

ЛЕКЦИЯ 1 ВВЕДЕНИЕ

1 Понятие о системе живых организмов

2 Зоология как комплексная наука.

3 Филогенетическая система.

4 Основные этапы развития зоологии

Литература:

Догель, В. А. Зоология беспозвоночных/ В.А. Догель. – М.: Высшая школа, 1981. – 606 с.

Шарова, И. Х. Зоология беспозвоночных/ И.Х. Шарова. – М.: Владос, 1999. – 592 с.

Натали, В. Ф. Зоология беспозвоночных/ В.Ф. Натали. – М.: Просвещение, 1975. – 600 с.

Зоология беспозвоночных. Под ред. В. Вестхайде и Р. Ригера. В 2 Т. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2008.

Т. 1: – М.: Т-во научных изданий КМК, 2008. – 521 с.

Т. 2: – М.: Т-во научных изданий КМК, 2008. – 433 с.

Барнс, Р. Беспозвоночные: Новый обобщенный подход / Р. Барнс [и др.]. – М.: Мир, 1992. – 583 с.

Карпов, С.А. Система простейших: история и современность. – С-Пб.: Тесса, 2005. – 72 с.

Лопатин, И.К. Систематика и словарь систематических групп по курсу «Зоология беспозвоночных животных»: пособие для студентов биол. фак. / И.К. Лопатин [и др.]. – Мн.: БГУ, 2008. – 87 с.

Рупперт, Э. Зоология беспозвоночных. В 4 Т. / Э. Рупперт, Р. Фокс, Р. Барнс. – М.: Академия, 2008.

Т. 1. – М.: «Академия», 2008. – 485 с.

Т. 2. – М.: «Академия», 2008. – 438 с.

Т. 3. – М.: «Академия», 2008. – 488 с.

Т. 4. – М.: «Академия», 2008. – 350 с.

Цинкевич, В.А. Основы зоологии / В.А. Цинкевич, Е.И. Бычкова. – Мн.: Беларусь, 2012. – 303 с.

1 Понятие о системе живых организмов. До начала 1970-х гг. прошлого века было принято помещать все организмы в одно из двух царств: фотосинтезирующие или растущие в земле формы относили к растениям, а нефотосинтезирующие и способные к свободному перемещению – к животным. Является организм про- или эукариотным, одно- или многоклеточным, считалось при этом фундаментальном подходе к делению всего живого неважным. В рамках подобной классификации многоклеточные растения потом объединили в группу Metaphyta, в то время как одноклеточные фотосинтезирующие формы (включая также различных прокариот) были названы Protophyta или Algae. Соответственно многоклеточные животные составили группу Metazoa, а одноклеточные – Protozoa.

Соответственно этому биология подразделялась лишь на две дисциплины – зоологию и ботанику.

Такая система из двух царств явно страдала многими недостатками, два из которых – важнейшие: во-первых, она не отражала реальную филогенетическую дихотомию: нет никаких данных, подтверждающих, что цианобактерии, диатомеи, багрянки, мухоморы и хвойные, например, составляют одну естественную группу, в то время как амебы, кишечные жгутиконосцы, губки и иглокожие – другую. Впрочем, такая искусственность не была бы серьезной проблемой, если считать цели классификации чисто прагматическими: два царства должны представлять собой лишь четко очерченные, удобные, хотя и произвольные взаимоисключающие подразделения организмов. Но второй недостаток как раз и заключается в том, что категории растений и животных реально не различаются. В пределах группы явно близкородственных организмов (эвгленовые жгутиконосцы, например) часть видов одного рода можно отнести к растениям, часть – к животным, а еще несколько форм приходится считать и теми и другими одновременно. Таким образом, система из двух царств не только не отражает филогенетического родства, но и не является работающей схемой, поскольку, хотя множество организмов и можно с уверенностью назвать «животными» или «растениями», существует большое количество и таких, которых не удастся отнести ни к тем ни к другим.

В течение последних примерно 15 лет завоевала приверженцев и сейчас шире всего используется альтернативная классификация, стремящаяся более точно отражать филогению, сохраняя при этом четкость подразделения на группы. Она также постулирует фундаментальную дихотомию живых организмов, выделяя на этот раз надцарства прокариот и эукариот; эукариоты делятся на 4 царства: одноклеточные (протисты) и три царства многоклеточных: растения, грибы и животные.

Все представители царства животных и царства растений объединяются в соподчиненные систематические группы, называемые таксонами. Совокупность таксонов одного уровня систематической иерархии (т.е. одного ранга) обозначается как таксономическая категория. Вид, род, семейство, класс и т.д. являются таксономическими категориями, в отличие от таксонов – конкретных видов, родов, семейств, отрядов, классов и т.д. Например, таксономическая категория «семейство» включает таксоны *Culicidae*, *Reduviidae*, *Apidae* и т.д.; таксономическая категория «вид» – таксоны *Asilius canaliculatus*, *Scolytus ratzeburgi*, и множество других.

Каждый таксон имеет строго определенный ранг, поскольку последовательность таксономических категорий в систематической иерархии не может быть нарушена.

Основными таксономическими категориями в зоологии (в нисходящем порядке) являются: тип - класс - отряд - семейство - род -

вид. Эту классификацию дополняют промежуточные систематические группы.

Основной единицей классификации служит вид. Любое животное относится к определенному виду и входит в состав таксонов всех уровней систематической иерархии. Названия видов являются биноминальными, т.е. состоят из двух слов – родового названия и следующего за ним видового эпитета.

Названия подвидов в зоологической номенклатуре состоят из трёх слов. Первые два слова – биноминальное видовое название, третье слово – эпитет подвида.

Видовое и отдельно стоящее родовое название, а также названия видовых подразделений, как правило, сопровождается в публикациях фамилиями их авторов, иногда с добавлением года первоописания.

Фамилии авторов иногда бывают заключены в круглые скобки. По правилам зоологической номенклатуры, это делается в том случае, если родовая принадлежность вида, установленная автором первоописания, была впоследствии пересмотрена.

Система таксономических категорий
(рангов таксонов)

Животные	Растения
тип - <i>phylum</i>	<i>divisio</i> - отдел
подтип - <i>subphylum</i>	<i>subdivisio</i> - подотдел
класс - <i>classis</i>	класс
подкласс - <i>subclassis</i>	подкласс
отряд - <i>ordo</i>	порядок
подотряд - <i>subordo</i>	подпорядок
семейство - <i>familia</i>	семейство
подсемейство - <i>subfamilia</i>	подсемейство
триба - <i>tribus</i>	колено
подтриба - <i>subtribus</i>	подколено
род - <i>genus</i>	род
подрод - <i>subgenus</i>	подрод
секция - <i>sectio</i>	секция
подсекция - <i>subsectio</i>	подсекция
вид - <i>species</i>	вид
подвид - <i>subspecies</i>	подвид

После родового названия могут стоять буквы *sp.* Это сокращение латинского слова *species* (вид), которое указывает на то, что

животное или растение определено только до рода, а более точная идентификация почему-либо невозможна или не нужна.

2 Зоология как комплексная наука. Зоология – это наука о животных.

Животные – это весьма специфическая группа живых организмов, обладающая рядом характерных свойств:

- животные – гетеротрофы;
- способы питания животных – голозойный (анимальный) и сапрофитный;
- животные клетки не имеют четко оформленной целлюлозной клеточной стенки и покрыты голой мембраной с гликокаликсом;
- в животной клетке отсутствуют пластиды, но имеется клеточный центр;
- животные обладают локомоцией (перенос в пространстве тела) и активным движением;
- рост животных ограничен;
- органы животных находятся внутри тела.

На текущий момент известно около 2,5 млн. видов животных, относимых к 24 типам, из которых 99% всех видов – беспозвоночные животные.

Исторически современная зоология сложилась как система научных дисциплин о животных. В зоологии выделяют 2 типа дисциплин:

1) изучающие отдельные крупные систематические группы животных (объединяются в два раздела: зоологию позвоночных, изучающую всего один тип – хордовых, и зоологию беспозвоночных, исследующую все остальные 23 типа животных)

2) науки о строении, жизнедеятельности, развитии животных, их связях с окружающей средой, об их эволюции и др. (морфология животных, анатомия животных, физиология животных, экология животных и др.).

Наряду с дифференциацией зоологии на более частные дисциплины, углубляющие специальные знания, происходит процесс интеграции дисциплин при решении крупных научных проблем, что приводит к формированию новых научных школ и направлений.

Основными задачами зоологии являются:

- 1 Изучение внешнего и внутреннего строения животных;
- 2 Изучение индивидуального развития (отногонеза) и истории развития (филогенеза);
- 3 Исследование взаимодействия животных с другими организмами и элементами среды обитания.

3 Филогенетическая система. Филогения – это учение о происхождении и путях эволюции отдельных видов и систематических групп, а также органического мира в целом. Обычно таковые

эволюционные представления передаются в виде филогенетического древа. Нижние ветви «древа» представлены более древними по происхождению группами, сохранившими наиболее примитивные черты организации, а верхние ветви обладают более прогрессивными особенностями. Однако следует иметь в виду, что каждый современный таксон обладает как древними признаками (*плезиоморфными*), общими с предками, так и новыми особенностями, отличающими их от последних (*апоморфными*). Анализ современной системы, базирующейся на сравнительно-анатомических, эмбриологических, генетических, палеонтологических данных, позволяет косвенно судить о филогенетических связях таксонов и этапности эволюционного процесса. Данные палеонтологической летописи свидетельствуют о том, что большинство современных типов животных существовали уже в кембрии или силуре. Поэтому происхождение типов не имеет палеонтологических подтверждений и базируется исключительно на косвенных доказательствах.

4 Основные этапы развития зоологии. Начало зоологии как науке положил знаменитый древнегреческий ученый и философ Аристотель (IV в. до н. э.). В своих работах он дал описание 452 различных известных в то время животных.

Походы римлян в далекие страны значительно обогатили науку знаниями о животных Северной Африки, Передней Азии и Европы. Древнеримский ученый Плиний Старший (23—79 гг. н.э.) в своей многотомной «Естественной истории» дал описание всех известных в то время животных.

В Средние века изучение животных испытало период длительного застоя. Великая эпоха Возрождения (XV—XVI вв.) была временем нового расцвета науки. Путешествия великих землепроходцев того времени (Колумб, Марко Поло, Магеллан и др.) обогатили знания человечества о животном мире разных континентов.

Накопленный к концу XVI в. обширный материал о фауне различных частей Земли потребовал их систематизации и обобщения. Этим занялся швейцарец К. Геспер (1516-1565).

В XVII в. был создан микроскоп и из первых зоологических исследований с помощью микроскопа надо прежде всего отметить работы голландского натуралиста А. Левенгука (1632-1723). Им были открыты инфузории, описаны эритроциты, мышечная ткань высших животных и многое другое. Итальянский ученый М. Мальпиги (1628-1694) описал капилляры в кровеносной системе позвоночных животных, сделал цепные открытия в области микроскопического строения выделительных органов и покровов различных животных.

