карбоне процветали уже крылатые насекомые из инфракласса Palaeoptera. Данные сравнительной морфологии и эмбриологии доказывают происхождение шестиногих от общих с многоножками предков - первично трахейных (Plesiomcheta). У низших шестиногих из класса открыточелюстных сохраняются рудиментарные ножки на брюшке. А в эмбриональном развитии крылатых насекомых часто выражена закладка ножек на всех туловищных сегментах.

Основные этапы эволюции шестиногих представляется следующим образом. От предков первичных трахейных обособились первые шестиногие с рудиментарными конечностями. Их дальнейшая эволюция развивалась в двух направлениях. Первое привело к появлению класса скрыточелюстных со скрытым ротовым аппаратом со специализацией к микрофаги, а второе направление - к открыточелюстным, питающиеся разнообразной пищей. Как полагает М.С.Гиляров, происхождение открыточелюстных насекомых связано с переходом от скрытого образа жизни в почве к открытому обитанию на поверхности почвы и на растениях. Появление крыльев связано с лазящим образом жизни и необходимостью парить при падении с древовидных растений.

Крылья насекомых возникли из кожных складок грудных сегментов. У древних крылатых насекомых из отложений карбона имелись паранотальные выросты, похожие на зачаточные крылья. Древние крылатые насекомые относились к инфраклассу Paleoptera с нескладывающимися крыльями. Большинство из них вымерли, и в современной фауне осталось лишь два отряда: отряд Поденки и отряд Стрекозы. Ископаемые стрекозы были более крупными: некоторые из них достигали 75 см в размахе крыльев. По-видимому, от общих предков с древнекрылыми сформировались новокрылые насекомые со складывающимися крыльями. Уже в карбоне встречались отряды примитивных таракановых, прямокрылых, жуков, веснянок, сетчатокрылых. В дальнейшем оформлялся современный состав отрядов насекомых.

Крупным ароморфозом в развитии насекомых явилось формирование насекомых с полным превращением. Появление в онтогенезе насекомых с полным превращением, личинок, не похожих на имаго, расширило их экологические возможности. Большинство современных отрядов насекомых сложились в мезозое. Они заняли разнообразные экологические ниши с образованием множества жизненных форм.

Насекомые заселили не только поверхность суши, но и почву, растительный покров, воздушную среду и частично стали вторичноводными. Некоторые насекомые являются эктопаразитами и крайне редко эндопаразитами животных. В пределах каждой группы различаются разные жизненные формы с различиями в типе движения, что сказывается особенно существенно на их облике: бегающие, ползающие, роющие, плавающие, прыгающие. Экологическая радиация насекомых в процессе эволюции проходила в несколько этапов. У древних первичнобескрылых шестиногих развивались приспособления к жизни в поверхностных слоях почвы, реже на растениях или на поверхности воды. С появлением крыльев у насекомых началось активное освоение среды обитания на растениях с активными воздушными миграциями. Освоение толщи почвы насекомыми проходило на более позднем этапе эволюции с развитием засушливых условий на Земле в кайнозое.

Происхождение и филогения членистоногих.

Традиционно предполагается происхождение членистоногих от червеобразных предков, близких к кольчатым червям. Червеобразные предки членистоногих, по-видимому, имели единую полость тела, без межсегментных перегородок. Гонады и выделительные органы - целопродукты не были у них дифференцированными. Конечности, скорее всего, отсутствовали. Головной отдел у предков был представлен простомиемом с чувствительными щетинками. Сегментация тела предков была гомономной.

На первом этапе филогенеза червеобразных предков членистоногих было появление конечностей на каждом сегменте. Далее происходил процесс цефализации. К простомиему присоединялись туловищные сегменты, а их конечности преобразовывались в ротовые части. Ранний этап цефализации у предков членистоногих можно сопоставить с таковым у онихофор, у которых голова состоит из акрона, несущего антенны, соответствующего простомиему кольчатых червей и трех сегментов, мандибулы и железистые придатки. В дальнейшем цефализация продолжалась, и у трилобитов уже наблюдается формирование головного отдела из акрона и четырех сегментов. У первых членистоногих туловище еще сохраняло гомономную сегментацию. Процесс антагонизации и оформления отделов туловища шел по-разному в различных подтипах. Параллельно с преобразованием сегментации тела происходило превращение тонкой кутикулы в более плотный хитиновый покров. По мере склеротизации покровов образовывались тонкие мембраны на границе сегментов, а также формировалось членистое строение конечностей. Известны ископаемые морские онихофоры, у которых были членистые ножки с кожными нитями. Возможно, у предков *Arthropoda* возникали подобные примитивные членистые ножки с коготками для ползания по дну. Дальнейшее развитие конечностей способствовало распаду кожно-мышечного мешка и интенсификации мускулатуры с преобразованием ее в поперечнополосатую. В связи с усложнением поведения по сравнению с червеобразными предками, у членистоногих постепенно совершенствовались нервная система и органы чувств. Приобретение комплекса всех перечисленных особенностей обеспечило существенный ароморфоз при формировании типа членистоногих.

Надо отметить, что родство членистоногих с кольчатыми червями не подтвердилось. Что же касается кольчатых червей, то они, судя по современным молекулярным данным, вовсе не являются предками членистоногих. Вместе с головохоботными и круглыми червями членистоногих теперь объединяют в надтип «линяющих» *Ecdysozoa*, а кольчатых червей вместе с моллюсками и брахиоподами поместили в другой надтип - *Lophotrochozoa*.

По вопросу филогенетических отношений в типе членистоногих долгое время преобладала точка зрения о двух направлениях эволюции, приведших к образованию четырех подтипов членистоногих от общей предковой группы. Первое направление связано с эволюцией членистоногих с одноветвистыми

конечностями и без мандибул, которое привело к формированию подтипа трилобитов, а от них подтипа хелицеровых. Другое направление привело к образованию подтипа жабродышащих, а от их примитивных предковых форм к подтипу трахейных. Исходными предками этого направления эволюции считались членистоногие с двуветвистыми конечностями и развитыми мандибулами. От исходных предков членистоногих происходили трилобиты, от которых одно направление привело к хелицеровым, а другое к общим предкам жабродышащих и трахейных (А.Г. Шаров, 1965; Росс и др., 1982).

Имеется и другая гипотеза о филогении членистоногих, допускающая независимое происхождение всех подтипов от разных предков первичных членистоногих. В пользу этой точки зрения свидетельствует то, что у всех подтипов членистоногих по-разному шли процессы цефализации.

В настоящее время хорошо подтвержденным представляется родство членистоногих с тихоходками и первичнотрахейными. Группа объединяющая эти типы, получили названия *Panarthropoda*. Монофилетическое происхождение самих членистоногих также считается надежно обоснованным. Результаты молекулярно-филогенетических реконструкций отношений традиционных классов членистоногих оказались парадоксальными. Филогенетическое единство трахейных, объединяющих многоножек и насекомых (точнее гексапод) и признаваемых в качестве таксона всеми морфологами, не подтвердилось. Вместо этого выявляется группа, включающая в себя ракообразных и насекомых, получившая название *Pancrustacea*. Монофилия *Pancrustacea* подтверждается анализом последовательностей многих генов. При этом положение многоножек остается спорным: некоторые данные свидетельствуют в пользу их близости к хелицеровым; другие представляют их как сестринскую группу по отношению к *Pancrustacea*, подтверждая тем самым концепцию мандибулят, т.е. группы, характеризующийся наличием челюстей (традиционно к ней относят ракообразных и всех трахейных). В обоих вариантах предполагается древность многоножек по сравнению с ракообразными.

Несмотря на все усилия, концепция *Pancrustacea* остается слабоподкрепленной данными палеонтологии и сравнительной морфологии. И то время как ракообразные известны с кембрия, многоножки появились уже после выхода членистоногих на сушу, и их появление предшествовало появлению гексапод. Единственной надежной синапоморфией, объединяющей ракообразных и насекомых, является организация омматидиев (элементов сложных глаз). Только у названных групп хрустальный конус состоит из четырех клеток с одинаковым расположением отростков, и некоторые исследователи называют объединяющий их таксон *Tetraconata*. Черты сходства между ракообразными и насекомыми выявляют также исследования онтогенеза нервной системы, но число изученных в этом отношении таксонов пока весьма ограничено.

IX ГЛАВА

ЩУПАЛЬЦЕВЫЕ, ЩЕТИНКОЧЕЛЮСТНЫЕ И ВТОРИЧНОРОТЫЕ ЖИВОТНЫЕ

Щупальцевых (лофофоры) и щетинкочелюстных долгое время относили к вторичноротым животным или рассматривали как группы, промежуточные между первично- и вторичноротыми. Однако, последние годы накапливаются достаточно много фактов о принадлежности этих групп к первичноротым животным.

НАДТИП ЩУПАЛЬЦЕВЫЕ ИЛИ ЛОФОФОРОВЫЕ (TENTACULATA ИЛИ LOPHORHORATA)

Щупальцевые - преимущественно морские животные, ведущие прикрепленный образ жизни. Их тело заключено в скелет, имеющий форму трубки или раковины. Скелет состоит из органического вещества и может быть пропитан углекислым кальцием. Тело состоит из трех неясно выраженных сегментов. Первый предротовой сегмент называется эпистомом. На втором сегменте расположено ротовое отверстие, окруженное щупальцами. Щупальцы выполняют функции дыхания и перегонки пищу к ротовому отверстию. Третий сегмент считается туловищным. Стенка тела состоит из однослойного эпителия, выделяющего наружного скелета, кольчатых и продольных мышц.

Целом в соответствии с сегментацией, тела разделено на передний, средний и широкий задний отделы. Органами выделения являются 1-2 пары метанефриды - воронки с ресничками типа метанефридиев. Кровеносная система у одних щупальцевых развита, а у других - редуцирована. Большинство виды гермарфодиты. Гонады образуются в целоме туловищного отдела. Развитие происходит с метаморфозом. Личинка трохофорного типа.

Надтип Щупальцевые содержит три современных типа: плеченогих (Nephropoda), мшанок (Bryozoa) и форонид (Phoronida). Характерной чертой, объединяющей представителей данной группы, является наличие особого органа питания - подковообразного лофофора, «несущего» щупальца, и приспособленного для питания взвешенными в воде частицами.

Внешний облик представителей различных подчинённых таксонов щупальцевых сильно различается. Тело форонид вытянутое, червеобразное, напоминает актиний или многощетинковых червей. Тело брахиопод заключено в двустворчатую раковину, как у двустворчатых моллюсков, створки у брахиопод прикрывают верхнюю и нижнюю части тела, а у двустворчатых - левую и правую. Мшанки ведут колониальный образ жизни, их колонии внешне похожи на скопления морских водорослей или колонии симбиотических кораллов. Отдельные особи в колонии мшанок называются

зооидами и являются генетически идентичными потомками одной основательницы колонии, однако в их колониях возможен полиморфизм

Щупальцевые - водные сидячие организмы, питающиеся пищевыми частицами, взвешенными в воде. Их тело заключено в секретируемый наружный скелет, двустворчатую раковину или трубочку, имеющую единственное отверстие. Поскольку сообщение с внешней средой (то есть питание, дефекация, экскреция, выведение половых продуктов) возможно только через отверстие экзоскелета, раковины или трубочки, то рот, анальные, выделительные (в случае наличия метанефридиев или целомодуктов) и половые отверстия располагаются близко друг к другу на переднем конце тела. Кишечник в этом случае имеет U-образную форму. Анас расположен дорсально по отношению к ротовому отверстию.

Как указывалось выше, питание Lophophorata осуществляется при помощи особого органа - лофофора. Наиболее просто устроенный лофофор (обычно у мелких видов) - воронковидный венчик щупалец, покрытых ресничками, вокруг ротового отверстия. Однако у более крупных представителей он часто имеет подковообразную или спиральную форму. У всех лофофорат анальное отверстие располагается снаружи от венчика щупалец, но рядом с ним. Щупальца полые, внутри них продолжается вторичная полость тела. Основное назначение лофофора - создание тока воды, необходимого для эффективного фильтрационного питания. Реснички на латеральных щупальцах создают ток воды, который сначала входит в широкий, открытый наружу конец воронки, а затем выходит в промежутках между щупальцами. Задержанные латеральными ресничками пищевые частички связываются слизью и вместе с ней гонятся ко рту фронтальными ресничками, расположенными на внутренней стороне щупалец. У плеченогих лофофор видоизменён в две спирально закрученные «руки», усаженные мерцательными ресничками и располагающиеся между створками раковины, поэтому её створки должны быть открытыми для обеспечения работы органа.

ТИП МШАНКИ (BRYOZOA)

Мшанки - морские, реже пресноводные животные, ведущие прикрепленный колониальный образ жизни (рис.234). Они напоминают колоний гидроидных и коралловых полипов или губок. Часто колонии мшанок на дне водоемов или на поверхности водорослей образуют тонкую пленку. Величина колоний составляет несколько сантиметров, а отдельных особей не превышает 1 мм. Всего известно около 4 тысяч видов мшанок. Каждая особь в колонии называется зооидом. Зоид состоит из двух не ясно выраженных отделов.

Передний отдел называется полипид, а задний - цистид. На полипиде расположен рот, окруженный щупальцами с мерцательным эпителием. Мешковидной цистид погружен в кутикулярной чашечке. При опасности полипид с щупальцами может полностью втягиваться внутрь цистиды. При

мшанок пупалец собирают взвешенные в воде пищевые частицы и осуществляется кожное дыхание.

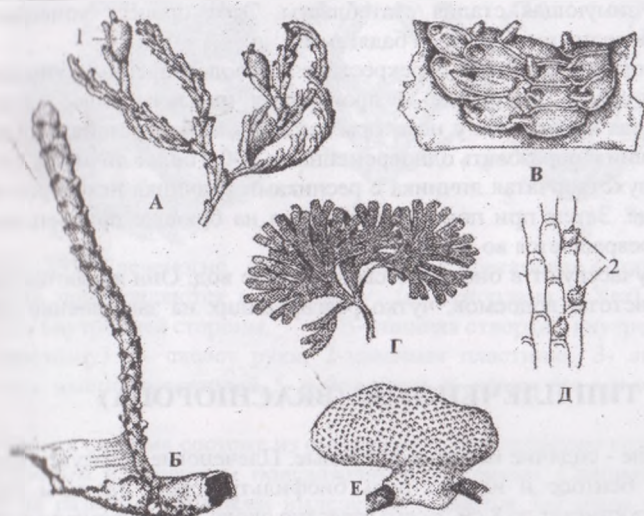


Рис. 234. Колонии морских мшанок. А - *Idmonea tumida*, Б - *Crisia eburnea*, В - *Alcyonidium mamillatum*, Г - *Dendrobaenia flustroides*, Д - участок колонии *Dendrobaenia flustroides*, Е - *Porella saccata*: 1 - гонозойд, 2 - авикулярия.

Кишечник мшанок, как и у всех сидячих животных, имеет мешковидной формы, анус располагается рядом со ртом. В связи с сидячим образом жизни у мшанок редуцировано кровеносная система и органы выделения. Продукты обмена веществ захватываются клетками - фагоцитами и выделяется через стенки пупалца и кишечника. Нервная система представлена лишь одним ганглием, расположенным у основания пупалца. Специальные органы чувств отсутствуют.