В физиологии много сделали М. Сервет (1511-1543) и особенно У. Гарвей (1578-1657), описавшие кровообращение у человека. В XVII—XVIII вв. зародились современная систематика животных и палеонтология. С именем Ж. Кювье (1769-1832) связана разработ-

ка принципа корреляции, согласно которому все части и органы животного организма находится в неразрывной связи друг с другом, и изменение одного из них влечет изменение остальных органов тела (об этом в общих чертах ранее писал Аристотель). Большой вклад в это период в развитие систематики внёс К. Линней, создавший свою «Систему природы», десятое издание которой (1756 г.) послужило отправной точкой все современной классификации и систематики. Большие заслуги в развитии идей эволюции животных принадлежат знаменитому французскому естествоиспытателю Ж. Ламарку (1744-1829). Он развил и усовершенствовал систематику животных, предложенную К. Линнеем, проделал большую работу по изучению беспозвоночных.

XIX в. знаменуется утверждением идеи эволюции органического мира, постепенного развития всей живой природы от более простых форм к более сложным. Развитию идеи эволюции способствовало и создание в 30-х годах XIX в. теории клеточного строения животных и растений (Т. Шванн, М. Шлейден), заложившей фундамент представления о единстве животного и растительного мира.

Быстрое развитие зоологических исследований в конце XIX в. и особенно в XX в. было тесно связано с ростом животноводства, рыбного и охотничьего промыслов и других отраслей сельского хозяйства, использующих данные зоологии. Развитие зоологической науки во многом способствовало росту и совершенствованию сельского хозяйства, охране здоровья человека. Накопление огромного фактического материала и теоретических построений, о животных и их жизни повлекло разделение зоологии в XIX в. и начале XX в. на ряд отраслей — зоология стала комплексной наукой.

В России широкое развитие зоологические исследования получили в XVIII в., когда Академия наук организовала серию далеких экспедиций для изучения природы различных районов страны. Академик П. Паллас (1741-1811) совершил путешествие в Поволжье, Сибирь, Казахстан и на Урал, С. Стеллер (1709-1746) — на Дальний Восток, С. Гмелин (1745-1774) — на юг Европейской России, И. Гюльденштедт (1745-1781) — на Кавказ, И. Лепехин (1740-1802) — по центральным и северным областям страны. Ими были собраны большие зоологические коллекции и проведено много наблюдений за животными посещенных районов.

Изучение животного мира России продолжалось и в первой половине XIX в. Особенно плодотворной была трехлетняя поездка академика А. Ф. Миддендорфа (1815-1894), объехавшего почти всю Сибирь и в полном смысле слова «научно открывшего» ее для естествоиспытателей. Большое значение для развития русской зоологической науки имели труды профессора Московского университета К. Рулье (1814- 1858), в которых он развивал идеи единства организма животного и окружающей среды. Н. А. Северцов (1827-

1885) создал ряд замечательных работ по экологии и зоогеографии.

Большой вклад в зоологическую науку внес выдающийся исследователь К. М. Бэр (1792–1876). Его заслуженно считают одним из основоположников науки о развитии животных – эмбриологии.

Особенно быстро стала развиваться русская зоологическая наука во второй половине XIX в. С этим периодом связаны имена А.О. Ковалевского (1840-1901), И.И. Мечникова (1845–1916) и др.

Во второй половине XIX и начале XX в. продолжалось экспедиционное изучение фауны нашей страны и соседних с ней территорий. Таковы экспедиции Н.М. Пржевальского (1839-1888) в Центральную Азию, Н.М. Книповича (1862-1939) по морям России.

Выдающихся успехов достигли ученые в XX веке: А.Н. Северцов (эволюционная морфология), Е.Н. Павловский (паразитология), К.И. Скрябин (гельминтология), М.А. Мензбир (зоогеография), В.А. Догель (протозоология), В.Н. Беклемишева (сравнительная морфология беспозвоночных) и многие другие зоологи.

Исследование фауны Беларуси началось в 18 веке работой польского учёного Ржочинского «Естественноисторическое описание Польши, Литвы и присоединённых провинций» (1745 г) – описана биология и распространение бобра, косули, глухаря и других охотничье – промысловых животных.

В 1771 г. состоялась экспедиция академика Лепехина, обогатившая сведения о рыбном и дичном промысле.

В XIX веке – академик Севергин в 1802-1803 гг. изучал природу северной части Беларуси и прилегающих районов.

Однако работы носили поверхностный характер, не имели биологической ценности. Первые работы собственно зоологического характера начались проводиться с середины XIX века:

1865 г. – монография Усова «Зубр» - первая книга, посвященная животным Беларуси

1860 г. – Н. М. Арнольд – «О границе между полярно – европейской и средне – европейской фаунами в России», «Каталог насекомых Могилевской губернии» (1901 г.).

Первые орнитологические сведения – работы Мензбира «Орнитологическая география Европейской России», «Птицы России» (1882 – 1895); сводки о рыбах и их биологии – Сабанеев (1875, 1892), Терлецкий (1879).

Все работы 19 века имеют существенный недостаток – экстраполяция данных по смежным территориям, что приводило к большому числу фактических ошибок.

В XX веке исследования и экспедиции продолжились:

1913 г. – Шнитников – «Птицы Минской губернии» (224 вида птиц, данные об их биологии и численности).

1911 – 1914 гг. – А.Р. Штамм провел первые исследования, посвященные изменениям фауны Беларуси под влиянием человека.

Основоположником школы белорусских зоологов является Анатолий Владимирович Федюшин (1891 – 1972). В 1921 г. создал кафедру зоологии в БГУ, 1927 г. – первый профессор зоологии в Беларуси. Федюшин занимался проблемами сохранения и реаклиматизации бобра; разработал проект организации первого в СССР государственного бобрового заповедника (был создан 30 января 1925 года).

В 1923-1925 гг. организовал и провел серию экспедиций с целью изучения состояния охотничье-промысловой базы; пролётных путей птиц, установление границ ареалов птиц, млекопитающих Беларуси.

Фауна беспозвоночных животных изучалась с точки зрения паразитологии: изучаются переносчики и возбудители заболеваний, паразиты животных и человека, вредители сельского хозяйства и лесного хозяйства.

В 1934 г. создан Белорусский институт эпидемиологии, микробиологии и гигиены – борьба с малярией (Раковский, Рубинштейн, Сергеева и другие).

В 1930 – 1932 гг. работал профессор Колосов (Горецкая сельскохозяйственная академия) – основоположник энтомологии в Беларуси.

1936 - 1940 гг. – Витебский педагогический и ветеринарный институт – профессор Радкевич: «Фауна жуков северо-восточной части Белоруссии» (607 видов жуков).

Отдел зоологии и паразитологии АН БССР – Кипенварлиц, Марковец – занимались изучением паразитов жилья и вредителей сельского хозяйства.

На территории западной Беларуси до 1940г. энтомологическими и общезоологическими исследованиями занимались ученые Литвы, Польши и Германии.

В послевоенные годы в восстановлении зоологических исследований большую роль сыграл Иван Николаевич Сержанин (1898 – 1973) – ученик Федюшина, опубликовавший более 40 серьезных научных работ.

Основная заслуга – восстановление и развитие зоологической науки в должности заведующего кафедры зоологии БГУ и доцента отдела зоологии и паразитологии АН БССР.

Начиная с послевоенных лет, в школе белорусских зоологов происходит разделение научных направлений:

1) инвентаризация фауны позвоночных и беспозвоночных животных, изучение биологии и распространения важных в хозяйственном плане видов;

2) прикладные исследования по экспериментальной экологии, работы ветеринарно-зоологического, медико-зоологического, охотоведческого и сельскохозяйственного характера.

На современном этапе зоологические исследования проводят 10 вузов, 25 научно-исследовательских институтов, опытные станции, заповедники, санитарно-эпидемиологические станции, станции защиты растений и т. д.

1981 г – создание Института зоологии АН БССР (Л.М. Суценья). Сейчас – ГНПО «Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам».

Около 20 докторов наук, сотни кандидатов наук. Наиболее крупные специалисты: Курсков, П.Г. Козло, И.К. Лопатин, Э.И. Хотько, Т.Г. Иоаннисиани, О.Р. Александрович, М.М. Пикулик, М.Е. Никифоров и др.

Имеются недостатки: плохая координация исследований, раздробленность и мелкотемье, дублирование исследований при отсутствии работ по ряду важных направлений.

ЛЕКЦИЯ 2 ЦАРСТВО ПРОТИСТЫ (PROTISTA). САРКОДОВЫЕ

- 1 Общая характеристика протистов*
- 2 Особенности строения саркодовых*
- 3 Краткий систематический обзор саркодовых*

1 Общая характеристика протистов

К данным животным относятся те, тело которых состоит из 1 клетки, которая представляет собой целостный организм (!). В морфологическом отношении тело их равноценно клетке, но в физиологическом представляет целый самостоятельный организм. Подавляющее большинство их микроскопически малых размеров. Общее число известных видов превышает 30000. Протисты широко распространены в различных средах. Большинство протистов – обитатели морей и пресных вод. Некоторые виды обитают во влажной почве. Множество из них (около 3500 видов) паразитируют в других организмах.

Разнообразны *типы симметрии*: (!)

а) радиальная (радиолярии, солнечники) – плавающие планктонные формы;

б) двусторонняя (ряд жгутиковых, фораминифер, радиолярий);

в) поступательно-вращательная (фораминиферы со спирально-закрученной раковиной).

и *жизненные формы* протистов: (!)

а) *амебоидные* – ползают в жидкой среде;

б) *раковинные* – малоподвижные донные формы;

в) *активно плавающие* – жгутиконосцы и инфузории;

г) *парящие* – радиальные, или лучистые формы;

- д) *сидячие* – стебельчатые;
- е) *интерстициалы* – скважники субстратов;
- ж) *покоящиеся* (цисты, споры).

Строение протистов чрезвычайно разнообразно, но все они обладают чертами, характерными для организации и функции клетки:

1 Основные компоненты тела протистов (!) – цитоплазма и ядро. Цитоплазма протистов обычно распадается на два слоя – наружный, более светлый и плотный, – *эктоплазму* и внутренний, снабженный многочисленными включениями, – *эндоплазму*. Цитоплазма содержит органеллы организма, которые представлены в основном элементами, сходными с таковыми в обычной животной клетке, за исключением новых компонент, например вакуолей (пищеварительных, экскреторных и т.д.), мионем, органоидов движения, элементов цитоскелета и др.

Ядро покрыто двуслойной мембраной с порами. Внутри ядра находится кариоплазма, в которой распределены хроматин и ядрышки. Ядра простейших разнообразны по составу, форме, размерам и количеству в клетке.

2 Покровы одноклеточных могут быть мягкими, представленными лишь одной мембраной, которая способна выпячиваться, образуя *псевдоподии*. У других видов имеется плотная эластичная оболочка – *пелликула (!)*, которая образуется за счет плотного периферического слоя эктоплазмы и опорных фибрилл, придающая организмам определенную форму тела (инфузории, жгутиковые). Одноклеточные также могут выделять снаружи панцирь из чешуек. Форму тела могут поддерживать и другие структуры – например, фибриллы, образующие *кортекс* инфузорий (!).

К опорным образованиям относится еще и скелет, который у протистов может быть наружным (раковина) или внутренним (скелетные капсулы, иглы). Обычно скелет формируется за счет карбоната кальция (CaCO_3) или оксида кремния (SiO_2), реже – сульфата стронция (SrSO_4).

3 Локомоция протистов осуществляется при помощи определенных органелл или участков тела может проходить несколькими способами:

а) *амебоидное*. Наиболее характерно для амёб. Этот вид локомоции тесно связан с токами цитоплазмы. Внешне это движение выглядит как образование выростов цитоплазмы – псевдоподий, или ложноножек. Они бывают разной формы и размеров: (!)

- лобоподии (широкие с тупыми концами);
- аксоподии (узкие, лучеподобные);
- ризоподии (узкие, корнеподобные);
- филоподии (узкие, ветвеподобные).

б) *при помощи жгутиков и ресничек (!)*. Каждый жгутик или ресничка снаружи покрыты трехслойной цитоплазматической мембраной, а внутри имеются фибриллы: две центральные и девять двойных периферических. Жгутик крепится в цитоплазме при помощи базального тельца – *кинетосомы*. Жгутики в процессе движения производят вращающее движение (жгутиконосцы), а реснички – гребное (инфузории).

в) *при помощи мионем*. Используются особые сократительные фибриллы (инфузории сувойки).

г) *скольжение*. Своеобразные «гребни» грегариин.

4 Питание. По типу питания среди протистов бывают:

- автотрофы (некоторые «растительные» жгутиконосцы);
- гетеротрофы (все остальные протисты);
- миксотрофы (эвгленовые)

Способы питания простейших разнообразны – часть из них обладает голозойным питанием (!), проглатывая твердые комочки пищи *фагоцитозом*. После чего внутри клетки сначала образуются пищевые, а затем – *пищеварительные вакуоли*. Непереваренные остатки выделяются наружу *экзоцитозом* через мембрану в любом месте либо через *порошицу*, или *цитопиг*, расположенную в строго определенном месте (инфузории).

Другие питаются сапрофитным способом, поглощая растворенные органические вещества. При таком способе питания пищеварительные вакуоли не образуются, а жидкая пища поступает в клетку через временное впячивание мембраны (особую воронку). Это – *пиноцитоз*.

5 Экскреция и осморегуляция. Выделение и осморегуляция осуществляются у протист *сократительными вакуолями (!)*. Это пузырек водянистой жидкости, который периодически нарастает, а затем, достигнув определенного объема, лопается, опорожняя свое содержимое наружу. Промежуток между двумя пульсациями вакуоли у разных протистов различен. Основная функция сократительной вакуоли – регуляция осмотического давления внутри тела простейшего. У морских и паразитических форм, живущих в изотонической среде, сократительные вакуоли обычно отсутствуют.

Сократительная вакуоль кроме осморегуляторной частично выполняет и выделительную функцию, выводя вместе с водой в окружающую среду продукты обмена веществ, но в основном экскреция осуществляется непосредственно через наружную мембрану. Известную (но крайне незначительную) роль играет сократительная вакуоль и в процессе дыхания, ибо проникающая в результате осмоса в цитоплазму вода несет растворенный кислород.

6 Жизненный цикл и размножение. У простейших он представ-

лен циклически повторяющимся отрезком развития вида между двумя одноименными фазами. Жизненный цикл простейших может быть 3 видов:

- только бесполое размножение (от деления до деления)
- только половое размножение (от зиготы до зиготы)
- чередование полового и бесполого размножения (*метагенез*).

Для одноклеточных животных свойственны 2 типа размножения:

- а) бесполое (агамогамия):
 - деление надвое (митоз, амитоз);
 - шизогония (множественное деление)
- б) половое (гамогамия):
 - копуляция (изогамия, анизогамия, оогамия);
 - конъюгация (инфузории)

Биологическая особенность многих простейших – способность к инцистированию (переход в состояние покоя в виде *цисты*).

2 Особенности строения саркодовых (!)

Общее число современных видов саркодовых около 10000. Это гетеротрофные одноклеточные, объединяемые в этой группе имеют псевдоподии, которые никогда не содержат микротрубочек в качестве стабилизирующих и двигательных элементов. Жгутики и центриоли также полностью отсутствуют. Цитоплазматические микротрубочки проявляются только в связи с митозом. Форма тела непостоянная, но могут выделять раковину или внутренний скелет.

Псевдоподии образуются сравнительно быстро (за секунды или минуты). Движение клетки происходит путём попеременного образования новых псевдоподий и их втягивания или же благодаря непрерывному удлинению одной единственной псевдоподии. Половой процесс проходит лишь в исключительных случаях. Размножение происходит путём парного или множественного деления.

Жизненные формы саркодовых разнообразны:

- свободноживущие (обитатели соленых и пресных вод, почвенные формы – микрохищники или микроконсументы).
- комменсалы (сожители);
- паразиты.

К саркодовым относится 4 типа – Амебоидные, или Корненожки (*Amoebozoa*, =*Rhizopoda*), Фораминиферы (*Foraminifera*), Лучевики, или Радиоларии (*Radiolaria*, =*Actinopoda*) и Солнечники (*Heliozoa*).

3 Краткий систематический обзор саркодовых (!)

Phylum Amoebozoa (=Rhizopoda) – Тип Амебоидные, или Корненожки

Classis Lobosea – Класс Лобозные амёбы

Subclassis Gymnamoebia – Подкласс Голые амёбы

Ordo Euamoebida – Отряд Настоящие амёбы
Species *Amoeba proteus* – Амёба протей

Это низшие, наиболее просто устроенные корненожки, лишённые скелета. Много видов амёб живет в пресной и соленой воде, во влажной почве и на растениях; некоторые амёбы – паразиты животных, в том числе и человека. *Amoeba proteus* – это пресноводная амёба длиной около 0,25 мм. Двигается относительно быстро (200 мкм/мин). Псевдоподии – лобоподии.

Кроме этой амёбы широко распространена в водоемах одна из самых крупных амёб – *Pelomyxa carolinensis* (2–5 мм). Опасный паразитический вид *Entamoeba histolytica* (!) вызывает у человека амёбную дизентерию (амебиаз). В качестве симбионта в кишечнике человека живет *Entamoeba coli* (!). Отличить эти два кишечных вида можно по цистам: кишечная амёба имеет 8-ядерные цисты, тогда как дизентерийная – 4-ядерные.

Classis Heterolobosea – Класс Гетеролобозные амёбы (!)
Ordo Schyzopyrenida – Отряд Шизопериниды
Species *Naegleria fowleri*

Многие представители этого класса могут образовывать жгутиковые стадии, что особенно характерно для почвенных форм. Другие, как обычно, живут в пресных водах или в море. Отдельные виды являются факультативными паразитами (*Naegleria fowleri* и *N. gruberi*), которые живут в водоемах и при купании заражают человека. Попадая в носовую полость, они сначала внедряются в ее ткани, а затем по обонятельным путям проникают в мозг. В тканях мозга и в спинно-мозговой жидкости амёбы в массе размножаются, что приводит к смертельному заболеванию – менингоэнцефалиту.

Subclassis Testacealobosea – Подкласс Раковинные амёбы (!)
Ordo Testacea (= Arcellinida) – Отряд Раковинные амёбы
Species *Arcella arenaria*
Species *Diffflugia oblonga*

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

Представители отряда отличаются от голых амёб защитной раковиной, одевающей тело. Раковина Testacea обычно имеет вид округлого или овального мешочка с отверстием (устьем), из которого выдаются псевдоподии (ризоподии). Раковина у одних форм состоит из тонкого слоя плотного органического вещества (арцелла), у других она образуется посторонними частицами (песчинки и

т. п.), склеенными выделениями цитоплазмы (диффлюгия).

Размножение раковинных амёб совершается, как и у прочих амёб, делением надвое, причем одна из половин выходит наружу через устье и окружается новой раковиной.

Classis Filosea – Класс Филозные амёбы (!)

Subclassis Testaceafilosea – Подкласс Раковинные филозные амёбы

Ordo Gromiida – Отряд Громииды

Species *Euglypha alveolata*

Псевдоподии в виде дихотомически ветвящихся нитей (филоподий), образующихся только за счет эктоплазмы. Есть как одноклеточные, так и многоклеточные формы (ядра одинаковые). Представители формируют наружную раковинку с одним или двумя отверстиями. Обитают в пресных водах, в почве, мхах или в прибрежном песчаном грунте морей.

Phylum Foraminifera – Тип Фораминиферы (!)

Фораминиферы – это преимущественно морские организмы (в пресных водоемах обитает лишь несколько видов). Большинство – обитатели бентоса, но есть и планктонные формы. Питаются фораминиферы бактериями и малоподвижными протистами.

Тело заключено в одно-или многокамерную раковину из псевдохитина, кварца, карбоната кальция, стенки которой прободены отверстиями. Псевдоподии – ризоподии.

Фораминиферы обладают сложным жизненным циклом, в который включаются две формы размножения – бесполое и половое (метагенез):

1 Одноядерный *гамонт* (гаплоидный) начинает делиться митозом, превращаясь в многоклеточный гамонт.

2 Многоклеточный гамонт распадается на множество одноклеточных 2-жгутиковых клеток (гамет).

3 Гаметы выходят в воду и попарно сливаются, образуя *зиготу*.

4 Образуется *агамонт* (диплоидный), образующий раковину.

5 В агамонте происходит шизогония и образуется многоклеточный агамонт.

6 В агамонте происходит редукционное деление ядер (мейоз) и образование гаплоидных агамет.

7 Агаметы выходят наружу, покрываются раковиной и превращаются в гамонтов.

Classis Rotaliata – Класс Роталиаты (!)

Ordo Rotaliida – Отряд Роталииды

Species *Rotalia elegans*

Раковинки многокамерные (нескольких тысяч), различной формы. Стенка камер с порами, из которых выдвигаются ризоподии. Преимущественно донные формы

Classis Globigerinata – Класс Глобигеринаты (!)
Species *Globigerina eggeri*

Раковинка многокамерная, большей частью шаровидная, с торчащими шипами. Пелагические формы, обитающие в толще воды.

Phylum Radiolaria (= Actinopoda) – Тип Радиолярии, или Лучевики (!)