В колонии мшанок по строению и функциям различают несколько типов особей. Большинство особей состоит из обычных клеток, а часть особей в колонии составляют мешковидные особи - озии. В полости озий из оплодотворенных яиц развиваются личинки. Кроме того, в колонии мшанок встречаются авикулярии - особи, умерщвляющие пойманную добычу и выполняющие функции защиты. В колониях некоторых мшанок формируются особи, называемые гонозоидами. В полости гонозоидов из одной оплодотворенной яйцеклетки путем полиэмбрионии развивается несколько эмбрионов.

Мшанки - гермафродиты. Они могут размножаться бесполом и половым путем. Бесполое размножение мшанок происходит путем наружного или внутреннего почкования. При почковании новые особи не отделяются от материнского организма, и в результате чего формируется колонии мшанок.

Пресноводным мшанкам наряду с наружным почкованием свойственно и образование внутренних почек. В результате внутреннего почкования формируются зимующая стадия статобласты. Этот процесс конвергентно сходен с пресноводными губками - бадягами.

Оплодотворение мшанок перекрестное. Оплодотворенные яйцеклетки выводятся наружу в воду, где и происходит их дальнейшее развитие. Оплодотворенная яйцеклетка у некоторых мшанок может развиваться путем полиэмбриогении и образовать одновременно до 100 и более личинок. Из яйца развивается двухстворчатая личинка с ресничками. Личинки некоторое время плавают в воде. Затем при помощи присосков на брюшке прикрепляются к субстрату и превращаются во взрослую мшанку.

Мшанки участвуют в биологической очистке вод. Они являются биоиндикаторами чистоты водоемов, чутко реагирующих на загрязнение водной среды.

ТИП ПЛЕЧЕНОГИЕ (BRACHIOPODA)

Плеченогие - сидячие морские животные. Плеченогие образуют большие скопления на бентосе и играют роль биофильтраторов. Размеры тела от несколько мм достигает до 8 см. Всего известно около 280 современных видов. Тело Плеченогих заключено в двухстворчатую раковину (рис.235). Раковина формируется эпителием мантийных складков и окружает тело с брюшной и спинной сторон. Между створками раковины находятся две спирально закрученные «руки», усаженные мерцательными щупальцами. Руки служат для улавливания пищевых частиц и дыхания.

В строении плеченогих наблюдается конвергентное сходство с двухстворчатыми моллюсками. У них также как у двухстворчатых, створки раковины могут скрепляться замком и мускулами-замыкателями. Однако, вместо мускулов-замыкателей, свойственных двухстворчатым моллюскам, у плеченогих развита сложная система мышечных пучков, соединяющих створки раковины.

Тело плеченогих занимает лишь треть задней части раковины, а переднюю часть раковины занимают руки. С развитием раковины у плеченогих редуцируются слои подкожных мышц и формируются пучки мышц. Внутренние органы расположены в полости целома. Мезентриальная перегородка делит целом на боковые отделы.

Пищеварительная система состоит из поперечного щелевидного ротового отверстия, эктодермального пищевода и энтодермальной средней кишки. Расширенная передняя часть средней кишки образует желудок. В желудок впадают парные пищеварительные железы (печень). Задний отдел кишечника открывается анусом наружу.

Кровеносная система незамкнутая. Кровеносные органы состоят из небольшого мешковидного сердца, отходящего от него аорты и артерий несущие кровь к внутренним органам и рукам.



Рис. 235. Плеченогие. А- в естественной обстановке (видны стебельки, которыми прикрепляются к субстрату (из Джордана и Хет). Б- брюшная сторона с внутренней стороны. В- спинная створка с внутренней стороны (по Давидсону): 1- скелет руки, 2-замочная пластинка, 3- ямка замка, 4- прикрепление мышц замекателей, 5- зубец замка, 6- отверстие для стебелка.

Нервная система состоит из окологлоточного нервного кольца с парным окологлоточным и непарным подглоточным ганглиями. Специальные органы чувств не развиты. Органами выделения являются 1-2 пары целомодулов нефритического типа, которые одновременно служат для выделения конечных продуктов обмена веществ и выведения половых продуктов из организма.

Плеченогие раздельнополые животные. Развита две пары гонад. Мужские половые клетки через целомодулов выходят наружу, проникают в яичник и оплодотворяют находящиеся там яйцеклетки. Эмбриогенез полностью происходит в теле самки. Из оплодотворенных яиц развиваются трохофороподобные планктонные личинки. У личинки различают головной, туловищный и стебельковый отделы. Головной отдел личинки имеет форму щупальца с ресничками, а также несет султан ресничек и две пары глазков. Туловищный отдел снабжен двумя боковыми выростами со щетинками. Планктонные личинки обеспечивают расселение видов. Через некоторое время личинки оседают на дно, прикрепляются к субстрату с помощью стебельки и превращаются во взрослые формы. При этом из боковых выростов личинки формируются мантийные складки, выделяющие раковину. Головной отдел редуцируется, а около рта образуются зачатки рук.

ТИП ФОРОНИДЫ (PHORONIDA)

Один из самых малочисленных и наименее изученных типов животных - в нем около 20 современных видов, относящихся к родам *Phoronis* и *Phoronopsis*. Эти животные встречаются во всех морях и океанах (в том числе и приполярном Белом море, где *Phoronis ovalis* впервые был обнаружен в 2000 году). Большинство видов форонид - космополиты. Форониды достаточно редки на морском мелководье, от зоны прилива до 400 м глубины, хотя чаще

всего обнаруживаются на глубине до 70 м. Длина тела форонид от 6 мм до 50 см.

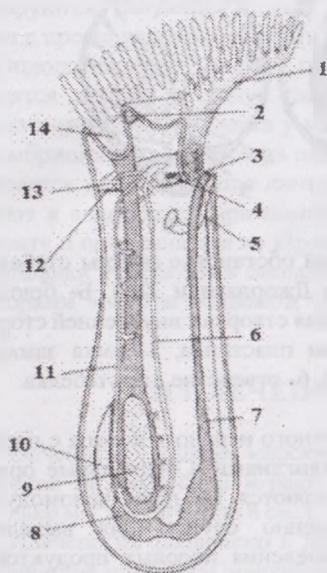


Рис.236. Внутреннее строение форонид: 1-лофофор, 2-эпистом, 3-анус, 4-ганглий, 5-метанефридий, 6-медианный сосуд, 7-кишечник, 8-желудок, 9-яичник, 10-семенник, 11-латеральный сосуд, 12-диссепимент, 13-сосуд лофофора, 14-рот.

отличие от других щупальцевых, примитивность нервной системы форонид не является результатом дегенерации, а первична. Форониды ведут сидячий образ жизни. Некоторые форониды очень красивы, поверхность их трубок обычно инкрустирована прилипшими песчинками, обломками раковин и т.п., придающими им своеобразный вид.

Форониды раздельнополые и гермафродиты. Размножение продолжается с весны по осень. Оплодотворение у большинства видов, вероятно, наружно-внутреннее (сперматозоиды выметываются в воду и проникают в тело самки, где происходит оплодотворение). Из яйца выходит планктонная личинка - **актинотроха**. Личинка развивается в толще воды около 20 дней, затем оседает на дно и всего за 30 минут превращается в

Червеобразное тело взрослой форониды заключено в выделяемую им хитиновую трубку, которая нижним концом погружена в ил или песок. Из верхнего конца наружу высовывается головной отдел, несущий лофофор - пучок покрытых ресничками щупалец, расположенных по кругу, подковообразно или по спирали (рис.236). Между щупальцами находится щелевидный рот. Питаются форониды мелкими организмами, которые осаждаются на щупальца и затем доставляются ко рту вместе со слизью ресничками щупалец. Кишечник петлеобразный, анальное отверстие - на спинной стороне, близ рта. Вторичная полость тела представлена 3 парами целомических мешков.

Выделительные органы - пара метанефридиев, которые открываются двумя отверстиями около ануса. Имеется замкнутая кровеносная система. Нервная система форонид представляет собой примитивные подкожные сплетения диффузного типа, и только в переднем конце тела, между ротовым и анальным отверстиями, они уплотняются в примитивный спинной «ганглий». В

автотомическую форониду. Продолжительность жизни форонид около года. У части видов описано бесполое размножение путём поперечного деления. У *Phoronis socialis* при неблагоприятных условиях и при откладке яиц происходит автотомия переднего конца тела с лофофором, который впоследствии регенерирует. Остатившийся лофофор плавает в толще воды, затем оседает и выделяет трубку. Возможно, он тоже способен давать новую особь.

ТИП ЩЕТИНКОЧЕЛЮСТНЫЕ (СНАЕТОГНАТНА)

Щетинкочелюстные своеобразные животные, резко отличающихся от других групп. Большинство виды обитают в составе морского планктона, лишь некоторые встречаются на бентосе. Их эмбриональное развитие сходно с вторичноротыми. Они хищники, питающихся планктонными организмами.

Тело щетинкочелюстных стекловидно прозрачное суженными задним и передним концами. Тело состоит из головы, туловища и хвоста. На спинной стороне и задней части тела кожа образует спинного и парных боковых плавников. На голове имеется щетинкочелюстной аппарат для схватывания добычи (рис. 237).

В строение щетинкочелюстных сочетаются признаки общих со вторичноротыми животными, с особенностями, свойственными только этому типу. С вторичноротыми их сближают радиальное дробление яйца, энтеропельная закладка мезодермы, вторичный рот. Внешний вид щетинкочелюстных напоминает ланцетника, что создает впечатление их близости ко вторичноротым. Однако, у них отсутствуют кровеносная, выделительная, дыхательная системы органов, нет половых протоков. Нервная система своеобразна и представлена окологлоточным



Рис. 237. Строение щетинкочелюстных (по Брню):

- 1-глаз, 2-септа, 3-ганглий, 4-нерв,
- 5-целом, 6-кишечник, 7-яичник,
- 8-яйцевод, 9-анус, 10-семенник,
- 11-боковой плавник, 12-хвостовой плавник.
- 13-капюшон,
- 14-щетинки, 15-семенной пузырек,
- 16-гонопор.

кольцом, связывающим парный надглоточный и непарный подглоточный ганглии. Глаза у них инвергированные, чего не наблюдается у вторичноротых. Свообразием в строении щетинкочелюстных является двусегментность целома с двумя парами целомических мешков.

Мышцы поперечнополосатые, наружный эпителий многослойный. Из-за этой причины считается, что тип щетинкочелюстных имел самостоятельный путь эволюционного развития от первичных целомических животных, и его положение в филогенетической системе ближе ко вторичноротым, чем к другим группам.

Всего описано около 140 видов щетинкочелюстных.

Тело вытянутое, стреловидное, полупрозрачное (у бентосных и глубоководных видов может быть оранжевого или коричневого цвета), несегментированное; длиной от 3 мм до 12 см. Имеются боковые (1-2 пары) и хвостовой плавники.

Целом (полость тела) делится внутренними поперечными перегородками на головной, туловищный и хвостовой отделы. На голове имеется серповидные щетинки (отсюда и название типа), служащие для захвата добычи. В состоянии покоя щетинки плотно прижаты к голове. Голова на треть длины покрыта головным капюшоном, кожной складкой, при плавании прикрывающей хватательные щетинки.

Кишечник прямой. Нервная система состоит из надглоточного мозга и брюшного ганглия, связанных продольными тяжами. Органами чувств являются примитивные глаза, органы обоняния и осязания. Кровеносной и выделительной систем нет.

Щетинкочелюстные -свободноплавающие морские животные, встречающиеся главным образом в пелагиали. Встречаются также и бентосные формы. Передвигаются благодаря сокращению мускулатуры попеременно изгибая тело вверх и вниз, боковые плавники при этом остаются неподвижны и служат для равновесия. Иногда бентосные щетинкочелюстные прикрепляются к посторонним предметам с помощью выделений кожных слизистых железок.

В основном, входят в состав планктона, по численности в нём уступаю только веслоногим рачкам. Щетинкочелюстные -хищники, играющие большую роль в морских экосистемах, питаются мелкими животными, составляющими микро- и мезозоопланктон: инфузориями, веслоногими рачками. Для захвата добычи служат щетинки по бокам головы. Некоторые виды выделяют нейротоксины (тетродотоксин) для обездвиживания добычи. Обладают механорецепторами, позволяющими чувствовать перемещение воды, вызванные другими организмами. Входят в состав пищи многих рыб и иных морских организмов.

Исторически щетинкочелюстные считались одним из самых проблематических типов. Наличие трёх пар целомических полостей и данные эмбриологии (радиальное дробление, вторичноротость) сближают их с вторичноротыми (хордовые, иглокожие). С другой стороны, строение нервного

системы (наличие нервных стволов на брюшной стороне тела) говорит об их родстве с первичноротыми. Большинство молекулярных исследований показало, что щетинкочелюстные относятся к первичноротым, однако их точное положение до недавнего времени оставалось неясным.

Согласно двум молекулярным филогенетическим исследованиям 2019 г, ближайшими родственниками щетинкочелюстных являются гнатиферы - группа, включающая микроскопических существ коловраток, гнатостомулид и микрогнатов. Вместе эти четыре типа животных образуют монофилетический таксон, который, в свою очередь, относится к группе спиральные (к спиральным также относятся моллюски и кольчатые черви).

ВТОРИЧНОРОТЫЕ ЖИВОТНЫЕ (DEUTEROSTOMIA)

К вторичноротым целомическим животным относятся типы Иглокожие (Echinodermata), Полухордовые (Hemichordata) и Хордовые (Chordata). Среди них Хордовые достигли наивысшего развития. Эти типы достаточно четко отличаются от трохофорных животных (кольчатые черви, моллюски, членистоногие, онихофоры), которых называют еще и первичноротыми (Protostomia).

Вторичноротым свойственны следующие общие черты организации:

1. Кожа вторичноротых состоит из двух слоев: эктодермального эпителия и соединительнотканного слоя (кутиса) мезодермального происхождения, а у трохофорных животных кожа состоит из одного слоя эктодермальных клеток.

2. Скелет внутренний мезодермальный и образуется в соединительном слое кожи, в то время как у трохофорных скелет наружный, образуется из мезодермы.

3. У вторичноротых рот в эмбриогенезе закладывается вторично, а первичный рот - бластопор превращается в анус. У трохофорных рот образуется из бластопора.

4. У вторичноротых мезодерма закладывается энтероцельно из первичной кишки, а у трохофорных мезодерма образуется из телобластов.

В ранних фазах развития эмбриона у вторичноротых закладывается три пары целомических мешков. Это сближает их с метамерно строеными целомическими животными.

ТИП ИГЛОКОЖИЕ (ECHINODERMATA)

Иглокожие - наиболее примитивные вторичноротые целомические животные. Тело взрослых животных обычно имеют пятилучевой радиальной симметрии. Однако, радиальная симметрия иглокожих в отличие от такой симметрии кишечнополостных имеет вторичный характер, так как их личинки

и предки обладают билатеральной симметрией тела. Полость иглокожих целом заполнен водой и имеет сложное строение. Для иглокожих характерно наличие амбулакральной системы, образованной из целома.