Радиолярии – это исключительно морские планктонные саркодовые. Известно около 8000 видов радиолярий, парящих в толще воды за счет расходящихся аксоподий. Внутри клетки радиолярии обычно имеется скелет из оксида кремния, состоящий из решетчатой основы и расходящихся от нее игл, которые являются основой для аксоподий. Кроме того, наружная и внутренняя зоны цитоплазмы в клетках радиолярий разделены плотной белковой стенкой – центральной капсулой, имеющей поры, из которых выходят филоподии, при помощи которых радиолярии ловят добычу. Средние размеры радиолярий – от 100 мкм до 1 мм. Некоторые радиолярии способны образовывать колонии размером до 5 мм например, у *Sphaerzoum*. Ядро у радиолярий одно. Во время размножения в ядре происходит редукционное деление и формируются двужгутиковые гаплоидные клетки зооспоры, или гаметы. Основную пищу радиолярий составляет фитопланктон.

Subphylum Acantharia – Подтип Акантарии (!)

Classis Acantharea – Класс Акантарии

Ordo Arthracanthida – Отряд Артракантиды

Species *Acanthometra elastica*

Subphylum Euradiolaria – Подтип Собственно радиолярии (!)

Classis Polycystinea – Класс Полицистинеи

Ordo Spumellarida – Отряд Спумелляриды

Species *Thalassicola pelagica*

Ordo Nassellarida – Отряд Насселяриды

Species *Medusetta craspedota*

Classis Phaeodaria – Класс Феодарии (!)

Ordo Phaeocystida – Отряд Феоцистиды

Species *Aulacantha scofymantha*

Phylum Heliozoa – Тип Солнечники (!)

Ordo Actinophryida – Отряд Актиноффрииды

Species *Actinosphaerium eichhorni*

К солнечникам относят около 100 видов морских и пресноводных протистов, разделяющихся на несколько, вероятно, не родственных между собой групп. У солнечников также есть аксоподии, но, в отличие от радиолярий, эти протисты не имеют внутриклеточного минерального скелета. Лучевидные ложноножки солнечников несут стрекательные органеллы, парализующие и удерживающие мелкую подвижную добычу. Средние размеры солнечников – от 5 до 50 мкм, однако пресноводный солнечник *Actinosphaerium* sp. достигает 1 мм в диаметре. Половой процесс известен лишь у одной группы солнечников и протекает в пределах одной клетки без образования гамет (автогамия).

ЛЕКЦИЯ 3. ЖГУТИКОНОСЦЫ

1 Общая характеристика жгутиконосцев

2 Краткий систематический обзор жгутиконосцев

1 Общая характеристика жгутиконосцев

Жгутиконосцы (!) – это обширная и многообразная группа протистов, насчитывающая около 8000 видов. Они обитают в морях, пресных водах, в почве, а также в организмах животных и растений. Среди жгутиконосцев немало опасных паразитов животных и человека.

Представители характеризуются следующими особенностями:

1 Органеллы движения – жгутики. Число жгутиков различно, от 1-2 до многих, различно также направление и способы биения жгутиков. По этим признакам принято выделять четыре морфотипа жгутиконосцев (!):

- *изоконты*: 2-8 жгутиков равной длины, направленных в одну сторону, с одинаковыми способами биения;

- *анизоконты*: 2 жгутика неравной длины, направленные в одну сторону, отличающиеся по способу биения;

- *гетероконты*: 2 жгутика неравной длины (один направлен вперед, другой – назад), различающиеся по способу биения;

- *стефаноконты*: венчик жгутиков на переднем конце клетки.

В зависимости от места прикрепления жгутиков выделяют следующие формы (!):

- *трипомастигота* (жгутик начинается у заднего конца клетки);

- *эпимастигота* (жгутик отходит от середины клетки);

- *промастигота* (жгутик отходит от переднего конца клетки);

- *амастигота* (безжгутиковые).

Данные формы весьма часто характерны для паразитических жгутиконосцев.

Виды, имеющие один жгутик, обычно рассматриваются, как утратившие второй плавательный, но у большинства из них имеется либо короткий, не выходящий во внешнюю среду жгутик, либо безжгутиковая кинетосома.

У некоторых простейших (Kinetoplastidea; Euglenoidea) один из двух плавательных жгутиков тянется к заднему концу тела и прирастает к его поверхности, образуя *ундулирующую мембрану*, которая исполняет роль руля при плавании.

2 Тело бывает яйцевидным, цилиндрическим, шаровидным, бутылковидным и т. д. и покрыто плотной пелликулой, придающую жгутиконосцам постоянную форму тела.

3 У представителей встречаются все три типа питания. По характеру питания жгутиконосцев подразделяют на две условные группы: жгутиконосцы с растительным типом обмена и жгутиконосцы с животным типом обмена.

4 Осморегуляторная и отчасти выделительная функции выполняются у жгутиконосцев, как и у саркодовых, сократительными вакуолями.

5 Клеточное ядро в большинстве случаев присутствует у жгутиконосцев в единственном числе, но существуют также двухъядерные (*Giardia*) и многоядерные виды.

4 Размножение чаще бесполое, путем продольного деления, реже наблюдается половое размножение (гамогамия) с образованием гамет и последующей копуляцией. Могут встречаться колониальные формы. Им свойственна зиготическая редукция хромосом.

2 Краткий систематический обзор жгутиконосцев

В систематическом обзоре будут рассмотрены основные типы жгутиконосцев.

1) Жгутиконосцы с растительным типом обмена (!):

Здесь относятся жгутиконосцы растительной природы, обладающие аутоτροφным или миксотрофным способом питания (имеют хлорофилл). Продукт ассимиляции – крахмал или близкие к нему полисахариды. В редких случаях хлорофилл может быть утерян и организмы переходят к сапрофитному питанию в богатых растворенными органическими веществами средах.

Phylum Chlorophyta – Тип Хлорофиты (!)

Classis Chlorophyceae – Класс Хлорофитовые

Ordo Volvocida – Отряд Вольвоксовые

Species *Volvox globator* – Вольвокс шаровидный;

Species *Eudorina elegans* – Эудорина изящная

Это жгутиконосцы с 2-4 жгутиками и чашевидным хроматофором. Обитают в морях и преимущественно в пресных водоемах. Среди них имеются как одиночные (*Chlamidomonas*), так и колони-

альные формы (*Volvox*, *Eudorina*). Некоторые виды – гетеротрофы (*Polytoma*). Размножение – копуляция и деление. Колониальные формы могут делиться двумя способами: монотомически и палинтомически.

Phylum Chrysomonada – Тип Хризомонадовые (!)

Classis Chrysophyceae – Класс Хризофитовые

Species *Ochromonas danica*

Представлен мелкими жгутиконосцами с 1-3 жгутами и с дисковидными хроматофорами золотисто-бурого цвета. Многие способны образовывать псевдоподии. Продукт ассимиляции – полисахарид лейкозин. Обычны в пресных и морских водах. Имеется несколько колониальных видов, из которых в пресной воде часто встречаются древовидные колонии *Dinobryon* и шаровидные *Synura*.

Phylum Euglenozoa – Тип Эвгленозои (!)

Classis Euglenoidea – Класс Эвгленовые

Ordo Euglenida – Отряд Эвглени

Species *Euglena viridis* – Эвглена зелёная

Характерна исключительно монадная организация. Форма тела веретеновидная или овальная. Поверхность тела представлена гладкой или складчатой пелликулой. Для части видов характерны домики или «раковинки».

Двужгутиковые, реже многожгутиковые. У большинства видов имеется один длинный плавательный жгутик и один короткий жгутик, не выходящий за пределы жгутикового резервуара. Жгутики имеют длинную переходную зону, параксиальный тяж и простые длинные и короткие нетрубчатые мастигонемы. Аксонема устроена по схеме 9+2 (плавательный жгутик).

Пигментированные и бесцветные жгутиконосцы. У окрашенных видов форма хлоропластов от дисковидной до звездчатой (лентовидной); с пиреноидами и без них. Оболочка хлоропласта из 3 мембран, тилакоиды собраны в ламеллы по 3. Хлорофиллы a+b.

У части видов имеется стигма, расположенная вне хлоропласта. Состоит из нескольких, содержащих каротины, липидных глобул, каждая из которых окружена собственной мембраной. Напротив стигмы на длинном жгутике имеется вздутие – фоторецепторный аппарат.

У части бесцветных видов имеется хорошо развитый цитостом, с которым иногда связан палочковидный орган или аппарат.

Митохондрии с уплощенными, обычно дисковидными кристами.

Продукт ассимиляции – *парамил*, представленный разными по размерам, но чаще мелкими зёрнами, реже гранулами. Форма зёрен овальная или палочковидная. У некоторых видов, кроме мелких зёрен, имеются крупные кольцеобразные или палочковидные

парамилии. У некоторых видов отмечена откладка гематохрома. У части бесцветных видов основным резервным веществом является гликоген.

Ядро с центральным ядрышком. Деление – закрытый ортомитоз (продольное деление).

Свободноживущие, эктобионтные или паразитические организмы. Преимущественно пресноводные виды, реже обитатели солоноватоводных и морских водоемов.

2) Жгутиконосцы с животным типом обмена: (!)

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

Phylum Euglenozoa – Тип Эвгленозои

Classis Kinetoplastida – Класс Кинетопластидия

Ordo Kinetoplastida – Отряд Кинетопластиды

Species *Trypanosoma brucei gambiense* – Трипаносома Бруци

Species *Leishmania tropica* – Лейшмания тропическая

Species *Leishmania donovani* – Лейшмания Donovan

Свободноживущие или паразитические, одиночные монады или колониальные простейшие. Форма тела различна, от овальной до лентовидной сплюсненной с боков.

Включают около 150 видов. Общим признаком для всех является наличие одной крупной митохондрии, или митохондриона, простирающийся на всю клетку. В этой митохондрии имеется обширное вздутие – кинетопласт. Ядра кинетопластид несут одинарный набор хромосом, а размножаются эти простейшие простым делением надвое. Половой процесс у них неизвестен.

Меньшую часть видов составляют свободноживущие двуужгутиковые кинетопластиды, большую часть – паразитические одноужгутиковые виды.

Группа двуужгутиковых кинетопластид (*Bodonida*) включает около 50 видов свободноживущих жгутиконосцев (*Bodo*, *Cryptobia*), обитающих в лужах и прудах, где ведут хищный образ жизни парализуя жертв стрекательными органеллами, а после этого заглатывают.

К группе одноужгутиковых кинетопластид, или трипаносоматид (*Trypanosomida*) относится около 100 видов простейших. Все они – паразиты многоклеточных организмов. Некоторые (низшие формы) проводят всю жизнь в организме одного хозяина – какого-нибудь беспозвоночного животного. Другие (их считают более высокоорганизованными) на протяжении жизненного цикла меняют хозяев, переселяясь из беспозвоночного (обычно насекомого) в организм

позвоночного животного, а в отдельных случаях – и растения (жгутиконосцы из рода *Phytomonas*). Беспозвоночным хозяином возбудителя сонной болезни – трипаносомы *Trypanosoma brucei* является муха це-це. При укусе с ее слюной в кровь человека или животного попадают подвижные жгутиковые стадии паразита, дальнейшее развитие которых, состоящее в ряде последовательных делений, происходит в кровяном русле. Кровь разносит трипаносом по организму, и они переходят в клетки тканей, где образуют формы, лишенные жгутиков. После разрушения клеток паразиты вновь оказываются в крови, а оттуда могут попасть и в кишечник новой мухи це-це.