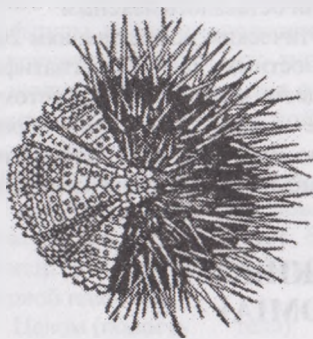


Рис. 238. Внешний вид морского ежа с наполовину удаленными иглами.

Скелет расположен в соединительном слое кожи. Название связано с наличием у них известкового скелета, выступающего на поверхности кожи в виде игл или шипов (рис. 238). Скелет защищает тело иглокожих от врагов и механических повреждений, служит опорой для внутренних органов. Скелетные образования - педицеллярии напоминают по форме щипчиков. Ими они очищают тело от прилипших частиц.

Целомическая полость, в которой расположены внутренние органы, выполняет функцию гомеостатической внутренней среды и транспортную

функцию, а у видов с мягкими покровами еще и опорную функцию. Амбулакральные ножки являются, в основном, органами движения. Они обеспечивают гидравлическое движение. Кроме того, они так же частично служат для дыхания и подачи пищи ко рту.

Кровеносная система, часто называемая псевдогемальной, лакунарного типа (представляет собой систему полостей в соединительной ткани (лакуны) не имеющих эндотелиальной выстилки) и у большинства видов иглокожих слабо развита. Кровеносная система сопровождает нервную систему и обеспечивает транспорт питательных веществ к нервным клеткам. У иглокожих характерно наличие перигемальной системы. Перигемальная система - это совокупность каналов и полостей (синусов), окружающих кровеносную систему животного.

Дыхание осуществляется, в основном, всей поверхностью кожи. Для дыхания служат кожные жабры, амбулакральные ножки и щупальца. У голотурий имеются еще особые «водные» легкие - производные задней кишки. Специальных органов выделения отсутствуют. Особые клетки - амебобласты продуцируемые железой осевого органа, поглощают из целома экскреты и затем удаляются через кожу.

У иглокожих нервная система примитивная, и представлена тремя отделами, каждый из которых состоит из нервного кольца и отходящих от него радиальных нервных стволов. Органы чувств многообразны, но примитивны морфологически.

Иглокожие, в основном, раздельнополые животные. Половой диморфизм слабо выражен. Оплодотворение наружное. Развитие с метаморфозом. Риннея личинка всех иглокожих - диплеврула обладает двусторонней симметрией.

Имеется живородящие виды, у которых отсутствуют свободноплавающие личинки. Развитие зародышей происходит в выводковых камерах самок.

Наряду с половым размножением у иглокожих существует в отдельных случаях и бесполое размножение, когда тело взрослого организма делится пополам или на несколько кусков. Каждая половина восстанавливает утраченные части. В известной связи с бесполом размножением стоит очень характерное для иглокожих способность восстановления утраченных отделов органов или частей тела - регенерация. Очень часто при неблагоприятных условиях или при нападении врага иглокожие отбрасывают (автотомируют) лучи или части тела, выбрасывают внутренности, а иногда даже распадаются на куски. Скорость восстановления утраченных частей регенерация и очень зависит от температуры.

Иглокожие подразделяется на подтипы Подвижные и Прикрепленные, которые резко отличаются друг от друга по внешней структуре.

Подтип Подвижные иглокожие (ELeutherozoa)

Подтип подвижных объединяет иглокожих с звездчатой, шаровидной или трубчатой формой тела. Скелет у них в виде панциря или частично редуцирован. Ротовое и анальное отверстие расположены в противоположных сторонах тела. Подвижные иглокожие передвигаются по дну ротовым концом тела вперед и питаются пищей, находящиеся на поверхности или в толще дна. Подтип Подвижные (ELeutherozoa) объединяет четыре класса: Морские звезды (Asteroidea), Офиуры (Ophiuroidea), Морские ежи (Echinoidea), Гидротрии (Holothurioidea).

Класс Морские звезды (Asteroidea)

Морские звезды обитают в различных глубинах морского дна. Если одни обитатели в прибрежных зонах, то другие предпочитают в несколько десятков метров глубины. Они очень чувствительны к солености воды. Поэтому могут жить только в открытых морях. Свое название они получили за характерную звездообразную форму тела.

Форма тела морских звезд плоская, чаще всего пятилучевая, иногда имеют вид правильного пятиугольника. Встречаются звезды с 10, 12 и даже 15, 30 лучами. Их размеры варьируют от 1,0- 1,5 см в размахе лучей до 60 см. Большинство звезд ярко окрашены в красный, желтый, зеленый, фиолетовый цвет, нередко с контрастными полосами и пятнами.

Звезды разнообразны по способам питания, движения. По форме тела они могут быть уплощенными, выпуклыми или даже округлыми без лучей, с различной степенью развития скелета и его производных: игл, бугров, радиопеллярий. Основной морфологической особенностью звезд является наличие радиальных лучей, в которые заходят полость тела и внутренние органы. Для них характерно скользкое движение при помощи

амбулакральных ножек с присосками. Рот расположен в центре диска на оральной стороне тела и обращен к субстрату. Анус и madreporная пластинка находятся на аборальной поверхности тела.

Большинство виды морских звезд хищники. Питаются двусторчатыми моллюсками, брюхоногими, ракообразными, морскими ежами, коралловыми полипами. Одни виды звезд заглатывают добычу целиком в желудок, а затем выбрасывают через рот остатки пищи. Для других звезд характерно внешнее пищеварение. При этом звезды раздвигают своими лучами створки раковины моллюсков, выворачивают желудок через рот наружу и охватывают им мягкое тело жертвы. Под влиянием пищеварительных соков ткани моллюска перевариваются. От жертвы остается лишь пустая раковина.

Звезды образуют нередко большие скопления на участках морского дна обилием пищи. В морских биоценозах они играют роль санитаров, так как, в основном поедают ослабленных животных. Они могут наносить вред устричным и мидиевым хозяйствам. Всего известно 1600 видов морских звезд. На северных морях широко распространена красная морская звезда (*Asterias rubens*).

Внешнее строение. Тело морских звезд состоит из центрального диска и отходящего от него лучей. Сторона тела, где расположен ротовое отверстие называется оральной, а противоположная сторона, где находится анальное отверстие - аборальной. У большинства морских звезд скелет лучше развит на нижней - оральной стороне тела. Скелет в каждом луче представлен двумя рядами пластинок с отверстиями для амбулакральных ножек. По бокам от них располагаются по одному ряду амбулакральных и по два ряда красных пластинок. На аборальной поверхности тела имеются лишь отдельные скелетные элементы, образующие решетчатое сплетение.

Тело иглокожих состоит из радиальных секторов, число которых обычно кратно пяти, в каждом из них повторяются различные органы и структуры: лучи, ряды ножек, скелетных пластинок, гонады, печеночные выросты и др. Ротовое отверстие морских звезд расположено на брюшной стороне тела горизонтально к субстрату.

Стенка тела иглокожих состоит из поверхностного ресничного эпителия, лежащего под ним соединительного слоя кожи со скелетными элементами, мышц и подстилающего слоя целомического эпителия. В наружном слое также имеются пигментные, железистые и чувствительные клетки. Движение ресничек эпителия обеспечивает токи воды по коже, служащие для кожного дыхания, очищения тела и подачи пищи ко рту. Железистые клетки выделяют слизь с защитными свойствами. Пигментные клетки определяют окраску тела, которая может быть под фон грунта или яркой. По коже рассеяны осязательные и обонятельные сенсиллы. В слое соединительной ткани кожи образуется внутренний известковый скелет мезодермального происхождения.

К скелетным образованиям относится madreporовая пластинка с мелкими порами, ведущими в каменистый канал амбулакральной системы. Madreporовая пластинка расположена в одном из интеррадиусов, чаще на

абральной стороне тела. Своеобразными и уникальными скелетными элементами иглокожих являются педицеллярии -«щипчики», которыми они цепляют тело.

Пищеварительная система. Ротовое отверстие через короткий пищевод открывается в большой складчатый желудок, который переходит на короткую заднюю кишку (рис.239). Задняя кишка через анальное отверстие открывается наружу. В желудок впадает до пяти пара печеночных придатков. В задней кишке находится два ректальных желез. От желудка по каждому лучам отходят по одной пары длинных канальца. Мешочки, расположенные по бокам этих канальцев, выполняют функции печени.

Морские звезды - хищники. Они питаются, в основном двусторчатыми моллюсками и другими малоподвижными беспозвоночными. У них сочетается внешнее и внутриклеточное пищеварения. Мелкую добычу они глотают целиком. А для переваривания крупной добычи они выворачивает желудок наружу через ротовое отверстие и плотно охватывает жертву его стенками. Под влиянием пищеварительных соков, выделяемых стенкой желудка, пища распадается на мелкие частички, а затем поступает в печеночные придатки, где происходит внутриклеточное пищеварение. Не переваренные остатки пищи выбрасываются из желудка через рот.

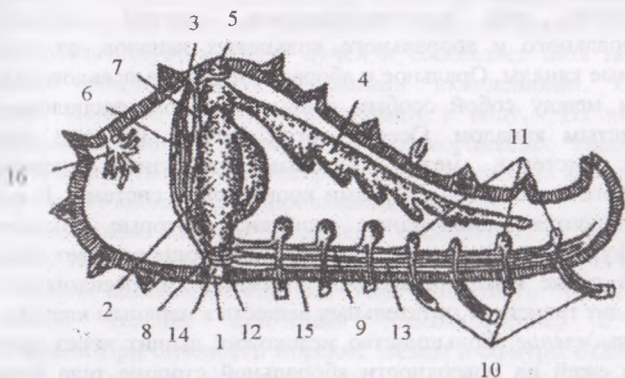


Рис. 239. Схема внутреннего строения морской звезды: 1- рот, 2- желудок, 3-пищевод, 4-печень, 5-мадрепоровая пластинка, 6- осевой орган, 7- каменистый канал, 8-кольцевой канал амбулакральной системы, 9-радиальные каналы амбулакральной системы, 10- амбулакральные ножки, 11-их ампулы, 12-сосуд кровеносной системы, 13- ее радиальный сосуд, 14-пищеглоточное нервное кольцо, 15- радиальные нервы, 16-половая железа.

Амбулакральная система- производные целома и состоит из систем трубок, заполненных полостной жидкостью, близкой по составу к морской воде. Амбулакральная система начинается от мадрепоровой пластинки на абральной стороне тела. Отверстия мадрепора связаны с непарным каменистым каналом, идущим к оральной стороне тела. Каменный канал

...каналом, окружающим в виде кольца пищевод. От кольцевого канала по каждому лучу отходят радиальные каналы. От радиальных каналов отходят короткие парные боковые каналы. Каждый боковой канал связан с одной стороны с ампулами - пузырьками в целом, и с другой стороны - с амбулакральными ножками. Эти ножки представляют в виде выростов сосочками на кончике и наполненных водой. Амбулакральные ножки расположены в 2 или 4 ряда в специальных амбулакральных бороздах. Движение осуществляется по гидравлическому принципу. При сокращении ампул жидкость перегоняется в ножки, которые под напором воды сильно вытягиваются и присасываются к субстрату при помощи концевых присосок. Затем сокращается мускулатура ножек, а жидкость снова переходит в ампулы. В результате переменного сокращения и расслабления многочисленных ампул и ножек то в одной, то в другой стороне, соответственно происходит поднятие и опускание тела звезды. Происходит очень медленное скользящее движение животного на субстрате. При этом скорость движения составляет не более 2-4 метров в час. Сила присасывания ножек к субстрату велика и достигает $4-5 \text{ кг/см}^2$. Поэтому при помощи амбулакральных ножек звезды могут, например, раскрывать створки раковин моллюсков, доставать из грунта добычу, даже подняться вверх по крутому склону.

Псевдогемальная, или ложнокровеносная, система состоит из околоротового орального и аборального кольцевых каналов, от которых отходят радиальные каналы. Оральное и аборальное кольца псевдогемальной системы связаны между собой особым осевым органом, расположенным рядом с каменистым каналом. Осевой орган состоит из двух синусов псевдогемальной системы, между которыми находится железистое образование с многочисленными лакунами кровеносной системы. В осевом органе продуцируются амебоидные клетки, которые выполняют выделительную функцию. Псевдогемальная система сопровождает нервную систему, которая также имеет радиальное строение. По псевдогемальной системе происходит транспорт питательных веществ к нервным клеткам.

Дыхание и выделение. Большинство иглокожих дышит через кожу. У морских звезд и ежей на поверхности аборальной стороне тела имеются особые тонкостенные полые внутри выпячивания в форме сосочков или кустиков. Их называют кожными жабрами. В дыхание так же участвуют тонкостенные амбулакральные ножки. Роль кожных жабер выполняют также тонкостенные амбулакральные ножки и околоротовые щупальца голотурий. Функции выделения у иглокожих выполняют амебоциты, продуцируемые осевым органом. Они захватывают из целома экскреты, а затем выводят их наружу чаще через стенки кожных жабер. Возобновление амебоидных клеток происходит в осевом органе и в особых железах.

Осевой комплекс органов - совокупность образований, проходящих по вертикали от мадрепоровой пластинки к оральной стороне. К ним относятся каменистый канал с мадрепоровой пластинкой, два синуса псевдогемальной системы, осевой орган с лакунами кровеносной системы и половой синус.

Нервная система и органы чувств. Прimitивная нервная система иглокожих состоит только из нервных тяжей, в состав которых входят нервные кольца и нервы. В нервной системе еще не произошла дифференциация на центральную и периферическую. У морских звезд нервная система представлена эктонервной системой в паружном эпителии кожи. В ее состав входят околоротовое нервное кольцо и радиальные нервные тяжи, число которых равно числу лучей. Глубже эктонервной системы находится слабо развитая периневральная система, состоящая из кольца и нервных тяжей. На вентральной стороне тела имеется еще радиальная периневральная система. Периневральная система регулирует движение лучей и амбулакральных ног. Гипоневральная - внутренних органов, периневральная - органов чувств. Все отделы нервной системы функционально взаимосвязаны и обеспечивают целостность функций организма.

Органы чувств иглокожих примитивного строения. По коже диффузно распределены клетки, выполняющие функции осязания и химического чувства. На кончике лучей и на амбулакральных ножках находятся мелкие чувствительные щупальцы. На кончике каждого луча у основания щупалец находится по одному глазку. Глазки только различают свет. Морские звезды способны различать запахи.

Половая система и размножение. Морские звезды и многие иглокожие раздельнополые, но половой диморфизм слабо выражен. Количество гонад обычно соответствует числу лучей и составляет пять или больше пар. Иглокожие обычно живут большими скоплениями. Оплодотворение наружное. Половые продукты выпускают в воду. Из яиц развиваются планктонные личинки. У некоторых живородящих видов звезд, ежей, голотурий оплодотворенные яйца развиваются в особых выводковых камерах, откуда выходят вполне сформировавшаяся молодь.

У иглокожих хорошо выражена способность к регенерации тела, особенно у звезд, офиур и голотурий. Из отчлененного луча звезды с частью тела может восстановиться все тело животного. Многим иглокожим свойственно явление аутомии (самокалечение) с последующей регенерацией. При опасности морские звезды и офиуры отламывают лучи, а голотурии отчленяют заднюю часть туловища или выбрасывают через анальное отверстие все внутренности.

Постэмбриональное развитие. Развитие иглокожих происходит со сложным метаморфозом. У всех иглокожих из яйца выходит личинка-диплевула, удлинненно-овальной формы. У нее рот и анус находятся на фронтальной поверхности. Около рта располагается венчик ресничек. Личинка имеет билатеральную симметрию тела. Это свидетельствует о происхождении иглокожих от билатеральных животных. Дальше диплевула преобразуется во вторую личиночную фазу, которая различается у разных классов иглокожих. Так, у ежей образуется личинка - эхиноплутеус, у офиур - офиоплутеус, у звезд - бипиннария, у голотурий - аурикулярия, а у лилий - долиолярия. Почти у всех

этих личинок имеются радиальные отростки, окаймленные ресничками. Развитие живородящих иглокожих происходит без образования личинок.

Метаморфоз личинок сопровождается глубокими изменениями внешней формы и внутренней организации. Из эктодермы образуются эпителий кожи, нервная система, органы чувств, передняя и задняя кишки. Мезенхима дает начало соединительной ткани кожи, скелету и мускулатуре. Энтодермальной остается лишь средняя кишка. Из задней пары целомических мешков формируется целомическая полость, амбулакральная система, каменистый канал с мадрепоровой пластинкой, осевой орган, псевдогемальная система и половой синус - зачаток половой системы. Из остатков первичной полости и перегородке каналов псевдогемальной системы тела развивается кровеносная система.

В дальнейшем, в результате перемещения главной оси тела личинок, у взрослой формы спинная сторона становится аборальной, а брюшная - оральной. При этом развивается радиальная симметрия в строении органов.

Таким образом, у иглокожих происходит неоднократная смена симметрии в онтогенезе: от радиальной - на ранних фазах (бластула, гаструла), к билатеральной у поздней личинки диглевуры и снова к радиальной - у взрослых форм.

Класс Офиуры, или Змеехвостки (Ophiuroidea)

Офиуры по внешнему виду имеют сходства с морскими звездами, но отличаются от них узкими, длинными и подвижными 5, реже 6, 7, 9 лучами. У некоторых офиур лучи дихотомически ветвятся. Лучи офиур резко выделяются от центрального диска, а их длина во много раз превышает диаметр диска (рис.240). В лучах отсутствует полость и внутренние органы. Амбулакральные ножки офиур не имеют присоски, и они служат лишь для дыхания и осязания. На лучах расположены четыре ряда скелетных пластинок,

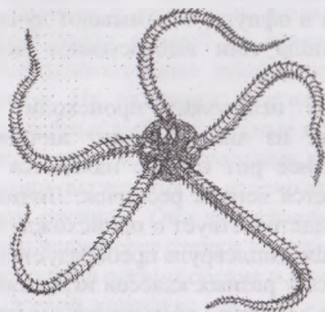


Рис.240. Змеехвост *Ophiothrix fragilis*

а внутри лучей проходит осевой скелет. Внутренние органы сосредоточены в диске. Рот и мадрепоровая пластинка расположены внизу на оральной плоскости тела. Задняя кишка и анальное отверстие отсутствуют. Офиуры двигаются изгибанием лучей.

Большинство виды офиур детритофаги и питаются мелкими организмами в иле и среди кораллов. Среди офиур редко встречаются хищники. В северных и дальневосточных морях распространены ветвистолучевые офиуры из рода горгоноцефалы (*Gorgonocephalus*). Его диск достигает 10

и в диаметре, а лучи - до метра в размахе. Она вылавливает мелких животных из воды.

Офиуры развиваются с метаморфозом. Личинка офиур - офиоплутеус с радиальными отростками. Некоторые офиуры живородящие, некоторые офиуры развиваются в выводковых камерах самки на диске между лучами. Некоторые виды могут размножаться бесполом путем.

Офиуры питаются мелкими донными организмами и планктоном, а сами служат пищей другим животным. Поэтому они имеют существенное значение в питании в морских биоценозах.

Класс Морские ежи (Echinoidea)

Морские ежи - бентосные животные, обитающие на морском дне. Тело шаровидной, реже яйцевидной формы, без лучей, покрыто известковыми иглами (см. рис. 237). Их тело обладает пятилучевой симметрией. Иголочки ежей прикрепляются к телу подвижно при помощи особых шарнирных образований. Иглы имеют разные формы. У одних они могут быть короткими, тонкими и острыми, а у других длинными и утолщенными. У глубоководных видов ежей иглы длинные и ломкие. На немного уплощенной нижней оральной стороне тела ежей расположено ротовое отверстие, а противоположной аборальной стороне - анальное отверстие, пять отверстий половых органов и мантийная пластинка. От ротового отверстия по поверхности тела проходит пять бороздок для амбулакральных ножек. Они двигаются на амбулакральных ножках с присосками. Некоторые виды могут передвигаться по дну, как на ходулях. Все тело ежей, за исключением участков вокруг ротового и анального отверстий, покрыто сплошным известковым панцирем, представляющим скелет ежей. Такой скелет состоит из 10 пар меридионально расположенных под кожей двухрядных пластинок. На пяти парах меридиональных пластинок имеются отверстия для амбулакральных ножек.

Среди иголок ежей имеются педицеллярии - особые иглы в виде шипов. Каждая педицеллярия состоит из подвижного стебелька и шипа с зубчиками. Педицеллярии выполняют разные функции. Одни служат для очистки поверхности тела от экскрементов, другие, имеют три пары ядовитых игл и защищают животное от хищников.

В ротовой полости морской ежей расположен жевательный орган, который называется аристотелем фонаром, состоящим из 25 подвижных известковых пластинок и образований. Пятеро из них образуют длинных и острых зубцов, окружающих ротовое отверстие. Все внутренние органы морских ежей находятся в целоме.

Ежи распространены в открытых, нормально засоленных морях. Диаметры их тела составляют от 2-3 см до 15-20 см. Всего известно около 800 видов морских ежей.

По форме тела (и некоторым иным признакам) морские ежи подразделяются на правильных и неправильных. У правильных ежей

хорошо выражена радиальная симметрия. Их тело обычно шаровидной формы или немного сплюсненное. У них на оральной стороне тела находится рот, на абсоральном - анус. Амбулакральные ножки располагаются пятью двоясными рядами по радиусам. Все внутренние органы, кроме осевого комплекса в пищеварительной системы, располагаются по радиальной симметрии.

Правильные ежи более многочисленны. Большинство из них растительноядные, но имеются виды, питающиеся мелкими беспозвоночными и детритом. Для них характерно наличие жевательного аппарата - аристотелева фонаря. Их тело хорошо защищено панцирем, острыми, передними ядовитыми иглами. Однако, у них немало врагов. Ежей истребляют чайки, бросая их с высоты на камни и затем выедавая их мягкие части тела. Камнями разбивают панцири ежей камнями. Ежами питаются также некоторые рыбы, крабы, морские звезды.

У неправильных ежей преобладает билатеральная симметрия. Их тело может быть яйцевидным, сердцевидным или совершенно плоским. Рот помещается в центре или на краю тела. Анус смещается к краю тела. Ежи двигаются ртом вперед, что является проявлением билатеральной симметрии.

Неправильные ежи представлены немногими видами. Наиболее часто встречаются плоские ежи с мягкими иглами, которые зарываются в мягкий грунт. Они микрофаги, питаются мелкими организмами, в частности, фораминиферами, диатомовыми водорослями. У сердцевидки (*Echinocardida*) выпуклое тело напоминающее сердце. Ежи-сердцевидки зарываются в песок при помощи острых длинных игл на переднем, и расширенном концах тела. Сердцевидка собирает пищу из нарытого песка. Для осуществления дыхания еж через вертикальный ход выставляет наружу длинные кистевидные амбулакральные ножки, которые выполняют функции кожных жабер.

Икра морских ежей, богатая белками и биологически активными веществами, используется человеком в пищу. Промысел ежей особенно развит в дальневосточных морях. Морские ежи занимают существенное место в цепи питания в морских биоценозах и имеют значение в переработке и минерализации органики. Вымершие морские ежи входят в состав известковых осадочных пород и служат руководящими формами в геологии.

Класс Голотурии или Морские огурцы (*Holothurioidea*)

Голотурии, или морские огурцы, представляют особую группу иглокожих с продолговатой формой тела (рис.241). У них скелет редуцирован, по этой причине их покровы мягкие. Большинство голотурий - медленно ползают по дну. На переднем конце тела расположен рот, окруженный щупальцами. Форма их тело напоминает огурец с рядами бугорков и цветком на конце. Амбулакральные ножки голотурий с присосками, представлены тремя двоянными рядами на брюшной стороне тела. У боконогих голотурий движение осуществляется при помощи 2-3 пар боковых выступов тела. Роющие голотурии безногие, похожи на червей и движутся при помощи

сокращения мышц тела. Размеры голотурий составляет от нескольких миллиметров до 1-2 м. Имеются плавающие голотурии с плавниками, и медузообразные голотурии со студенистым телом, подобные медузам.

У большинства голотурий симметрия тела билатеральная. У них различается спинная сторона тела с недоразвитыми амбулакральными ножками, и брюшная сторона с хорошо развитыми ножками. В внутреннем строении билатеральная симметрия выражается в строении кишечника с парными водными легкими, в наличии непарной гонады и кювьеровой железы. Радиальная симметрия свойственна амбулакральной, псевдогемальной, кровеносной, нервной системе, жевательному аппарату и пять ветвящимся щупальцам. В коже голотурий разбросаны скелетные элементы причудливой формы. Под кожей голотурий располагаются кольцевые мышцы, а под ними пять продольных мышечных пучков. Мышцы - ретракторы втягивают внутрь переднюю часть тела.

Голотурии являются детритофагами. Питаются органическими веществами и мелкими организмами, находящимися в грунте. Голотурии с червевидными щупальцами питаются взвешенным (не осевшим на дно) детритом, а плавающие виды питаются планктоном.

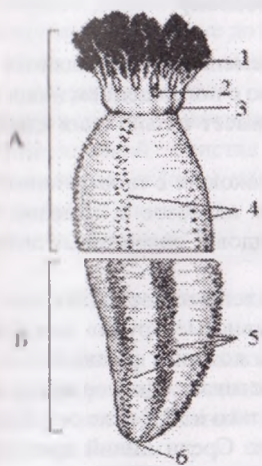


Рис.241. Североатлантический морской огурец *Cusumaria frondose*. А-дорсальная сторона, Б- вентральная сторона. 1- венец из 10 разветвленных щупалец, 2- гонопор, 3- интроверт, 4- редуцированные амбулакральные ножки, 5- амбулакральные ножки, 6- анальное отверстие.

Роль органов дыхания у голотурий выполняют окологлоточные щупальцы. Специфично дыхание у некоторых зарывающихся голотурий. Функции водных «легких» у них выполняют задняя кишка или особые парные выпячивания задней кишки. Голотурии выставляют задний конец тела из грунта,

и через анальное отверстие вода поступает в заднюю кишку и в ее отростки, где и происходит газообмен. Ритмические сокращения мышц задней кишки обеспечивают «вдох» - поступление воды в кишечник и «выдох» - ее выплевывание.

У голотурий сильно развита способность регенерации. Они при опасности из задней кишки выстреливают липкие нити кювьеровой железы, или выбрасывают все содержимое полости тела. Некоторые виды голотурий

могут отрывать заднюю часть тела. Через некоторое время все недостающие части тела восстанавливаются заново.

Большинство голотурии раздельнополые, редко- гермафродиты. Особи гермафродитных видов вначале функционируют как самцы, а позднее - как самки. Развитие происходит с метаморфозом. Поздние личинки аурикулярии выполняют функцию расселения. Встречаются живородящие виды, вынашивающие молодь на спине в выводковой камере.

Голотурии имеют существенное значение в цепях питания в море. Они питаются оседающей органикой и мелкими организмами, а сами голотурии служат пищей очень многим более крупным морским животным.

Известно около 900 видов голотурий, из них 40 видов имеют промысловое значение. Большинство съедобных видов, так называемых трепангами, относится к щитовидно щупальцевым голотуриям. Основными объектами промысла являются дальневосточный трепанг (*Stichopus japonicus*, до 20 см длиной) и кукумария (*Cucumaria*), из которых приготавливают консервы.

ПОДТИП ПРИКРЕПЛЕННЫЕ ИГЛОКОЖИЕ (PELMATOZOA)

Класс Морские лилии (Crinoidea)

Прикрепленные иглокожие постоянно или временно прикрепляются к субстрату и их тела обращены ртом вверх, что связано с поглощением пищи из толщи воды. Подтип Прикрепленные (Pelmatozoa) имеет только один класс - Морские лилии (Crinoidea).

Морские лилии - наиболее древняя группа иглокожих с примитивными признаками. Они были широко распространены в палеозое и мезозое. В ископаемом состоянии известны несколько тысяч видов. Современные лилии составляют около 700 видов.

Лилии по форме и окраске напоминают великолепные цветы. Их тело в форме чаши цветка. Радиально расположенные ветвистые «руки» подобны венчику. От основания тела тянется стебелек, на котором располагаются многочисленные цирри - усики, подобные узким листикам. Долгое время их называли зоофитами - растениями-животными. И только в XIX веке они были отнесены к животному царству, к типу иглокожих. Среди лилий имеются стебельчатые лилии и бесстебельчатые виды, способные изредка перемещаться с места на место при помощи движения «рук» (рис.242).

Морские лилии отличаются от других иглокожих с телом, обращенным оральной стороной вверх и расположением ротового и анального отверстий. Мадрепоровой пластинки у них отсутствуют. Ее заменяет пористость стенок тела. Амбулакральные ножки без присосок и служат для дыхания, осязания и передачи пищевых частиц ко рту. В связи с сидячим образом жизни у них наиболее полно выражена радиальная симметрия. Большинство лилий с пятью

растительными лучами. Бывают и многорукые лилии до 140 лучми. Лучи часто перистые, усаженные придатками - пиннулами.

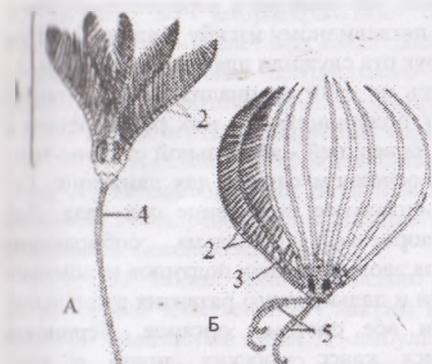


Рис.242. Crinoidea. внешняя форма: А-*Ptilocrinus pinnatus*-стебельчатая морская лилия с пятью руками; Б-филиппинская 30-рукая бесстебельчатая морская лилия *Neometra acanthaster* (показана не все руки). 1-венец, 2-пиннулы, 3-членистые руки, 4-стебелек, 5-усики (по Рупперту).

В северных и дальневосточных морях обычна холодноводный вид десятирукая бесстебельчатая лилия желтого цвета - гелиометра (*Heliometra fascialis*). Длина лучей гелиометры достигает 35 см. Она может образовывать скопления на глубине до 600 м. У некоторых видов лилий наблюдается забота о потомстве. Молодь вынашивается самками в особых выводковых камерах.