В Южной Америке сонной болезни аналогична болезнь Чагаса (!), вызываемая трипаносомой *T. cruzi* и переносимая триатомовыми (поцелуйными) клопами.

У некоторых видов трипаносом (род *Trypanosoma*) более древняя стадия, связанная с беспозвоночным хозяином, может вторично выпадать (*T. equiperdum* - возбудителя случной болезни лошадей, передающейся у этих копытных половым путем). Представители рода *Leishmania* (!) из группы трипаносомид – возбудители тяжелых заболеваний человека и животных – лейшманиозов. Различают кожный лейшманиоз, или пендинскую язву (возбудители – *L. major* и *L. tropica*), кожнослизистый (*L. braziliensis*) и висцеральный калазар (*L. donovani*) лейшманиозы. Беспозвоночным хозяином лейшманий являются москиты (!). Питаясь на позвоночном животном, они вводят со слюной в его ткани подвижные жгутиковые клетки паразита, которые в межклеточных пространствах захватываются лейкоцитами-макрофагами, но не перевариваются в них, а превращаются в безжгутиковые формы, переходящие к внутриклеточному паразитированию и делению. Пораженная клетка со временем лопаются, и паразиты переходят в соседние клетки и ткани. Вновь попадая с кровью в пищеварительный тракт москита, они опять превращаются в подвижные жгутиковые формы.

Phylum Choanomonada – Тип Воротничковые (!)

Classis Choanomonadea – Класс Воротничковые

Ordo Choanoflagellida – Отряд Воротничковые

Species *Sphaeroeca volvox*

Включают 100 видов мелких (5-20 мкм) организмов, клетки которых имеют один жгутик, основание которого окружено венчиком микроворсинок, называемым воротничком и служащим для отфильтровывания взвешенных в воде пищевых частиц (бактерий), подгоняемых током воды к основанию жгутика. С внешней стороны вблизи основания воротничка образуются мелкие ложноножки (псевдоподии), захватывающие из воды взвесь питательных веществ. Воротничковые – свободноживущие протисты, среди кото-

рых имеются как планктонные (т.е. свободноплавающие), так и сидячие; как одиночные, так или колониальные формы. Ядра воротничковых жгутиконосцев содержат двойной набор хромосом, но половой процесс у них неизвестен.

Phylum Polymastigota – Тип Многожгутиковые (!)

Classis Diplomonadea – Класс Дипломонадовые

Ordo Diplomonadida – Отряд Дипломонады

Species *Giardia* (= *Lamblia*) *intestinalis*

Дипломонады имеют удвоенное строение и напоминают неразделенную до конца клетку в виде среза груши. Эти паразиты двусторонне симметричны, имеет два ядра, 8 жгутиков и опорный фибриллярный аппарат – аксостиль. У человека паразитируют виды родов *Giardia* (= *Lamblia*).

Существует около 40 видов гiardий. *Giardia intestinalis* паразитирует в кишечнике человека и вызывает лямблиоз. Заражение происходит цистами с потреблением загрязненной пищи или воды. Чаще встречается у детей.

Classis Oxymonadea – Класс Оксимонадовые (!)

Ordo Oxymonadida – Отряд Оксимонадида

Species *Oxymonas* sp., *Pyrsonympha* *vertens*

Сюда относятся многожгутиковые и часто многоядерные формы, обитающие в кишечнике термитов и некоторых тараканов. Большинство оксимонад обладает сложной организацией. У них имеются аксостили, часто особые опорные структуры, поддерживающие ядро, сложные парабазальные аппараты. Митохондрии у этих организмов не обнаружены.

Classis Parabasalea – Класс Парабазалии (!)

Ordo Trichomonadida – Отряд Трихомонады

Species *Trichomonas* *hominis* – Трихомонада человеческая

Исключительно паразитические простейшие, несущие несколько жгутиков, обладающие аксостилем и ундулирующей мембраной. В человеке паразитируют виды рода *Trichomonas* (в кишечнике – *T. hominis*, в мочеполовых путях – *T. vaginalis*).

Ordo Hypermastigida – Отряд Многожгутиковые (!)

Species *Teratonympha* *mirabilis*

С очень многочисленными жгутиками, которые отходят от переднего конца или от периферии одноядерной клетки и обычно совершают волнообразные движения. Жгутики в пластинках, расположенных в ямковидных углублениях, или расположены рядами, продольными либо спиральными. Парабазальные аппараты также

многочисленные или кустисто разветвлённые. Аксостили, напротив, обычно одиночные или же сливающиеся друг с другом. Диктиосомы, как правило, крупные и даже различимые под световым микроскопом как продолговатые тельца.

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

Phylum Opalinata – Тип Опалины(!)

Classis Opalinatea – Класс Опалины

Ordo Opalinida – Отряд Опалины

Species *Opalina ranarum* – Опалина лягушачья

Это крупные (до 1 мм) паразитические простейшие с плоским телом и многочисленными рядами жгутиков. Питание сапрофитное. Чаще всего – кишечные паразиты лягушек. (!)

В кишечнике лягушки опалины делятся. Затем из кишечника цисты выходят в воду, где заглатываются головастиками. Далее в кишечнике головастика происходит половое размножение опалин. Зиготы образуют цисты, которые снова выходят в воду. При повторном заглатывании цист головастиками из них формируются многоядерные опалины.

ЛЕКЦИЯ 4 АЛЬВЕОЛЯТЫ. ТИП ДИНОФИТОВЫЕ (DINOPHYTA). ТИП ПЕРЕДНЕКОМПЛЕКСНЫЕ (APICOMPLEXA)

1 Характеристика альвеолят

2 Особенности строения динофитовых

3 Характеристика переднекомплексных и циклы развития основных паразитов

1 Характеристика альвеолят

Данные по различным последовательностям рРНК показывают, что три крупные и непохожие группы традиционной системы (Dinoflagellata, Apicomplexa и Ciliophora) образуют монофилетический таксон (!). По итогам последних результатов молекулярно-биологических исследований ряд структурных образований представляются гомологичными:

- амфиесмы жгутиковых динофлагеллят;

- внутренние мембранные комплексы безжгутиковых передне-комплексных;
- альвеолы ресничных инфузорий;
- парасомальные мешочки инфузорий;
- пузулы динофлагеллят;
- микропоры переднекомплексных.

Последние три структуры не только гомологичны по происхождению, но и по функции – выполняют обмен веществами с внешней средой.

Предполагаемый предок всех 3 таксонов – двужгутиковый одноклеточный организм, живший примерно 900 млн. лет назад и имевший пелликулярную систему вакуолей. Жгутики этого предка были, скорее всего, гетероконтными и частично с мастигонемами. Это состояние сохранилось только у динофлагеллят.

2 Особенности строения динофитовых

Phylum Dinophyta – Тип Динофитовые (!)

Classis Dinophyceae – Класс Динофитовые

Ordo Gonyaulacida – Отряд Гониауляциды

Species *Noctiluca miliaris* – Ночесветка, ночная красавица

Двужгутиковые простейшие, обычно обладающие панцирем из клетчатки, слагающимся из закономерно расположенных отдельных пластинок. Иногда панцирь отсутствует. Оба жгутика начинаются рядом друг с другом. Один идет далее назад и свободно выдается в окружающую среду. Другой жгут опоясывает все тело в экваториальной плоскости и располагается в довольно глубоком желобке. Большинство панцирных жгутиконосцев снабжено бурожелтыми, реже зелеными, хроматофорами. Имеются также виды, утерявших хлорофилл (ночесветки).

3 Характеристика переднекомплексных и циклы развития основных паразитов

Переднекомплексные, или апикомплексы как тип имеют ряд характерных особенностей:

1 В жизненном цикле имеется расселительная стадия – *спorozоит (!)*. Абсолютное большинство спорозоитов – паразиты, причем многие из них, по крайней мере, на какой-то стадии, паразиты внутриклеточные. Спорозоит имеет *апикальный комплекс* – сложную систему для проникновения в клетку хозяина, в состав которой входит *коноид* (цилиндрический полый конус), *роптрии* (мембранные структуры, вырабатывающие растворяющие белок фер-

менты) и другие элементы. В средней части спорозоида присутствует одна или несколько микропор – впячиваний плазмалеммы, играющих роль клеточного рта.

2 Сложный жизненный цикл со сменой фаз развития (!). Задача спорозоитов – проникнуть в клетку хозяина. Там они проходят один или несколько циклов множественного деления (шизогонии, или *мерогонии*), в результате чего возникает следующая, сходная по строению, стадия жизненного цикла вида – *мерозоиты*. Они также продолжают делиться, но на определенном этапе жизненного цикла споровика происходит переход от бесполого размножения к образованию гамет, что часто сопровождается сменой хозяев. Образующая после слияния гамет зигота обычно покрывается защитной оболочкой – образуется *спороциста*, приспособленная к переносу от одного хозяина к другому через внешнюю среду. В спороцисте происходит редукционное деление, после чего образуются новые спорозоиты.

3 Все жизненные стадии споровиков, кроме зиготы, гаплоидны.

Phylum Apicomplexa – Тип Переднекомплексные (!)

Classis Gregarinomorpha – Класс Грегаринообразные

Ordo Eugregarinida – Отряд Настоящие грегарины

Species *Gregarina blattarum* – Грегарины тараканья

Грегарины – это относительно крупные протисты (15 мкм-1,6 мм), обитающие в кишечнике или половых железах беспозвоночных и низших хордовых животных.

Тело грегаринов обычно продолговатой, червеобразной формы, разделено на 2 или 3 части. Передний конец тела большинства грегаринов образует органоид прикрепления к стенкам кишечника – *эпимерит*, имеющий крючки, тонкие выросты в форме нитей и другие образования, позволяющие паразиту закрепиться. Далее следует лишенный ядра участок цитоплазмы – *протомерит*. Задний большой и снабженный ядром участок тела называется *дейтомерит*. Снаружи тело одето образующей продольные гребни пелликулой.

Жизненный цикл грегаринов довольно прост (!):

1 Питающиеся особи попарно объединяются в *сизигий* из двух соединенных, но не слившихся клеток.

2 Сизигий инцистируется, а ядро каждой особи многократно делится, образуя попарно сливающиеся гаметы, которые копулируют.

3 Каждая из образовавшихся зигот окружается плотной оболочкой, образуя спороцисту, содержащую 8 спорозоитов.

4 Спороциста выводится с экскрементами наружу и проглатывается новым хозяином.

5 Оболочка цисты лопается, спорозоиты выходят в просвет кишечника, растут и постепенно приобретают облик зрелой грегарины.

рины.

Classis Coccidiomorpha – Класс Кокцидиообразные (!)