Морские лилии - сестонофаги, которые питаются падающими органическими частицами с поверхности воды. Они участвуют в биологической очистке морской воды от органического загрязнения. Ишестковые скелеты лилий входят в состав осадочных пород -- известняка и мрамора. Вымершие лилии имеют значение для определения возраста осадочных пород.

Филогения и экологическая радиация иглокожих

Личинка иглокожих диплеврула обладает основными особенностями вторичноротых животных, в частности, двусторонней симметрией, вторичным ротом, энтероцельной закладкой мезодермы, двуслойностью кожи, формированием трех пар целомических мешков. На этой основе можно предположить, что предками типа могли быть примитивные вторичноротые животные.

На основе сравнительного анализа морфологии современных и вымерших иглокожих можно выявить плезиоморфные (исходные) признаки типа, облик гипотетического предка. Повидимому, первые иглокожие были малоподвижными билатеральными животными с горизонтальной осью тела, прямым кишечником, с кожным скелетом из отдельных пластинок. Радиальная симметрия у них только начала формироваться и проявляться лучистые пищевые бороздки вокруг рта. В докембрии произошла дивергенция

предковой группы иглокожих на две линии эволюции, приведшие к формированию подтипов Неподвижные и Подвижные.

Неподвижные иглокожие специализировались к сестонофагии - поглощению оседающей из воды органики, что привело к перемещению рта и ануса на верхнюю поверхность тела и петлевидному изгибу кишечника. При этом ряды амбулакральных ножек вокруг рта служили для передачи пищи.

Подвижные иглокожие развивались по пути специализации к питанию органикой, сосредоточенной на дне. У большинства из них рот обращен к поверхности грунта, а анус находится на верхней - аборальной стороне тела. Амбулакральные ножки в бороздах в основном служат для движения. Голотурии сохранили от предков горизонтальное положение оси тела. Для добычи пищи им служили околотротовые щупальца, собирающие органические частицы из ила. Дальнейшая эволюция двух подтипов иглокожих шла по пути углубления специализации и дальнейшего развития радиальной симметрии, которая захватила почти все системы органов. Вершиной эволюции подтипа *Pelmatozoa* явился класс морских лилий с ярко выраженными чертами сестонофагов.

Подтип *Eleutherozoa* оказался эволюционно более перспективным. В настоящее время он представлен четырьмя классами. В их эволюции возникли специализированные группы хищников, фитофагов, детритофагов с разными способами движения.

Иглокожие населяют три яруса в морских биоценозах: поверхность дна, толщу грунта и рефе - пелагиаль. Подвижные иглокожие, населяющие поверхность дна, образуют несколько жизненных форм, в частности, шарообразных фитофагов, способных лазать по отвесным скалам (большинство ежей, некоторые звезды), звездообразных зоофагов, детритофагов (большинство звезд, офиур), плоских детритофагов (неправильные ежи), мешковидных детритофагов (голотурии, некоторые ежи). Роющие формы иглокожих немногочисленны и представлены червеобразными голотуриями и сердцевидными ежами. Некоторые иглокожие перешли в пелагиаль (зонтикообразные и голотурии). Переход к роющему образу жизни сопровождался нарушениями в радиальной симметрии (неправильные ежи и некоторые голотурии).

Домашние задания Иглокожие(C=51).

1. Характерные черты иглокожих: А - полость тела первичная. Б - полость тела целом. В - радиально симметричные. Г - ведут с сидячий образ жизни. Д - имеют амбулакральной системы. Е - тело покрыто хитиновым покровом. Ж - дышат жабрами. З - органы дыхания слабо развиты. И - полостей имеют известковый скелет. К - голова слабо развита. Л - развитие без метаморфоза. М - личинка называется диплеврулой. Н - гермафродиты. О - раздельнополые.

2. Характерные черты строения морских звезд: А - тело состоит из центрального диска и отходящих от него лучей. Б - лучи от 5 до 13 и более. В -

тело шаровидное, снизу уплощенное с 5 лучами. Г- внешне лучи хорошо выражены, Д- тело покрыто более или менее длинными известковыми иглами. Е- амбулакральные ножки расположены в амбулакральных бороздах, идущих по лучам. Ж- амбулакральные борозда накрыты амбулакральными пластинками. З - скелет под кожей состоит из известковых пластинок. И- на аборальной стороне центрального диска расположена мадрепоровая пластинка. К - в ротовой полости имеется фонар Аристотеля.

3. Какие черты свойственны морским ежам? (см.2 - задание).

4. Расположите в порядок органы амбулакральной системы морских ежей: А - кольцевой канал. Б- каменистый канал. В- радиальные каналы. Г- мадрепоровая пластинка. Д- амбулакральные ножки и пузырьки. Е- короткие боковые канальцы,

5. Из каких органов состоит осевой комплекс иглокожих? А - мадрепоровая пластинка. Б - лакуны кровеносной системы. В - аборальный орган. Г- каменистый канал. Д- амбулакральные пузырьки. Е- осевой орган. Ж - амбулакральные ножки. З -кольцевые каналы.

6. Составьте парные ответы из названий классов иглокожих и соответствующих им понятий: А - Голотурии. Б - Змеехвостки. В- Морские ежи. Г- морские звезды, Д- Морские ежи: 1- похожи на чашечку с пятью руками. 2- лучи резко разграничены от центрального диска. 3- тело шаровидное, покрыто иголками. 4 - тело червеобразное, вокруг рта расположены пять щупальца. 5-тело плоское от 5 до13 и более лучей.

7. Составьте парные ответы из терминов и соответствующих им понятий: А -амбулакральная система. Б - мадрепоровая пластинка. В - гидродомальная система. Г-осевой комплекс. Д - фонар Аристотеля. Е - гидротимия: 1- челюсть морских ежей. 2- самоискалечение. 3- вертикально расположенные органы центрального диска. 4- водно-сосудистая система. 5- трубки, окружающие нервных волокон. 6- с мелкими отверстиями на аборальной стороне.

8. Составьте парные ответы из латинских и соответствующих им русских названий. А-Echinoidea, Б-Ophiuroidea, В-Asteroidea Г-Elleutherozoa Д-Echinodermata, Е-Holothurioidea, Ж - Pelmatozoa, З - Crinoidea, И - Dactylostomata: 1- иглокожие, 2-вторичноротые, 3-морские огурцы, 4-морские ежи, 5-морские звезды 6-прикрепленные, 7-подвижные, 8-морские ежи. 9-змеехвостки.

ЭТАПЫ ФИЛОГЕНИИ ЖИВОТНОГО МИРА

Современная система животного мира является результатом длительного эволюционного процесса, продолжающего в течении нескольких сотен миллионов лет. Обычно эволюции живых организмов принято представить в виде разветвленного родословного древо. Нижние ветви «древа» обозначают более древними по происхождению таксоны с наиболее примитивными формами организации, а верхние ветви представлены таксонами более

прогрессивными признаками организации. Вместе с тем каждый современный таксон обладает как древними общими с предками признаками, так и новыми признаками, отличающими их от древних групп. Анализ современной системы, животных на основе сравнительно-анатомических, эмбриологических, генетических, палеонтологических, молекулярных данных, позволяет установить филогенетические связи между таксонами и направление эволюционного процесса в животном царстве.

В переведенной ниже схеме у основания филогенетического «древа» животных находятся одноклеточные, находящиеся на самом примитивном уровне организации. У одноклеточных все функции организма выполняются одной клеткой и ее специализированными структурами - органеллами. В пределах подцарства наблюдаются переходы к многоклеточности (колониальность). Предполагается, что многоклеточные животные возникли от древних колониальных одноклеточных животных жгутиконосцев.

Подцарство многоклеточных (Metazoa) имеют более высокий уровень организации. Так как у них различные функции выполняются специализированными клетками или органами. Среди современных многоклеточных можно выделить несколько уровней организации, отражающие этапы эволюционного процесса многоклеточных.

Самыми примитивными среди многоклеточных являются фагоцителлообразные, включающие один тип пластинчатых. Пластинчатые представляют живую модель гипотетического предка многоклеточных - фагоцителлы. Им свойственны только два типа клеток: двигательные - жгутиковые (кинетобласт) и пищеварительные - амебоидные (фагоцитобласт). Такая функциональная дифференциация клеток существенно отличается многоклеточных от колониальных одноклеточных с однородными клетками.

Следующей, более высокий уровень организации среди многоклеточных занимают паразои. К ним из современных животных относятся только губки. Тело губок состоит из множества специализированных клеток, выполняющих покровную, скелетную, пищеварительную и др. функции. Однако у губок еще отсутствуют оформленные ткани и органы, нет нервных и чувствующих клеток. Низкий уровень организации губок проявляется и в их высокой регенерационной способности, взаимо-превращаемости клеток.

Согласно гипотезе А. В. Иванова, низшие многоклеточные (Phagocytellozoa, Parazoa) произошли от гипотетического предка - фагоцителлы. Их ранние фазы развития: бродяжка у трихоплаксов (тип Placozoa) и личинка - паренхимула у губок (тип Spongia) являются моделью фагоцителлы. При этом, Пластинчатые сохранили план строения фагоцителлы, а у губок двигательные клетки - кинобласты переместились внутрь тела и стали выполнять функцию водно-двигательной системы, обеспечивающей фильтрацию воды.

Тело у настоящих высших многоклеточных (надраздел Eumetazoa) состоит из оформленных тканей, органов, выполняющих разные функции. Впервые на этом этапе развития животных появляются нервные и

чувствительные клетки. Среди истинных многоклеточных также можно выделить несколько групп организмов, находящихся на разных уровнях организации. Самую низшую ступень среди них образуют двуслойные животные с радиальной симметрией (раздел Radiata). К ним относятся типы кишечнополостных и гребневиков, ведущих малоактивный или прикрепленный образ жизни. Их тело формируется из двух зародышевых листков: эктодермы и энтодермы. По современным представлениям, радиальные животные, как и низшие многоклеточные произошли от фагоцителлы. Так как, строение личинок кишечнополостных - планула, сходно с паренхимулой губок. При эволюционном переходе от фагоцителлы к кишечнополостным, от двигательных клеток (кинобласт) развивался эктодерма, и у подвижных личинок кишечнополостных и гребневиков сохранилась ее двигательная функция. При этом кишечнополостные перешли в основном к прикрепленному образу жизни, а гребневники остались активными.

Высшую ступень в эволюции настоящих многоклеточных занимают билатеральные трехслойные животные (Bilateria). У них развит передний и задний концы тела, рот смещен на брюшную сторону тела, что приводит к развитию билатеральной симметрии. Однако, некоторые группы билатеральных животных вторично перешли к радиальной симметрии (иглокожие), частично сохранив билатеральное строение. Тело билатеральных животных формируется из трех зародышевых листков - эктодермы, энтодермы и мезодермы.

До недавнего времени считалось, что билатеральные животные произошли от радиальных. Теперь же имеются доказательства об их независимого происхождения от фагоцителлообразных предков. Выяснилось, что у билатеральных и радиальных животных нет идентичности по важнейшим признакам, присущих их предкам. Так, паренхиматозное строения имеют низшие Bilateria (типы Плоские и частично круглые черви), а двуслойное строение, функционально близок к двум типам клеток (кинобласт и фагоцитобласт) фагоцителлообразных, наблюдается только у радиальных животных. О самостоятельности этих эволюционного развития радиальных и билатеральных животных свидетельствуют также существенные различия в эволюционно прогрессивных признаках. Так, у радиальных животных кишечная полость появилась в раннем этапе эволюции, затем развивались разные формы радиальной симметрии и особые опорные структуры в мезоглее. А у билатеральных кишечник возникает позднее из внутреннего слоя паренхимы. Большое значение в эволюции билатеральных животных имело возникновение третьего зародышевого листка - мезодермы и формирование из него мышц и половых желез. Выделительные органы - протонефридии впервые появляется у билатеральных животных. Поступательные движения, обособление головного отдела тела с нервными узлами и органами чувств, связано с развитием билатеральной симметрии тела.

Таким образом, эволюция фагоцителлообразных предков настоящих многоклеточных шла в двух направлениях. Первое направление привело к возникновению радиальных, а второе - билатеральных животных. Дальнейшее развитие билатеральных произошло в двух этапах. В первом этапе формируются низшие бесполостные (подраздел Acoelomata), а во втором - высшие целомические животные (подраздел Coelomata).

Бесполостные, или низшие черви, объединяют типов, без целома. У низших групп подраздела плоских червей и некоторых круглых червей промежутки между органами заполнены паренхимой, а у более прогрессивных групп круглых червей и немуртин за счет разрушения паренхимы возникает первичная полость тела - схизоцель.

Целомические животные высший подраздел билатеральных. Образование целома завершает формирование внутренней среды животных, обеспечивающий гомеостаз и автономизацию жизненных процессов. На эволюция приводит к формированию кровеносной системы, метанефридиев, целомодуктов, развитой нервной системы и органов чувств. Целомические животные дали широкий спектр таксонов. Сравнительное изучение наиболее примитивных целомных из различных типов позволило выявить у них некоторые общие исходные признаки, в частности, отсутствие метамерности, сочитание первичной полости (схизоцеля) и целома, отсутствием кровеносной системы и наличием лестничной нервной системы, близкой к ортогону. Рот органов выделения видимо выполняли протонефридии. Все это указывают на родство и возможное происхождение целомных животных от турбелляриеподобных предков.

Раньше считали, что в эволюции целомных животных осуществлялась в двух направлениях, пришедших к появлению первичноротых (Protostomia) и вторичноротых (Deuterostomia). Однако, данные эмбриологии первичноротых показали большое разнообразие в закладке целома и кишечника у этих животных.

Выделяется пять основных направлений в эволюции целомных животных, которые дали начало трохофорным (Trochozoa), вторичноротым (Deuterostomia) и занимающим промежуточное положение между ними поронофорам (Pogonophora), щупальцевым (Tentaculata) и щетинкочелюстными (Chaetognatha). Трохофорные отличаются от остальных спиральным дроблением яйца, детерминированностью эмбриогенеза, формированием у большинства личинки трохофоры. У многих рот первичен, т.е. соответствует бластопору. Первичные трохофорные были аметамерными и от них, по-видимому, произошли Echiurida, Sipunculida с цельным целомом.

Эволюция трохофорных привело в начале внешней, а затем и внутренней метамерии. Моллюски отделились от общего ствола трохофорных довольно рано, по-видимому, от олигомерных или от аметамерных предков. Примерно на этом же этапе шло формирование типов Onychophora и Tardigrada лишь с наружной сегментацией.

Вторичноротые (Deuterostomia) образует вторую ветвь в эволюции целомических животных. К ним относятся типы Иглокожие (Echinodermata), Полухордовые (Hemichordata) и Хордовые (Chordata). Тело вторичноротых в эмбриогенезе формируется из трех сегментов, рот у них закладывается вторично, мезодерма образуется энтероцельным путем, кожа состоит из мезодермального эпителия и мезодермального кутикула. Вершиной эволюции вторичноротых являются Хордовые, среди которых наивысшего прогресса достигли позвоночные животные, с развитой нервной системой, органами чувств, сложным поведением. Среди них высшие позвоночные птицы и млекопитающие в процессе эволюции достигли теплокровности, что позволило им занять особенно широкий спектр экологических ниш на планете. Промежуточное положение между трохофорными и вторичноротыми занимают Щетинкочелюстные и Щупальцевые. У них имеются сходства с трохофорными, вторичноротыми животными. Они также имеют особые предковые признаки с целомическими животными.

10. А, Б, Д, Ж; 11. 1-В, 2-Д, 3-А, 4-Г, 5-Б, 6-Ж, 7-Е; 12. 1-Г, 2-Е, 3-А, 4-И, 5-Д, 6-Б, 7-К, 8-Ж, 9-З, 10-В; 13. А, Б; 14. А, В, Д; 15. Б, Г, Е; 16. 1-Е, 2-А, 3-Д, 4-Ж, 5-Г, 6-В, 7-Б.

Разнообразие паукообразных (С=62). 1. А, Б, Д, Е, З, Н, О; 2. В, Г, Е, И, К; 3. А, В, Д, Ж; 4. Б, Г, Е, З; 5. А, Б, Д, Ж, З; 6. А, Г, Д, Е, К; 7. А, В, Е; 8. Б, В, Ж, З, И; 9. Б, Г, Д; 10. А, Б, Д; 11. В, Г, Д; 12. А-3, Б-2, В-4, Г-1, Д-5; 13. 1-Г, 2-В; 3-А, 4-Е, 5-Д, 6-Б; 14. А-4, Б-3, В-2, Г-1.

Многоножки (С=68). 1. А, Г, Д, Ж, К; 2. Б, Г, Д, Ж, К, Н; 3. Б, Д, Е, З, И; 4. А, Д, Е, З; 5. А, Б, Д, З; 6. В, Г, Е, Ж; 7. Б, В, Г, Ж; 8. В, Г, Д, З; 9. А, Б, Е, Ж; 10. Б, Г, Е, Ж; 11. А, В, Д, З; 12. А, Б, В, Ж, З; 13. Г, Д, Е, И, К; 14. В, Д, Е; 15. А, Б, Г; 16. А-4, Б-1, В-2, Г-3;

Насекомые, внешнее строение (С=69). 1. А-2, Б-3, В-1; 2. А, В, Д, Е; 3. Б, Г, Д; 4. В, Г, Е, И; 5. А-4, Б-2, В-3, Г-5, Д-1; 6. А, В, Д, Ж, З, И; 7. А-4, Б-2, В-5, Г-1, Д-3; 8. А-5, Б-2, В-4, Г-1, Д-3; 9. Б, Г, Ж, З, К; 10. А, Б, Е, Ж, И; 11. А-3, Б-1, В-5, Г-4, Д-2, Е-7, Ж-9, З-8, И-6; 12. Б, В, Д; 13. 1-Е, 2-А, 3-В, 4-Б, 5-Д, 6-Г; 14. А-5, Б-3, В-1, Г-6, Д-2, Е-4.

Внутреннее строение насекомых (С=79). 1. 1-Д, 2-Е, 3-Ж, 4-В, 5-А, 6-Б, 7-Г; 2. А-4, Б-1, В-2, Г-6, Д-5, Е-3; 3. А-3, Б-2, В-6, Г-1, Д-4, Е-7, Ж-5; 4. А, Г, Е, З, И; 5. Б, В, Д, Ж, К; 6. 1-Г, 2-Б, 3-Е, 4-А, 5-В, 6-Д; 7. А, В, Г, З, К, 8. Б, В, Д, Ж; 9. 1-Д, 2-З, 3-А, 4-В, 5-Е, 6-Б, 7-Г, 8-И, 9-Ж; 10. Б, В, Д, Ж; 11. А-5, Б-7, В-6, Г-4, Д-1, Е-2, Ж-3; 12. А-5, Б-3, В-6, Г-4, Д-2, Е-1; 13. А-2, Б-8, В-3, Г-7, Д-4, Е-1, Ж-6, З-5, И-9;

Размножение и развитие насекомых (С=85). 1. Б, Г, Д, Ж, К; 2. А-2, Б-5, В-3, Г-1, Д-4; 3. А, Б, В, Е, Ж; 4. Г, Д, З, И, К; 5. 1-Б, 2-Е, 3-А, 4-В, 5-Д, 6-Г; 6. Б, В; 7. А, Б, Д; 8. В, Г, Е; 9. А, Г, Д; 10. А, Б, Г, Е; 11. В, Д, Ж, З; 12. А, В, З; 13. Б, Г, Д, Ж; 14. Б, В, Е; 15. Б, В, Е; 16. А, Б, В; 17. А-4, Б-2, В-6, Г-1, Д-5, Е-3; 18. А-3, Б-2, В-1, Г-4; 19. А-2, Б-1, В-3; 20. А-3, Б-2, В-1; 21. А-6, Б-3, В-4, Г-2, Д-5, Е-1; 22. В, Г.

Насекомые с неполным метаморфозом (С=86). 1. А, В, Г, Д; 2. А, Г, Д, З; 3. В, Г, Д; 4. А-3, Б-1, В-2; 5. А, Г, Д, З; 6. А-2, Б-3, В-1; 7. Б, Е, Ж, З; 8. Б, Е, Ж, З; 9. А, Д, Ж, И; 10. Б, В, Г, З, Е; 11. А-2, Б-4, В-3, Г-1; 12. В, Ж, З, К, Л, М; 13. А, Г, Д, Ж, И, К; 14. А, Б, Г; 15. А, Г, Д, Е; 16. А, Б, Е; 17. В, Г, Д; 18. А, В, Г, И, Д, Е; 19. В, Г, Д; 20. Б, В, Д, Е, Ж, З; 21. Б, Г, Д, З.

Жесткокрылые (С=47). 1. А, В, Д; 2. А-3, Б-1, В-2, Г-5, Д-4; 3. Б, В, Д, З; 4. А, Г, Е, Ж; 5. А-4, Б-2, В-3, Г-1; 6. А-4, Б-2, В-7, Г-6, Д-3, Е-1, Ж-5; 7. А, Г, Д, Е; 8. Б, В, Ж, З; 9. А, Г, Д, Е, З, И; 10. Б, В, Ж, К, Л, М.

Перепончатокрылые (С=41). 1. А, Б, Г, Д, Ж, Л; 2. Б, В, Д; 3. 1-Б, 2-В, 3-А, 4-Е, 5-Д, 6-Г; 4. 1-В, 2-Д, 3-А, 4-Г, 5-Б; 5. 1-Г, 2-Б, 3-Е, 4-Д, 5-А, 6-В; 6. А, В, Е, Ж, И; 7. Б, Д, З, К; 8. А-3, Б-6, В-2, Г-1, Д-5, Е-4.

Двукрылые (С=56). 1. А, Б, Д; 2. Б, В, Е, З, К; 3. А, Г, Д, Ж, И; 4. А, Г, Д, И; 5. Б, В, Е, Ж; 6. А, Б, В, Ж, З; 7. Г, Д, Е, И, К; 8. Б, В, Г, З; 9. А, Г, Д, Ж; 10. А, В, Г, Ж, З, К, Л; 11. А, Б, Г, Е, К; 12. В, Д, Ж, З, И.

Чешуекрылые (С=48). 1. Б, Г, Е, И, К; 2. А, Б, Г, Д, И, М; 3. А, В, Д; 4. В, Е, Ж, З, К, Л; 5. Б, Г, Е; 6. В, Г, Д, З; 7. А, Б, Е, Ж; 8. Б, В, Е; 9. 1-В, 2-Е, 3-Б, 4-А, 5-Г, 6-Д, 7-Ж; 10. А-3, Б-5, В-2, Г-1, Д-4, Е-7, Ж-6.

Иглокожие (С=51). 1. Б, В, Д, З, Л, М, О; 2. А, Б, Г, Е, Ж, З, И; 3. В, Д, Е, Ж, З, И, К; 4. 1-Г, 2-Б, 3-А, 4-В, 5-Е, 6-Д; 5. А, Б, Г, Е; 6. А-4, Б-2, В-1, Г-5, Д-3; 7. А-4, Б-6, В-5, Г-3, Д-1, Е-2; 8. А-8, Б-9, В-5, Г-7, Д-1, Е-3, Ж-6, З-4, И-2.

СЛОВАРЬ ЗООЛОГИЧЕСКИХ ТЕРМИНОВ И ПОНЯТИЙ

- Аборальный** - орган тела животного, находящиеся в противоположной оральной стороне.
- Автотамия** - самооплодотворение одноклеточных путем слияния гаплоидных ядер в одной зародышевой клетке.
- Автотомия** - самокалечение частей тела как реакция самозащиты животного.
- Агаметы** - молодые особи простейших, образовавшиеся в результате множественного бесполого размножения - агамогонии.
- Агамогония** - множественное бесполое размножение протистов с образованием агамет.
- Агамонт** - особь у простейших, размножающаяся бесполом путем.
- Адаптация** - приспособление.
- Аврон** - передний отдел тела членистоногих из предротовой лопасти и двух сегментов.
- Аксонотрофия** - лучеобразная псевдоподия с осевым стержнем у простейших.
- Актинотроха** - свободноплавающая личинка форонид.
- Амбулакральная система** - вододвигательная система иглокожих.
- Амебоцит** - клетка, способная к амебоидному движению.
- Амфибластула** - личинка губок с мелкими жгутиковыми клетками на анимальном полюсе и крупными клетками на вегетативном.
- Аналогичные (органы)** - сходные по функции, но разные по происхождению.
- Анэмбрионизм** - постэмбриональное развитие членистоногих, выход личинок из яиц с неполным числом сегментов и увеличение их число с каждой линькой.
- Анаэробный** - безвоздушный, существование в бескислородной среде.
- Антенны** - чувствительные придатки на голове полихет и членистоногих.
- Апомиксис** - размножение без оплодотворения при партеногенезе.
- Апоморфный** - отражение эволюционно продвинутое состояние морфологии органов.
- Ароморфоз** - тип биологического прогресса в эволюции, который приводит к повышению морфо-физиологической организации организмов.
- Артикуламентум** - слой раковины панцирных моллюсков между покрывкой и гипостракумом, состоящий из нескольких отдельных компонентов кристаллической структуры раковины, формирующий пластины для прикрепления и шовные пластинки.
- Аскон** - тип строения губок, у которых хоаноциты выстилают парагастральную полость.
- Ацеломический** - не имеющий вторичной полости тела - целома.
- Базальная мембрана** - аморфный слой, подстилающий эпителий.
- Бентос** - организмы, обитающие на дне водоемов.
- Бесполое размножение** - форма размножения без участия гамет.

Билатеральная симметрия - симметрии, при котором через тело животного можно провести одну плоскость симметрии, делящую его на две идентичные половины.

Биогеоценоз - однородный участок земли с определенным составом живых организмов и косных компонентов, объединенных обменом веществ и энергии.

Биосфера- оболочка Земли, населенная живыми организмами.

Биссус - белковый материал, секретируемый биссусовой железой двустворчатых моллюсков, имеющий жидкую форму.

Биполярные нейроны - нейроны, имеющие один аксон и один дендрит.

Бластопор - отверстие гастролы, ведущее в эмбриональную кишку, или первичный рот.

Бластоцель - полость внутри бластулы.

Брыжейка (мезентерий) -продольная перегородка между целомическими мешками в каждом сегменте кольчатых червей.

Велигер - личинка моллюсков с парусом (велумом) и лопастями с ресничками.

Висцеропаллия - один из двух функциональных частей тела моллюсков, включающий в себя внутренностный мешок с мантией, обеспечивающий защиту тела, особенно его спинной стороны.

Вольвенты - стрекательные клетки со спирально закрученными нитями у кишечноглотных.

Вторичноротость - образование рта не из первичного рта — бластопора.

Гамета - гаплоидная половая клетка.

Гаметическая редукция хромосом - мейоз происходит при образовании гамет.

Гамогония - половое размножение у простейших с образованием гамет.

Гамонт - половая особь у простейших.

Ганглий - скопление нервной ткани, содержащее нейроны.

Гаплоидный - содержащий одинарный хромосомный набор в клетках.

Гастральная полость - полость гастролы, выстланная энтодермой.

Гастрей - гастролоподобный гипотетический предок многоклеточных.

Гастроваскулярная система - гастральная полость стрекательных и гребневиков.

Гастрола - двуслойная эмбриональная стадия, следующая за бластолой.

Гастроляция - развитие гастролы из бластулы.

Геммула- внутренняя почка у губок, покрытая защитной оболочкой.

Гемоцель - полость кровеносных сосудов или синусов, возникает из бластоцели.

Гермафродит - двуполой организм, производящий яйцеклетки и сперматозоиды.

Гетерогония - жизненный цикл с чередованием партеногенетического и полового размножения.

Гетерономные сегменты - разные по морфологическому строению сегменты.

Гетеротрофный - организм, питающийся готовыми органическими веществами.

Гидрант- бесполой особь в колонии гидроидных полипов.

- Гидротека** - клеточные выросты вокруг тела полипа, служащие для защиты от внешнего воздействия
- Гиподерма** - кожный покров в форме клеточного синцития.
- Гипостом** (язычок) - выступ стенки ротовой полости у клещей.
- Гипостракум** или **перламутровый слой** - внутренний слой раковины моллюсков, состоит из пластин CaCO_3 , также обёрнутых конхиолином.
- Гипофаринкс** (язычок) - выступ стенки ротовой полости у насекомых.
- Гистолиз** - разрушение тканей.
- Гистеросома** - часть тела акариформных клещей, в состав которого входят сегменты с третьей и четвёртой парой ног и брюшко.
- Глохий** - личинка пресноводных двусторчатых моллюсков.
- Глютинанты** - стрекательные клетки кишечнополостных с клейкой нитью.
- Гнатохиларий** - непарная пластинка, образованная слиянием пары нижних челюстей у многоножек.
- Гнатоцефалон** - челюстной отдел головы ракообразных с 3 сегментами.
- Голозойный тип питания** - питание твердыми органическими частицами.
- Гомологичные органы** - органы, сходные по происхождению.
- Гомономные сегменты** - морфологически однородные сегменты.
- Гонангий** - особь в колониях гидроидных полипов, на которой почкованием образуются медузы.
- Гоноподия** - видоизмененная половая ножка у членистоногих.
- Гусеница** - червеобразная личинка насекомых, имеющие наряду с грудными конечностями и брюшные конечности.
- Детерминированное развитие** - предопределенность образования органов на ранних стадиях эмбриогенеза из определенных бластомеров.
- Дегридофаг** - организм, питающийся разлагающимся органическими веществами.
- Дефинитивный хозяин** или **окончательный хозяин** - животное, в организме которого паразит достигает половой зрелости и размножается половым путём.
- Диapaуза** - фаза покоя в жизненном цикле вида как адаптация к неблагоприятным условиям.
- Диплеврула** - двустороннесимметричная личинка иглокожих.
- Диплоидия** - двойной хромосомный набор в клетках.
- Диссепимент** - поперечная перегородка между сегментами кольчатых червей, отделяющая целомические полости двух соседних сегментов.
- Живорождение** - развитие яиц в теле самки с последующим рождением молодых.
- Зигота** - клетка, возникающая при слиянии гамет и имеющая диплоидный набор хромосом.
- Зиготическая редукция хромосом** - мейоз происходящий на фазе зиготы.
- Зоеа** - личинка высших раков с фасеточными глазами, развитыми челюстями и ногочелюстями, зачатками остальных грудных ног и сформированным брюшком.