Ordo Eimeriida – Отряд Эймериевые

Species *Eimeria magna*

Species *Toxoplasma gondii*

Отряд включает около 500 видов споровиков. Они паразитируют главным образом на позвоночных, чаще – со сменой хозяев. Образование гамет, половой процесс и формирование спороцист происходит у них в одном хозяине (основном), а бесполое размножение – в другом (промежуточном). Для них характерна оогамия.

Наиболее примитивны однохозяинные кокцидии. Например, все стадии развития эймерий – за исключением спороцисты проходят в клетках кишечника. Протисты этого рода паразитируют на многих позвоночных животных, вызывая у них тяжелые заболевания – кокцидиозы (у кроликов, рогатого скота, домашней птицы и даже карпов).

Жизненный цикл *Eimeria magna* можно отразить следующим образом (!):

1 Спорозоиты, при проглатывании спороцисты, проникают в клетки кишечника, начинают расти и размножаться шизогонией, образуя многоядерный шизонт.

2 Шизонт распадается на группу мелких одноядерных червеобразных клеток – мерозоитов, которые выходят в просвет кишечника.

3 Они активно проникают в соседние клетки и там вновь превращаются в шизонтов, претерпевают шизогонию. Процесс этот повторяется несколько раз (обычно 4-5), после чего наступает половой процесс.

4 Мерозоиты, внедрившиеся в клетки хозяина, дают начало гамонтам: макрогамонты, не делясь, растут, обогащаясь резервными питательными веществами, и превращаются в макрогаметы (яйца), а микрогамонты энергично растут и многократно делятся, образуя микрогаметы (сперматозоиды).

5 Копуляция гамет и образование зиготы, выделяющей прочную двухслойную оболочку и превращающейся в ооцисту, которые выделяются наружу.

6 Спорогония происходит вне тела хозяина. Внутри ооцисты ядро делится (у *Eimeria* 2 раза) и формируются 4 споробласта.

7 Вокруг споробластов выделяются оболочки, и они превращаются в спороцисты (у *Eimeria* – 4). Внутри каждой из спор после деления ядра образуется по 2 спорозоита. Достигнув этой стадии, ооциста становится инвазионной.

Жизненный цикл другого представителя класса кокцидий – токсоплазмы (*Toxoplasma gondii*) (!) – возбудителя токсоплазмоза

– также может проходить в одном хозяине (кошке). В ее организме спорозоиты токсоплазмы внедряются в клетки разных тканей, где образуют большие скопления. Паразиты могут локализоваться в любых органах, в том числе мышцах, печени, мозге, глазах. В местах локализации паразиты размножаются путем *эндодиоогении*. Это особый способ бесполого размножения, когда дочерние клетки образуются внутри материнской и лишь позднее обособляются.

Выходящие через кишечник во внешнюю среду спороцисты могут стать причиной заражения не только «предполагаемого» промежуточного хозяина (мышь), но и любого теплокровного животного, в том числе другой кошки или человека (70-80% людей являются носителями токсоплазм). И мышь, и вторично заразившаяся кошка, и человек выступают по отношению к токсоплазме в роли промежуточных хозяев. В их тканях развитие паразита доходит до образующихся неполовым путем тканевых цист, которые также могут выходить наружу, заражая новых промежуточных хозяев. Токсоплазма может передаваться и через кровь от матери к развивающемуся эмбриону, распространяясь таким образом все дальше и дальше. Обычно присутствие токсоплазм в организме не отражается существенным образом на его здоровье, но иногда паразиты могут поселяться в клетках мозга, и тогда развивается тяжелое заболевание – собственно токсоплазмоз. Размножение токсоплазмы в организме всех промежуточных хозяев проходит без полового процесса – до тех пор, пока цикл не замкнется: например, когда случайно заразившуюся мышь не съест кошка, которая только в этом случае превратится в окончательного хозяина.

Ordo Haemosporiida – Отряд Кровяные споровики (!)

Species *Plasmodium vivax*

Species *Plasmodium ovale*

Species *Plasmodium malariae*

Species *Plasmodium falciparum*

Отряд насчитывает около 100 видов высокоспециализированных споровиков – паразитов кровяного русла, жизненный цикл которых проходит с обязательной сменой промежуточного (позвоночное животное) и окончательного (кровососущее членистоногое) хозяина. Передача паразита при этом происходит при укусе, и пребывание каких-либо его стадий во внешней среде исключено.

Наиболее известными и страшными представителями являются так называемые малярийные плазмодии – 4 вида рода *Plasmodium*, возбудители малярии человека (!). Переносчики – комары из рода *Anopheles* (!).

Жизненный цикл малярийного плазмодия имеет ряд стадий:

1 Бесполое размножение начинается в клетках печени, куда спорозоиты проникают с током крови после укуса комара из рода

Anopheles.

2 В печени спорозоиды шизогонически делятся, образуя многодерный шизонт и, в дальнейшем – мерозоитов, которые могут либо опять шизогонически делиться или поражают эритроциты.

3 В эритроцитах, где паразиты (мерозоиты *трофозоиты*) поглощают гемоглобин, а затем делятся шизогонией и выходят из эритроцитов. Их выход в кровь, сопровождаемый выбросом меланина, сопряжены с приступами лихорадки. Малярия, вызываемая видом *P. malariae*, называется 4-дневной лихорадкой, т.к. промежутки между циклами деления этого паразита составляют 72 ч.; малярия, вызываемая *P. vivax*, - 3-дневная лихорадка, продолжительность цикла в этом случае составляет 48 ч. Возбудитель *P. falciparum* не имеет четкого интервала между циклами множественного деления мерозоитов (от 24 до 48 ч) и является возбудителем самой тяжелой (тропической) формы малярии.

4 В кровяном русле проходит образование гамет кровяных споровиков, которые потом попадают в организм окончательного хозяина – комара при следующем укусе.

5 В организме насекомого происходят: копуляция гамет, мейоз и спорогония – образование спорозоитов, готовых к развитию в крови промежуточного хозяина.

Ordo Piroplasmida – Отряд Пироплазмиды (!)
Species *Babesia* (= *Piroplasma*) *canis*

У представителей подотряда большая часть жизненного цикла проходит в окончательном хозяине – иксодовом клеще. Пироплазмы рода *Theileria* занимают экологическую нишу кровяных споровиков, заражая жвачных копытных, иммунно не восприимчивых к возбудителям малярии, и вызывая у них смертельные заболевания – тэйлериозы.

ЛЕКЦИЯ 5 ТИП ИНФУЗОРИИ (CILIOPHORA)

- 1 Общая характеристика инфузорий
- 2 Систематический обзор инфузорий

1 Общая характеристика инфузорий

Тип включает около 8000 видов протистов. Это одиночные, реже – колониальные простейшие. Форма тела разнообразна от овальной до колоколовидной.

Инфузории отличаются рядом характерных признаков:

1 Тело покрыто ресничками (!):

- соматическая цилиатура;
- ротовая цилиатура.

У некоторых видов реснички покрывают все тело и располагаются продольными рядами, каждый из которых называется *кинетой* (у более специализированных таксонов реснички приурочены к строго определенным участкам тела).

Кинета – это ряд повторяющихся кинетид. *Кинетида* включает ресничку, кинетосому и связанные с ними фибриллы. Прикреплена к базальному тельцу при помощи корешка (поперечно исчерченная корневая нить). Корешки всех кинетосом в ряду могут собираться вместе, образуя единую *кинетодесму*, тянущуюся вдоль ряда кинетид. С каждой кинетосомой связаны и другие фибриллы, которые представлены лентами микротрубочек. Постцилиарная лента микротрубочек отходит от кинетосомы назад. Поперечная лента микротрубочек отходит с левой стороны от каждой кинетосомы. Все фибриллы кинетиды выполняют опорную функцию (заякоривание реснички, поддержание формы тела).

Виды кинетид:

а) *монокинетиды*;

б) *дикинетиды* (реснички расположены попарно вдоль кинеты);

в) *поликинетиды* (объединение большое количество ресничек, согласованно функционирующие в составе единой сложной структуры):

- *циррус* (мн. *цирри*) – пучок;

- *мембранелла* – короткий ряд, напоминающий лопасть весла.

Кинетиды есть у всех инфузорий, даже у представителей таких групп, как суктории, у которых «взрослые» особи лишены ресничек, но при этом сохраняют внутриклеточные компоненты кинетид.

2 Покровы клетки – *кортекс*, включает в себя:

а) пелликулу с отходящими от нее ресничками. К пелликуле принадлежит клеточная мембрана с перилеммой, покрывающей её в некоторых случаях. В непосредственной близости от ресничек находятся углубления (парасомальные мешочки), служащие для пиноцитоза. Под плазмалеммой находится система уплощённых вакуолей (альвеол). Альвеолы выполняют опорную функцию, являются депо для ионов Ca^{2+} и подобно мозаике, сходятся друг с другом, часто образуя видоспецифичный узор;

б) кинетосомы.

Кортекс несет также стрекательные органеллы (*экструсомы*) различного строения, служащие орудиями обороны и нападения:

- *трихоцисты* (функция – защиты от хищников, чередуются с альвеолами, в невыстреленном состоянии располагаются перпен-

дикулярно поверхности тела. При выстреливании быстро выбрасывает длинную, упругую, поперечно исчерченную нить, несущую на своем конце заостренный наконечник);

- *мукоцисты* (участвуют в формировании защитных цист или образуют на поверхности «липкие» участки, облегчающие захват добычи, располагаются на теле инфузории рядами, либо распыляют слизь, либо выбрасывают сеть слизистых филаментов);

- *токсцисты* (используются для защиты и захвата добычи и приурочены к тем участкам тела инфузории, которые контактируют с добычей; при срабатывании выбрасывают длинную нить с луковичеобразным основанием, содержащим токсин; имеются у хищных инфузорий).

3 Локомоция инфузорий происходит при помощи следующих структур:

а) ресничек (!) – по поверхности движущейся инфузории пробегают метакрональные волны, которые контролируются движением воды (ток воды, создаваемый одной ресничкой, служит сигналом для начала движения следующей – принцип костяшек домино).

Инфузория плавает по спирали и одновременно вращается относительно продольной оси. При изменении направления движения, *Paramecium* внезапно меняет направление биения ресничек на противоположное, немного отплывает назад, останавливается и затем возобновляет движение вперед, но уже в новом направлении – это *реакция избегания*.

У высокоспециализированных стихотрих и гипотрих, таких как *Urostyla*, *Stylonychia* и *Euplotes*, на теле четко дифференцированы дорсальная (спинная) и вентральная (брюшная) поверхности. Реснички на значительной части тела отсутствуют; исключение составляет вентральная поверхность, которая несет цирри;

б) сократительных фибрилл:

- *мионемы* (поперечно исчерченные белковые фибриллы – *Stentor*);

- *спазманемы* (одна большая спиральная фибрилла, располагается в стебельке – *Vorticella*, колониальная *Carchesium*). Мионемы состоят не из актина и миозина, как мышцы животных, а из другого белка – спазмина, который сокращается в присутствии Ca^{2+} . АТФ для этого не нужен.

4 Свободноживущие инфузории могут быть:

а) детритофаги;

б) бактериофаги;

в) фитофаги;

г) хищники:

- догоняющие;

- засадники

Чаще всего у инфузорий имеется постоянное углубление – околоротовая воронка (*перистом*) (!), которая переходит в клеточ-

ный рот (*цитостом*), окруженный тесно сближенными длинными ресничками, загоняющими в рот пищу. Рот ведет в глотку (*цитофаринкс*), на дне которой образуются пищевые, а затем и пищеварительные вакуоли. Вакуоли перемещаются в теле инфузории токами цитоплазмы, в них осуществляется внутриклеточное пищеварение, меняя при этом pH среды внутри вакуоли. Непереваренные остатки выбрасываются экзоцитозом из вакуолей через специальное отверстие в пелликуле – *порошицу*, или *цитопрокт*, или *цитопиг*, расположенное на брюшной стороне задней части тела.

Около 15 % видов инфузорий – паразиты, еще большее число форм – экто- и эндокомменсалы. Ряд инфузорий несет в себе симбиотические водоросли (*Paramecium bursaria*, *Mesodinium sp.*).

5 Наличие ядерного дуализма – нескольких ядер: микро- и макронуклеусы. *Микронуклеусы* – это покоящиеся диплоидные ядра, хранящие всю генетическую информацию и способные к митозу и мейозу. Их еще называют генеративными ядрами. Генетический же набор *макронуклеуса* (вегетативных ядер) нарушен и содержит лишь гены, необходимые для нормального функционирования сформировавшейся клетки.

6 Газообмен и выделение – через всю поверхность тела.

7 Функцию осморегуляции выполняют две сократительные вакуоли, находящиеся на переднем и заднем концах тела. Каждая вакуоль состоит из центрального резервуара и 5-7 радиально расходящихся приводящих канальцев, по которым излишки воды поступают в центральный резервуар. Резервуары опорожняются во внешнюю среду через специальное отверстие на спинной стороне тела попеременно.

8 Инфузории размножаются (!) бесполом путем – делением клетки надвое в поперечном направлении. Имеется половой процесс – *конъюгация*, при которой происходит временное слипание двух клеток (а не полное слияние гамет).

При конъюгации:

а) партнерские особи сходятся и соединяются цитоплазматическими мостиками в области цитостома;

б) макронуклеус разрушается, а микронуклеус делится мейозом, в результате чего образуется 4 ядра, 3 из которых редуцируются;

в) оставшееся в каждой особи ядро делится митотически на 2, одно из которых является статичным, а второе – мигрирующим;

г) в дальнейшем конъюгаты обмениваются мигрирующими ядрами с образованием синкариона, после чего расходятся.

д) после ряда сложных преобразований синкарион дифференцируется на микро- и макронуклеус.

По завершении конъюгации каждая клетка становится начальной точкой для новой линии (клона) размножающихся бесполом делением клеток вплоть до нового полового процесса. В случае не-

возможности конъюгации (отсутствие партнера, механические препятствия) пара образовавшихся в одной клетке гаплоидных половых ядер вновь сливается между собой.

Представители этого типа – чаще всего свободно живущие протисты, обитатели воды или почвы, потребители взвеси органических веществ или хищники. Некоторые инфузории являются эктокомменсалами (т.е. живут на поверхности тела других животных – чаще членистоногих, питаясь собираемой ими для себя пищей, а также неперевааренными остатками), или симбионтами, комменсалами или паразитами различных животных.

2 Систематический обзор инфузорий

Инфузории делятся на 2 класса: класс Ресничные инфузории (Ciliata) и класс Сосущие инфузории (Suctoria).

Classis Ciliata (!)

Этот класс центральный, наиболее многочисленный, который включает около 20 отрядов, относящихся к трем подклассам.

Subclassis Holotrichia – Подкласс Равноресничные

Ordo Gymnostomatida – Отряд Гимностоматиды

Species *Didinium alveolatum*

Species *Dileptus aculeatus*

Тело равноресничных равномерно покрыто ресничками равной длины. Около рта мембранелл нет.

Отряд характеризуется расположением рта на переднем конце клетки или сбоку. Это в основном хищные инфузории, и у многих из них хорошо развит палочковый аппарат в цитоплазме около рта, который способствует прободению клетки жертвы. Для этого дидиниум, например, имеет усеянный мощными стрекательными органеллами «хоботок».

Ordo Trichostomatida – Отряд Трихостоматиды (!)

Species *Balantidium coli* – *Балантидий кишечный*

Рот располагается в углублении тела – *вестибулюме*, окруженном ресничками, при помощи которых загоняется пища. Пример – инфузория *Balantidium*, которая паразитирует в кишечнике млекопитающих. У человека она может вызвать очень тяжелое кишечное заболевание. Заражение обычно происходит через плохо вымытые руки от свиней, в кишечнике которых балантидиум присутствует весьма часто.

Ordo Hymenostomatida – Гименостоматиды (!)

Species *Paramecium caudatum* – *Инфузория-туфелька*

Отряд включает 200-300 видов инфузорий, обитающих как в морских, так и в пресных водах. К нему относится широко извест-

ная инфузория туфелька (*Paramecium caudatum*), а также классический объект биохимических исследований – *Tetrahymena pyriformis*. Хименостоматиды имеют ротовое отверстие, погруженное в воронку на брюшной поверхности тела и окруженное слева двумя-тремя сериями гребных пластинок (мембранелл), образованных слипшимися ресничками, а справа – ундулирующей мембраной (продольным рядом из сближенных попарно ресничек). Мембранеллы гонят пищевые частицы к ундулирующей мембране, которая направляет их в область рта.

Реже встречаются паразитические виды, такие как *Ichthyophthirius* – паразит рыб.

Subclassis Peritrichia – Подкласс Кругоресничные (!)

Ordo Peritrichida – Отряд Перитрихиды

Species *Vorticella convallaria* – Сувойка

Реснички у кругоресничных располагаются только вокруг ротовой воронки, образуя левозакрученную спираль.

К кругоресничным относятся несколько сотен видов инфузорий – обитателей морей, пресных вод и почвы. Среди них имеются и свободноплавающие и прикрепленные формы, хищники и виды-детритофаги. Широко распространены круглоресничные инфузории-сувойки (*Vorticella*), прикрепляющиеся к различным субстратам тонким сократимым стебельком.

Subclassis Spirotrichia – Подкласс Спиральноресничные (!)

Ordo Entodiniomorpha – Энтодиниоморфы

Species *Entodinium simplex*

У спиральноресничных спиральная полоса мембранелл, ведущая ко рту, закручена вправо. Питаются, загоняя пищу в рот током воды, создаваемым околоротовыми мембранеллами.

Представители отряда обычно являются эндосимбионтами. Так, представители рода *Entodinium* в огромном количестве селятся в определенной части желудка (рубце) жвачных, где, совместно с обитающими здесь же симбиотическими бактериями, принимают активное участие в разложении целлюлозы.

Ordo Heterotrichida – Отряд Гетеротрихиды (!)

Species *Stentor elegans* – Трубочка изящная

Species *Spirostomum caudatum* – Спиростомум хвостатый

Отряд включает около 2000 видов протистов, распространенных как в пресных, так и в морских водах. Спиральноресничные, как и хименостоматиды, имеют рот, окруженный мембранеллами. Питаются они преимущественно бактериями и одноклеточными водорослями, но некоторые из них – хищники, заглатывающие других простейших. Примером спиральноресничных могут быть обычные в пресных водах инфузории трубочки (*Stentor*) и спиростомы

(*Spirostomum*), размер клеток у которых может достигать 1 мм.

Ordo Hypotrichia – Отряд Гипотрихи (!)

Species *Stylonychia grandis* – Стилонихия большая

Отличаются уплощенной формой тела и наличием крупных цирр на нижней поверхности тела. При помощи цирр хипотрихи могут передвигаться по субстрату.

Ordo Oligotrichia – Отряд Олиготрихи (!)

Species *Diplodinium ecaudatum*

Отряд включает множество видов из морского планктона. У них имеются только околотростовые реснички. Некоторые виды выделяют тонкостенную раковину.

Classis Suctororia – Класс Сосущие инфузории (!)

Ordo Suctorida – Отряд Сосущие

Species *Sphaerophrya magna*

Включает около 1000 видов протистов, широко распространенных как в пресных, так и в морских водах. Эти инфузории ведут прикрепленный образ жизни, поселяясь на самых разнообразных субстратах – камнях, корягах, поверхности растений и водных животных. В частности, особенно обильны они на примыкающих к ротовому аппарату конечностях водных членистоногих. «Взрослые» формы сосущих инфузорию обычно прикреплены к субстрату тонким стебельком, тогда как вверх и в стороны от тела клетки расходятся многочисленные булавовидные или стержневидные щупальца, на концах которых собраны батареи мощных стрекательных органелл – гаптонем. Сосущие инфузории – хищники и питаются исключительно другими инфузориями, которых парализуют и захватывают своими щупальцами.

Ресничный покров у представителей этого класса присутствует только у отпочковывающихся расселительных стадий («бродяжек»), которые в дальнейшем оседают на подходящий субстрат и утрачивают реснички.

ЛЕКЦИЯ 6 ТИП МИКСОСПОРИДИИ (MYXOZOA). ТИП МИКРОСПОРИДИИ (MICROSPORA)

- 1 Особенности строения и биологии миксоспорицид
- 2 Характерные особенности микроспорицид
3. Протисты неопределенного систематического положения

1 Особенности строения и биологии миксоспорицид

Тип объединяет около 1200 видов эндопаразитических простейших (тканевых, полостных и внутриклеточных) (!). Трофические, или вегетативные особи миксоспоридии представляют собой многоклеточный организм – многоядерный плазмодий. Споры миксоспоридий (!) также многоклеточные и включают в себя амебоидный зародыш и вспомогательные клетки, среди которых следует отметить так называемые клетки-створки и стрекательные клетки, сходные с клетками кишечнополостных.

Из-за наличия полярных нитей эта группа раньше объединялась с *Microspora* в «*Cnidospora*». В прежних системах они вместе с нынешними *Apicomplexa* объединялись в «*Sporozoa*» в традиционном понимании. Все эти группы характеризуются так называемыми спорами, глубокие различия между которыми удалось выявить лишь методами электронной микроскопии.