- Зоит** - ранняя стадия развития споровиков, проникающая в клетку хозяина.
- Зооксантеллы** - симбиотические водоросли-динофлагелляты в тканях морских беспозвоночных
- Зоохлореллы** - симбиотические зеленые водоросли в тканях пресноводных беспозвоночных.
- Зоофаги** - животные, питающие животной пищей (хищные и паразиты).
- Желточник** - железа, продуцирующая желточные клетки для питания развивающихся яйцеклеток в половой системе плоских червей.
- Жизненный цикл** - морфогенез вида между двумя одноименными фазами его циклического развития (от зиготы до зиготы и т. п.).
- Жужжальца** - видоизмененные задние крылья у двукрылых насекомых.
- Изогамия** - образование одинаковых гамет у особей одного вида.
- Имаго** - взрослая стадия развития у насекомых.
- Иммиграция** - образование энтодермы погружением клеток из бластодермы.
- Имаго** - половозрелая особь животных
- Инвагинация** - образование гастролы путем впячивания бластодермы.
- Инвертированный глаз**, или **обращенный** - пигментный бокал обращенный своей вогнутой стороной к телу, а не к его поверхности.
- Интерстициал** - обитающий между частицами субстрата.
- Интерстициальные клетки** - не дифференцированные клетки стрекающих, из которых формируются клетки разного типа.
- Карапакс** - защитный кутикулярный щит, покрывающий тело членистоногого.
- Клоака** - полость, куда открываются протоки нескольких систем органов.
- Коксальные железы** - почки паукообразных, открывающиеся у основания ног.
- Колония** - группа организмов, образовавшихся в результате бесполого размножения и оставшихся ассоциированными между собой.
- Комиссура** - поперечное соединение между нервными стволами или ганглиями.
- Коммитирование** - необратимый переход клетки из стадии стволовой в специфическую линию дифференцировки, завершающийся формированием клетки, способной проявлять ограниченный набор свойств и функций. Теперь клетка или ее предшественник больше не может превращаться в другую.
- Конвергенция** - сходство, возникающее у неродственных таксонов.
- Коннектива** - продольное соединение между нервными стволами или ганглиями.
- Конъюгация** - половой процесс инфузорий с обменом ядрами между особями
- Копрофаги** - животные потребляющие в пищу испражнения животных.
- Копуляция** - слияние половых гамет (оплодотворение).
- Ктений** - жабра моллюсков перистого строения.
- Куколка** - неподвижная стадия насекомых между стадиями личинки и имаго
- Кутикула** - покров тела, выделяемый эпителием и служащим наружным скелетом.

- Лейкон - тип строения у губок с наличием множества жгутиковых камер с приводящими и отводящими каналами.
- Линька - сбрасывание старой шкурки и покрова (перьев, шерсти) у животных.
- Литораль, литоральная зона или приливно-отливная зона - участок берега, который затопляется морской водой во время прилива и осушается во время отлива. Располагается между самым высоким уровнем воды в прилив и самым низким в отлив. Зону, расположенную ниже литорали, называют *сублиторальной зоной*; зону, расположенную над литоральной — *супралиторальной зоной*.
- Личинка - ювенильная стадия, отличающаяся от взрослого животного.
- Мадрепоровая пластинка - известковая пластинка у иглокожих, поры которой открываются в каменистый канал амбулакральной системы.
- Макрогамета - женская половая клетка одноклеточных.
- Микрогамета - мужская половая клетка одноклеточных.
- Макронуклеус - крупное вегетативное ядро у инфузорий.
- Мальпигиевы сосуды - органы выделения, впадающие в кишечник.
- Максиллы - нижние челюсти членистоногих позади мандибул.
- Мандибулы - верхние челюсти членистоногих.
- Мантийная полость - полость между складками мантии и телом животного.
- Мантия - складка кожи, покрывающая тело животного.
- Марита - половозрелая стадия гермафродитного поколения дигенетических сосальщиков.
- Мастакс - расширенная передняя часть пищеварительной трубки (глотки) со специальной мускулатурой, с железами и нервами (у коловраток).
- Медуза - зонтиковидная или колоколовидная плавающая стадия стрекающих.
- Мезенхима, паренхима - соединительнотканые клетки, между экто- и энтодермой.
- Мезоглея - неклеточный слой студенистого вещества между наружным и внутренним слоями клеток с разбросанными в нем клетками.
- Мезодерма - зародышевый слой клеток, формирующийся между эктодермой и энтодермой и образующий выстилку целома.
- Метагенез - чередование полового и бесполого размножения в жизненном цикле животных.
- Метамерия - тип симметрии с линейной последовательностью морфологических структур.
- Метаморфоз - развитие с превращением при переходе личинки к взрослому животному.
- Метанефридий - нефридий, открывающийся воронкой в полость, выводным протоком - наружу.
- Микроворсинки - мелкие выросты клетки, участвующие в абсорбции.
- Микронуклеус - генеративное ядро у инфузорий.
- Микротрихии - микроворсинки на тегументе у цестод.
- Микрофаг - питающийся мелкими пищевыми частицами.
- Миксоцель - полость смешанного происхождения.

Мирацидий - свободноплавающая личинка трематод, покрытая ресничками.

Мономерный - тип строения тела, не разделенного на сегменты.

Монофилия - происхождение группы организмов от общего предка, один из основных принципов эволюции органического мира.

Мультиполярные нейроны - нейроны с одним аксоном и несколькими дендритами.

Мюллеров личинка - свободноживущая личинка ресничных червей, открыта И. Мюллером.

Науплеус - первая личиночная стадия в развитии ракообразных.

Наяда - водная нимфа насекомых с провизорными органами (трахейными жабрами).

Нейросекреторная клетка - нервная клетка, способная выделять гормоны.

Нейстон - обитатели поверхности воды.

Некрофаги - животные, питающиеся мертвыми остатками животных.

Нектон - пелагические животные, способные плыть против течения.

Нектохета - свободноплавающая личинка многощетинковых червей, разновидность метатрохофоры.

Неотения - укороченный онтогенез, развитие половозрелой особи на стадии личинки.

Нефридий - орган выделения эктодермального происхождения.

Нефромикий - орган выделения эктодермального и мезодермального происхождения.

Нимфа - личиночная стадия насекомых и клещей, отличающаяся от имаго лишь размерами и не развитыми гонадами.

Окончательный или дефинитивный хозяин - организм, в котором происходит половое размножение паразита.

Олигомерный - тип строения тела с небольшим числом сегментов.

Оматидий - простой глазок из состава фасеточного глаза членистоногих.

Онкосфера - личинка цестод с 6 крючками, внедряющая в ткани хозяина.

Онтогенез - индивидуальное развитие организма.

Оотека - тип яйцекладки в хитиновой оболочке у насекомых.

Ооцита - зигота, покрытая оболочками (у споровиков).

Опистосома - часть тела (брюшко) паразитических клещей.

Оральный - сторона тела животного, где находится ротовое отверстие.

Орган - структурно-функциональная единица тела многоклеточных.

Органелла - органоид структурно-функциональная единица одноклеточных.

Ортогон - тип нервной системы в виде нервной решетки у червей.

Оскулум - выводное отверстие парастомальной полости губок.

Остии - поры в сердце у членистоногих с незамкнутой кровеносной системой.

Остракум - средний слой раковины моллюсков из кристаллических карбоната кальция (CaCO_3) с конхиолином. Структура его может быть весьма разнообразной.

Осфрадии - органы химического чувства в мантийной полости у моллюсков.

Пандирь - наружный защитный покров тела, обычно из нескольких элементов.

- Паразит - организм, обитающий за счет другого и приносящий ему ущерб.
- Паранодии - парные туловищные конечности у кольчатых червей.
- Парифилия - происхождение одного таксона от разных предковых таксонов.
- Паренхима - диффузная ткань из вакуолизированных клеток.
- Паренхимула - личинка у губок, покрытая клетками со жгутиками.
- Партеногенез - форма размножения из яйцеклетки без оплодотворения.
- Педицеллярия - подвижные скелетные образования иглокожих в форме пинпов.
- Педагенез - размножение в личиночной стадии.
- Пелагические - животные, обитающие в толще воды.
- Пенетранты - стрекательные клетки со стрекательной нитью у стрекающих.
- Пенис - орган копуляции, не выворачивающийся, как циррус у плоских червей.
- Первичная полость - гомологична бластоцелю полость без эпителия.
- Первичноротые - животные, у которых рот образуется из бластопора.
- Перикардальная полость - полость, в которой расположено сердце.
- Перистомииум - ротовой сегмент у кольчатых червей.
- Периостракум - наружный белковый слой (конхиолин) раковины моллюсков.
- Пигидиум - задний, несегментированный отдел тела у аннелид и членистоногих.
- Пингула - перисто-расположенные придатки рук морских лилий.
- Пиноцитоз - поглощение клеткой мелких капель жидкости.
- Плазмодий - многоядерная амебоидная клетка.
- Планктон - организмы, обитающие в толще воды, свободно дрейфующие в толще воды и не способные, в отличие от нектона, сопротивляться течению.
- Планктотрофность - питание личинок морских животных планктоном.
- Планула - двуслойная личинка у кишечнополостных, с жгутиковыми клетками.
- Плейрит - боковая пластинка покровов грудных сегментов членистоногих.
- Плейстон - полупогруженные в воду плавающие организмы.
- Плезиоморфный признак - отражает исходное состояние морфологии органов.
- Полимерный - организм, состоящий из множества сегментов (метамеров).
- Полиморфизм - наличие у одного вида нескольких форм тела или типов окраски.
- Полип - сидячая стадия со щупальцами в развитие стрекающих.
- Полипид - передняя часть тела зооида (колонии мшанок), несущая ротовое отверстие с венчиком реснитчатых щупалец (лофофор).
- Полиэмбриония - развитие нескольких зародышей из одной зиготы, в результате чего образуются однояйцевые близнецы.
- Половое размножение - размножение с образованием и копуляцией гамет.
- Половой диморфизм - морфологические различия у самцов и самок животных.
- Порошица - отверстие, через которое выволитса остатки пищи из тела инфузории.

- Почкование - бесполое размножение образованием организма из выростов тела родителей.
- Природная очаговость - тип заболевания, имеющего строго определенный ареал, что определяется совпадением ареалов хозяина, паразита и переносчика.
- Проглотид - сегменты тела у цестод с повторяющимся комплексом органов.
- Прокариоты - организмы с клетками, но без ядер и органелл с мембранами.
- Промежуточный хозяин - хозяин, в котором паразит размножается бесполом путем.
- Просома - часть тела (головогрудь) паразитиформных клещей.
- Простомииум - предротовая лопасть или передний отдел тела аннелид.
- Протерандрический гермафродитизм - вид гермафродитизма, при котором каждая особь претерпевает смену пола, превращаясь из самца в самку.
- Протеросома - часть тела акариформных клещей, в состав которого входят сегменты, несущие хелицеры и педипальпы, первую и вторую пары ног.
- Протонефридий (нефридий) - орган выделения, на внутреннем конце которого имеется терминальная клетка с мерцательным пламенем.
- Протисты - царство низших, в основном одноклеточных организмов эукариотов.
- Протоцефалон - отдел головы из акрона и двух антеннальных сегментов у ракообразных.
- Прямое развитие - развитие без образования стадии личинки.
- Псевдогемальная (ложнокровеносная) система - производное целома у иглокожих.
- Псевдоподия (ложноножка) - органоид движения амёбоидных одноклеточных в форме временного выступа цитоплазмы.
- Рабдиты - палочковидные органеллы эпителия плоских червей, выделяющие слизь на поверхности тела, имеющую защитное значение.
- Рабдом - светочувствительное образование в сложном глазу членистоногих.
- Радиальная симметрия - симметрия по отношению к любой плоскости, проходящей через продольную ось тела.
- Радула (терка) - роговое образование глотки моллюсков для перетирания пищи.
- Редия - второе партеногенетическое поколение у сосальщиков, паразитирующее в промежуточном хозяине (моллюске).
- Регенерация - восстановление утраченных частей тела организма.
- Реснички - двигательные органеллы клеток, похожие на жгутики.
- Ризоподии - ветвящиеся псевдоподии у амёбоидных одноклеточных (простейшие).
- Ропалии - видоизмененные щупальца у сцифомедуз с органами чувств.
- Сапрофаг - животное, питающееся разлагающимися органическими остатками.
- Семяприемник - мешок, содержащий сперму для оплодотворения яйцеклеток.
- Сестон - мелкие планктонные организмы и взвешенные в воде разные частицы.

- Сестонофаги - животные, потребители планктон и органически частиц в воде.
- Сикон - тип морфологического строения губок со жгутиковыми камерами, открывающимися в парагастральную полость.
- Симбиоз - взаимопользное сожительство организмов разных видов.
- Синцитий - многоклеточная структура с отсутствующими границами между клетками.
- Сифоноглиф - жгутиковая бороздка в глотке у коралловых полипов.
- Склеротизация - утолщение и упрочнение участков кутикулы.
- Сколекс - орган прикрепления у ленточных червей с присосками и крючками.
- Сложный глаз - глаза членистоногих со многими глазками омматидиями
- Сперматозоид - мужская гамета, обычно способная к движению.
- Сперматофор - пакет сперматозоидов с защитной оболочкой.
- Спора - фаза в жизненном цикле паразитических простейших выполняющая функцию расселения вида во внешней среде и содержащая молодые стадии паразита.
- Спорогония - бесполое размножение споровиков с образованием спорозоитов
- Статоцист - орган равновесия.
- Стернит - брюшная пластинка грудных сегментов членистоногих.
- Стробилия - тело животного, состоящее из сегментов, образованных поперечным делением (фаза развития у сцифомедуз, членистое тело цестод).
- Стилоцель - полость, образующаяся в толще мезодермальной паренхимы за счет разрушения части клеток или их раздвижения.
- Тагмы - отделы тела у членистоногих.
- Тегумент - синцитиальный наружный эпителий паразитических плоских червей.
- Тельсон - задний отдел тела членистоногих, не относящийся к сегментам.
- Тергит - дорсальный (спинной) склерит у членистоногих.
- Торакс - грудной отдел у членистоногих.
- Трансмиссивное заболевание - передается путем переноса возбудителя болезни от одного хозяина к другому через животных-переносчиков, являющихся кровососами.
- Трахеола - капиллярноподобная часть трахеи.
- Трахея - впячивание эктодермы в форме трубочки, проводящее воздух к тканям.
- Трихоцисты - защитные органеллы в эктоплазме инфузорий.
- Трохофора - личинка многих морских беспозвоночных с поясами ресничек (трохами).
- Униполярные нейроны - нейроны с одним отростком.
- Уроподы - последняя пара брюшных ног у десятиногих раков с плавательной функцией.
- Фагоцитоз - поглощение пищевых частиц клеткой при помощи псевдоподий.
- Фасеточные глаза - сложные глаза членистоногих, состоящие из омматидов.
- Филогенез - историческое развитие таксонов.

- Филоподии - питательные псевдоподии у одноклеточных.
- Фитофаги - животные, питающиеся растительной пищей.
- Фурка - парные придатки на тельсоне у ракообразных.
- Хитин - азотосодержащий полисахарид, пропитывающий кутикулу у членистоногих.
- Хищные - животные, пожирающие других животных.
- Хлоропласт - органелла эукариот, где протекает фотосинтез.
- Хоаноциты - воротничковые жгутиковые клетки у губок.
- Хроматофор - пигментная клетка.
- Целом - вторичная полость тела с мезодермальной эпителиальной выстилкой.
- Целомодукт - открытый в целом проток, выводящий продукты выделения или гаметы.
- Цефализация - развитие головы в онтогенезе или филогенезе членистоногих.
- Церкарий - свободноплавающая личинка гермафродитного поколения сосальщиков.
- Церки - придатки последнего брюшного сегмента у насекомых.
- Циррус - выворачивающийся копулятивный орган у плоских червей.
- Циста - стадия жизненного цикла, характеризующаяся наличием плотной оболочки, защищающей организм от высыхания.
- Цитоскелет - опорно-двигательная система клетки, включающая немембранные белковые нитчатые образования, выполняющие как каркасную, так и двигательную функции.
- Щетинки - жесткие выросты покровов клетки или организма.
- Шизогония - множественное бесполое размножение у простейших.
- Щупальце - гибкий придаток с сенсорной функцией или улавливания пищи.
- Эволюция - происхождение и изменение живого в историческом масштабе.
- Экзоподит - наружная ветвь конечности у членистоногих.
- Экзоцитоз - процесс перемещение веществ из клетки во внешнюю среду.
- Эктодерма - наружный зародышевый слой, покрывающий гастролу.
- Элитра - склелитизированные передние крылья жуков и некоторых клопов.
- Эмбрион - зародыш животных внутри яйца или в утробе матери.
- Эндоподит - внутренняя ветвь конечности членистоногих.
- Эндотелий - однослойный пласт плоских клеток, выстилающих внутреннюю поверхность кровеносных и лимфатических сосудов.
- Эндоцитоз - процесс перемещение веществ внутри клетки.
- Энтодерма - внутренний зародышевый листок, образующий кишку (гастроцель).
- Эпибиос - обитающий на поверхности субстрата.
- Эпиподит - жаберный вырост на базальном членике конечностей членистоногих.
- Эукариоты - организмы, в клетках которых имеются ядро и органеллы.
- Эфира - молодая медузная стадия кишечнополостных класса сцифоидных медуз.
- Ювенильный - молодой, неполовозрелый.

ЛИТЕРАТУРА

Основные

1. Догель В.А. Зоология беспозвоночных. Москва, "Высшая школа", 1981. 606 с.
2. Шарова И.Х. Зоология беспозвоночных: Учебник для студ. высш. учеб. заведений. - Москва. Гуманитарное издание. Центр ВЛАДОС, 2002. - 392 с.
3. Вестхайде В., Ригер Р. Зоология беспозвоночных. В 2-х томах, Москва. Перевод с немецкого, КМК, - 2008 г.
4. Рупперт Э.Э., Фокс Р.С., Барнс Р.Д. Зоология беспозвоночных. В 4-х томах. Перевод с английского. Москва, "Академия" - 2008г
5. Hickman, C.P., Roberts L.S., Keen S.L., Larson A., Ianson H., Eisenhour D.J. Integrated principles of zoology /- 14th ed. Published by McGraw-Hill, 2008. USA, p 922.
5. Hickman, C.P., Keen S.L., Eisenhour D.J., Larson A., Ianson H. Integrated principles of zoology /- 17th ed. Published by McGraw-Hill, 2018. USA, p 913.
6. Mavlyanov O., Khurramov Sh. Umurtqasizlar zoologiyisi. Toshkent "Mehnat", 1998. - 438.
7. Mavlyanov O., Khurramov Sh., Norboev Z. Umurtqasizlar zoologiyisi. Toshkent "Uzbekiston", 2002. - 462.
8. Mavlyanov O., Khurramov Sh. Eshova X., Umurtqasizlar zoologiyisi. Toshkent "Uzbekiston milliy ensiklopediyasi", 2006. - 464.
9. Mavlyanov O., Saparov K. Toshmanov N. Zoologiya (umurtqasiz hayvonlar). Izd. "Navruz", Tashkent, 2018. - 402 с.
10. Mavlyanov O., Saparov K. Toshmanov N. Zoologiya (umurtqasiz hayvonlar). Izd. "Sano- standart", Tashkent, 2018. - 408.

Дополнительные

1. Жизнь животных. В семи томах. Том 1-3. Москва "Просвещение". 1984, 1987.
2. Насекомые Узбекистана. Тошкент, "Фан", 1993. - 338 с.
3. Красная книга Узбекистана. В двух томах. Том 2, Животные. Т. Chinoz, 2019. - 216с.
4. Протисты: Руководство по зоологии. Ч. 1. - СПб.: Наука, 2000. - 679 с.

Сайты из интернета

<http://www.pedagog.uz>.
<http://www.maik.ru>.
<http://www.pubmed.Com>.
<http://zoohistory.ru>.
<http://www.uzspb.uz>.
<http://www.eco.uz>
<https://ru.wikipedia.org/wiki>.
<https://en.wikipedia.org/wiki>.
<https://www.newworldencyclopedia>.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие.....	3
Как пользоваться учебником?.....	4
Глава I. Общее сведение о науке зоологии и животных	7
Зоология и история ее развития.....	7
Классификация животных	13
Знакомство с беспозвоночными животными	16
Правила чтения латинского алфавита	19
Глава II. Царство Протисты (Protista) или Протейшие (Protozoa)...	21
Строение животной клетки.....	21
Общие сведения о Протистах	26
Тип. Эвгленообразные (Euglenozoa)	32
Класс Эвглениды (Euglenoidea).....	33
Класс Кинетопласты (Kinetoplasta)	35
Тип. Хлорофиты (Chlorophyta)	37
Класс. Вольвоксовые (Volvocophyceae)	37
Тип Ворончатковые жгутиконосцы (Choanoflagellata).....	39
Типы Ретортамонды (Retortamonads) и Аккостилата (Axostylata)	41
Тип Миксоспоридии (Microzoa)	43
Тип Микроспоридии (Microspora)	45
Тип. Ячеистые (Alveolata)	46
Подтип. Панцирные жгутиконосцы (Dinoflagellata)	46
Подтип. Апикомплексы или Споровики (Apicomplexa или Sporozoa)...	48
Класс Грегарины (Gregarinida)	50
Класс Кокцидии - Coccidia.....	51
Класс Кровяные споровики – Gematozoa.....	53
Подтип. Инфузории (Ciliophora)	56
Класс Разноресничные инфузории -Heterotricha.....	59
Класс Филофарингиды-Phyllopharyngea.....	60
Класс Олигогеминиферы-Oligohymenophorea.....	61
Класс Спиральноресничные инфузории - Spirotricha.	62
Тип Амёбозои (Amoebozoa)	64
Подтип Лобоподиевые амёбы - Lobosa.....	66
Класс Тубулины-Tubulinea	66
Подтип Жгутиковые амёбы - Conosa.....	69
Тип Фораминифера (Foraminifera).....	70
Тип Актиноподы- Actinopodea.....	72
Подтип Лучевики (Radiolaria)	73
Класс Акантария (Acantharia)	73
Подтип Солнечники (Heliozoa)	74
Филогения и значение протистов.....	77
Глава III. Царство животные (Animalia)	79
Общие сведения о животных.....	79

Размножение и развитие многоклеточных.....	85
Происхождение многоклеточных.....	89
Раздел Низшие многоклеточные (Prometazoa)	92
Тип Губки (Porifera или Spongia)	92
Тип Пластинчатые (Placozoa)	100
Глава IV. Настоящие многоклеточные (Eumetazoa)	105
Раздел Лучистые многоклеточные (Radiata)	113
Тип Стрекающие или кишечнополостные (Cnidaria или Coelenterata).....	113
Класс Гидрообразные полипы (Hydrozoa)	117
Подкласс Гидроидолины или Гидроиды (Hydroidolina)	117
Подкласс Трахилины-Trachylinae.....	125
Экология и эволюция гидрообразных полипов.....	125
Класс Сцифоидные (Настоящие) медузы – Scyphozoa.....	128
Класс Коралловые полипы -Anthozoa.....	131
Подкласс Восьмилучевые кораллы – Octocorallia.....	133
Подкласс Шестилучевые кораллы – Hexacorallia.....	133
Тип Гребневики -Ctenophora.....	137
Глава V. Билатеральные первичнополостные животные (Bilateria)	142
Тип Плоские черви (Plathelminthes)	144
Класс Ресничные черви (Turbellaria)	145
Класс Сосальщики (Trematoda)	154
Класс Моногенетические сосальщики (Monogenea)	160
Класс Ленточные черви (Cestoda)	162
Паразитические лентецы человека и животных.....	166
Тип Немертины (Nemertea)	171
Глава VI. Подтип кольцонервные (Cycloneuralia)	174
Тип Брюхоресничные черви (Gastrotricha)	176
Тип Нематоды или Круглые черви (Nematoda)	179
Нематоды - паразиты человека.....	183
Нематоды - паразиты растений.....	188
Тип Волосатики (Nematomorpha)	191
Тип Скребни или Колочеголовые (Acanthocephala)	193
Тип Киноринхи (Kinorhyncha)	196
Тип Припулиды (Priapulida)	197
Тип Ротиферы или Коловратки (Rotifera)	198
Глава VII. Целомические животные	202
Тип Кольчатые черви (Annelida)	203
Подтип Беспоясковые (Aclitellata)	209
Класс Многощетинковые кольчецы (Polychaeta)	209
Подкласс Эхиуриды (Echiurida)	218
Подкласс Сидячие полихеты (Sedentaria)	220
Подтип Поясковые (Clitellata)	223
Класс Малощетинковые черви (Oligochaeta)	223

Класс Пиявки (Hirudinea)	130
Тип Моллюски (Mollusca)	136
Класс Ямкохвостые (Caudofoveata)	144
Класс Бороздчатобрюхие (Solenogastres)	245
Класс Панцирные моллюски или Хитоны (Polyplacophora)	246
Класс Моноплакофоры (Monoplacophora)	250
Класс Брюхоногие (Gastropoda)	252
Класс Головоногие моллюски (Cephalopoda)	261
Класс Двустворчатые или Пластинчатожаберные (Bivalvia или Lamellebranchiata)	274
Класс Лопатоногие моллюски (Scaphopoda)	290
Филогения моллюсков.	291
Тип Онихофоры, или Первичнотрахейные (Onychophora)	293
Тип Тихоходки (Tardigrada)	297
Глава VIII. Тип Членистоногие (Arthropoda)	299
Подтип Трилобитообразные (Trilobitomorpha)	304
Подтип Ракообразные (Crustacea)	305
Разнообразие ракообразных	319
Класс Цефалокариды (Cephalocarida)	320
Класс Жаброногие (Branchiopoda)	321
Класс Челюстеногие раки (Maxillopoda)	324
Класс Высшие раки (Malacostraca)	327
Подкласс Филлокариды (Phyllocarida)	328
Подкласс Гоплокариды (Hoplocarida)	329
Подкласс настоящие высшие раки (Eumalacostraca)	330
Филогения и экология ракообразных.	335
Подтип Хелицеровые (Chelicerata)	337
Класс Меростомовые (Merostomata)	339
Класс Паукообразные (Arachnida)	341
Разнообразие паукообразных	349
Класс Клещи (Acari)	356
Филогения и экология хелицеровых.	362
Подтип Трахейные (Tracheata)	365
Надкласс Многоножки (Myriapoda)	366
Класс Симфилы (Symphyla)	367
Класс Пауโรปоды (Pauropoda)	368
Класс Двупарноногие или Кивсяки (Diplopoda)	368
Класс Губоногие (Chilopoda)	370
Надкласс Шестиногие (Hexapoda) или насекомые (Insecta)	376
Класс Скрыточелюстные насекомые (Insecta - Entognatha)	376
Класс Открыточелюстные насекомые (Insecta - Ectognatha)	378
Внутреннее строение насекомых.	389
Размножение и развитие насекомых	402
Основные свойства жизни насекомых	413

Классификация открыточелюстных насекомых.....	417
Подкласс Первичнобескрылые насекомые (Apterygota)	418
Подкласс Крылатые насекомые (Pterygota)	418
Инфракласс Древнекрылые (Palaeoptera)	418
Инфракласс Новокрылые насекомые (Neoptera)	421
Насекомые с неполным превращением (Hemimetabola).....	421
Насекомые с полным превращением (Holometabola)	430
Значение насекомых в природе и жизни человека.....	454
Филогения и экологическая радиация насекомых	463
Происхождение и филогения членистоногих	465
Глава IX. Лофофоровые, Щетинкочелюстные и Вторичноротые животные.....	467
Надтип Щупальцевые или Лофофоровые (Tentaculata или Lophophorata)	467
Тип Мшанки (Bryozoa)	468
Тип Плеченогие (Brachiopoda)	470
Тип Форониды (Phoronida)	471
Тип Щетинкочелюстные (Chaetognatha)	473
Вторичноротые животные (Deuterostomia).....	475
Тип Иглокожие (Echinodermata)	475
Подтип Подвижные иглокожие (Eleutherozoa)	477
Класс Морские звезды (Asteroidea)	477
Класс Офиуры или Змеехвостки (Ophiuroidea)	482
Класс Морские ежи (Echinoidea)	483
Класс Голотурии или Морские огурцы (Holothurioidea)	484
Подтип Прикрепленные иглокожие (Pelmatozoa)	486
Класс Морские лилии (Crinoidea)	486
Филогения и экологическая радиация иглокожих.....	487
Этапы филогении животного мира	489
Ответы на тестовые задания	494
Словарь биологических терминов и понятий	497
Литература.....	507

40.000 сўм

О. Мавлянов, М. Ахмедов, А. Пазилов, Ф. Халимов,
Н. Хакимов, Э. Абдуллаев, Ж. Кудратов

ЗООЛОГИЯ

(беспозвоночные животные)

Редактор

О. Шарапова

Корректор

Н. Исроилов

Технический редактор

Х. Рахимова

Принято к изданию 25.12. 2021 г.

Подписано в печать 30.06. 2022г.

Формат 60x84. 1/16. Гарнитура "Times New Roman".

Бумага офисная, формат А3. Условно-печатных листов 32.0

Изд. печатных листов 32.5. Заказ № 632. Тираж 50 экз.

Отпечатано в редакционно-издательском отделе СамГУ.

г. Самарканд, Университетский бульвар, 15



Мленистоногие
Более 1,5 млн видов

Насекомые



Адмирал

Жук-олень

Паукообразные
Паук-крестовик



Скорпион



Ракообразные
Речной рак
Креветка



Моллюски

Более 100 тыс. видов
Осьминог



Мидия

Рапан



Черви

Более 500 тыс. видов
Дождевой червь



Пиявка

Иглокожие

6 тыс. видов
Морская лилия



Морской ёж



Морская звезда



Медуза

Кишечнополостные

10 тыс. видов

Коралл



Актиния

ISBN 978-9943-8227-5-7



9 789943 822757