Развитие Мухозоа характеризуется многочисленными вариациями и исследовано лишь в основных чертах, но можно продемонстрировать обобщенный цикл развития (!):

Сложные споры, содержащие 1-2 амебоидных зародыша, с пищей проглатываются будущим хозяином. После автогамии гаплоидный зародыш путем деления преобразуется в многоядерный диплоидный или полиплоидный плазмодий. Плазмодий может вегетативно размножаться путём как разделения самого плазмодия (плазмотомии), так и путём почкования. Внутри первоначально подвижного плазмодия генеративные ядра обособляются в отдельные одноядерные клетки за счёт внутреннего дробления. Такие клетки объединяются по две так, что одна клетка обволакивает другую, образуя панспоробласт, где наружная клетка – перицит, а внутренняя – спорогенетическая клетка. В дальнейшем перицит дегенерирует до покровного слоя, а спорогенетическая клетка проходит ряд делений, в результате которых чаще всего образуются: 2 вальвогенные (образующие створки) и 2 капсулогенные (образующие полярные капсулы) клетки, а также 1 или 2 споробласта. Споробласты претерпевают еще одно созревающее деление, после которого образуются инвазионные гаплоидные амебоидные зародыши. Как итог формируется очередная спора (8), у которой вальвогенные клетки образуют двустворчатую оболочку (обеспечивает длительную защиту зародышу), внутри капсулогенных клеток дифференцируются полярные капсулы со свёрнутой или вытянутой полярной нитью, которая после проглатывания выстреливается и заякоривает клетку в тканях хозяина.

В последнее время активно возникают аргументы о том, что Мухозоа вообще не одноклеточные, а чрезвычайно сильно редуцированных *Metazoa*:

- высокая степень дифференциации клеток с одним типом генеративных и тремя типами соматических клеток;

- наличие десмосомоподобных контактов между клетками;
- паразитические соответствия в строении и морфогенезе между поллярными капсулами и нематоцистами книдарий;
- для некоторых видов наркомедуз характерны внутриклеточные процессы развития микоспоридий.

Тип включает два класса (!).

Phylum Myxozoa – Тип Микоспоридии
 Classis Myxosporidea – Класс Микоспоридии
 Ordo Bivalvulida – Отряд Бивальвулиды
 Species *Myxobolus preiffeli*

Паразиты рыб и других водных позвоночных. Микоспоридии наносят существенный ущерб рыбоводству, являясь возбудителями ряда заболеваний, приводящих к гибели рыб.

Classis Actinomyxidea – Класс Актиномиксидии (!)
 Species *Triactinomyxon ignotum*

Класс представлен полостными или тканевыми паразитами некоторых групп кольчатых червей. Диплоидные вегетативные стадии актиномиксидий развиты слабо, не способны к бесполому размножению и состоят из 2 (реже 4 или 6) соматических и 2 генеративных клеток. Из последних в ходе множественных делений и сложного процесса созревания формируются многоклеточные диплоидные споры. Гаплоидной стадии у актиномиксидий нет, и половой процесс у них неизвестен.

2 Характерные особенности микроспоридий

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

Для Microspora характерно:

- присутствие в клетках диплоидного ядра;

- наличие прокариотных рибосом (и некоторых других сопряжённых признаков, типичных для прокариот);
- наличие хитина в составе оболочки споры;
- первичное отсутствие митохондрий
- отсутствуют жгутики и центриоли (передвигаются только пассивно);

- наличие крайне своеобразного экструзионного аппарата (в покоящейся споре этот аппарат состоит из свёрнутой тубулярной полярной нити, зафиксированной наслаениями белка, а также – у *Microsporea* – ламеллярного полярнопласта из стопок плотно упакованных или везикулярных мембранных органелл. Морфологически эта система – впячивание клеточной мембраны. Срабатывание происходит в пищеварительном тракте хозяина – давление внутри спор изменяется (набухают полярнопласты и постеросомы). Осмотически обусловленное повышение тургорного давления вызывает взрывообразно быстрое выворачивание полярной нити. Кинетическая энергия такого экструзионного процесса достаточна для того, чтобы пронзить клеточную мембрану, саму клетку и даже оболочку цисты. Через образовавшееся отверстие полярная нить, достигающая длины в несколько сотен микрометров, вводит амебоидного зародыша в клетку хозяина;

- одно- или двуядерная клетка (называемая амебоидным зародышем, амёбулой или спороплазмой) содержит лишь немного органелл: шероховатая ЭПС, свободные рибосомы, стопку плоских мембран, отдалённо напоминающую диктиосому, а также – особую вакуоль (постеросому).

В связи с этим в последнее время всё больше учёных приходит к мнению, что эти организмы близки не только филогенетически, но и таксономически к грибам.

Паразитические, или вегетативные особи микроспоридий живут в эндоплазматической сети клеток хозяина, имеют амебоидную форму и интенсивно размножаются делением надвое. Для микроспоридий характерен и половой процесс. В диплоидных клетках паразита происходит редукционное деление и следующие стадии оказываются гаплоидными. В дальнейшем они сливаются, вновь образуя зиготы. При большой плотности паразит переходит к спорообразующей стадии и начинает формировать одноклеточные диплоидные споры.

Зрелые споры микроспоридий (!) – инвазионная стадия. Это самые мелкие клетки из известных эукариотических клеток. Зародыш, проникающий в клетку хозяина, начинает там активно питаться, расти, делиться, т.е. становится вегетативной стадией. Распространение паразита от одного хозяина к другому может осуществляться разными путями: через поедание экскрементов, каннибализм, от самки к потомству через яйцо или плаценту.

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

Phylum Microsporidia – Тип Микроспоридии (!)

Classis Microsporea – Класс Микроспоридии

Ordo Microsporida – Отряд Микроспоридии

Species *Nosema apis*

Виды *Microspora* имеют важное практическое значение как возбудители болезни гусениц тутового шелкопряда (*Nosema bombycis*), пчелиной дизентерии (*Nosema apis*), а также некоторых болезней рыб (различные виды *Glugea*). Есть попытки использовать определённые виды как сверхпаразитов – например *Vairimorpha necatrix* для борьбы с гусеницами чешуекрылых или *Nosema locustae* – против нашествия тропической саранчи.

3 Протисты неопределенного систематического положения

Наиболее интересны из них те формы, ультраструктура которых хорошо изучена, но настолько своеобразна, что авторы не могут отнести их к известным макротаксонам.

1. Класс Apusomonadea

Апузомонады представлены гетероконтными бесцветными жгутиконосцами. На нижней поверхности клетки имеется вентральная бороздка, ограниченная краевыми складками. Покровы образованы двумя плотно прилегающими друг к другу мембранами. Жгутики гладкие, бичевидные. От кинетосом отходят 2-3 микротрубочковых корешка. Наиболее широкий из них похож на ризостиль криптомонад и направлен к ядру; вместе с диктиосомой и осмиофильным телом он образует характерный комплекс органелл в передней части клетки. Периферические каналы ЭПС отделяют эндоплазму от эктоплазмы. Кристы в митохондриях трубчатые. Цист не образуют. Для некоторых видов характерны плазмодии. Свободноживущие. Пресноводные и морские.

К этому классу относятся 2 рода *Apusomonas* и *Amastigomonas*.

2 Тип Hemimastigophora

Тип выделен на основании изучения биологии и ультраструктуры одного вида *Hemimastix amphikineta*. Этот бесцветный жгутиконосец размерами 7-10 мкм внешне похож на инфузорий. По бокам его уплощенного тела проходят две бороздки, из которых выходят жгутики примерно по 12 штук с

каждой стороны. В отличие от покрытых плазмалеммой бороздок, вентральная и дорсальная поверхности клетки, по описанию авторов, образованы уплотненным слоем гликокаликса, плазмалеммой и подстилающим ее плотным слоем эпиплазмы, под которой проходят микротрубочки. Митохондрии с мешковидными или трубчатыми кристами. Имеются сложно устроенные экструсомы. От каждой кинетосомы к заднему концу клетки отходят 2 микротрубочковых корешка. Эти почвенные протисты являются микрофагами, цитостом обычно расположен на переднем конце клетки, но не постоянен, поэтому глоточный аппарат отсутствует. Ядро одно, пузырьковидного типа. Ядрышко сохраняется во время митоза.

3 Класс Thaumatomonadea

Тауматомонады – гетероконтные бесцветные жгутиконосцы с вентральной бороздкой на нижней поверхности клетки. Обычно покрыты чешуйками, которые синтезируются на поверхности митохондрий. Жгутики также покрыты чешуйками и, в редких случаях, простыми мастигонемами. В переходной зоне имеется цилиндр. Вентральная бороздка служит местом образования филоподий, при помощи которых особи питаются. Способны формировать плазмодии путем слияния клеток. Первоначально класс был представлен одним видом *Thaumatomonas lauterborni*. Детальное изучение ультраструктуры этого вида, а также сравнительно-морфологический анализ других бесцветных жгутиконосцев позволили включить в этот класс еще 2 рода: *Gyromitus* и *Thaumatomastix*, не имевших ранее определенного таксономического положения.

Тауматомонады сходны с хромофитами по наличию чешуек на теле клетки и жгутиках, однако уникальны по способу формирования соматических чешуек. Строение жгутикового аппарата также весьма своеобразно и существенно отличается такового хромофитов.

4 Colponema loxodes

Исследования ультраструктуры этого гетероконтного бесцветного хищного жгутиконосца показали, что покровы клетки образованы пелликулой, передний жгутик опушен простыми мастигонемами, задний имеет килевидный вырост и проходит в вентральной бороздке. В переходной зоне жгутика имеется цилиндр. Митохондрии с трубчатыми кристами, имеются токсичности.

5 Discocelis saleuta

Этот новый род и вид был описан в 1988 году и помещен в протисты неопределенного таксономического положения. Это

бентосный морской бесцветный жгутиконосец. Клетка дисковидной формы с вельюмом на переднем конце тела. Корешковая система имеет три латеральных микротрубочковых корешка, которые укрепляют вельюм и переднюю часть клетки. К ядру прилегает микротельце. Передний жгутик короткий, задний – длинный, прилегает к боковой поверхности клетки. Митохондрии с трубчатыми кристами.

6 *Massisteria marina*

Этот протист был обнаружен на литорали и изучен электронно-микроскопическими методами в 1990 г. Он имеет две стадии в жизненном цикле:

- трофическая (представлена ретикулоподиальной амебой). Ретикулоподии снабжены экструсомами. Жгутики на этой неподвижной стадии имеются, но неактивны;

- непитающаяся подвижная жгутиковая стадия (под воздействием неблагоприятных условий псевдоподии резорбируются, а жгутики активизируются).

В кинетосоме находится электронно-плотная сердцевина. К ядру прилегает микротельце. Митохондрии с трубчатыми кристами.

ЛЕКЦИЯ 7 ЦАРСТВО ЖИВОТНЫЕ (ANIMALIA). ТИП ПЛАСТИНЧАТЫЕ (PLASOZOA). ТИП ГУБКИ (SPONGIA)

1 *Общая характеристика многоклеточных*

2 *Особенности строения и биология Placozoa*

3 *Характеристика губок*

1 Общая характеристика многоклеточных

Все многоклеточные организмы обладают рядом специфических черт:

1 Обладают более высоким уровнем организации, чем одноклеточные.

2 Тело состоит из множества клеток, выполняющих разные функции организма.

3 Клетки многоклеточных в связи со специализацией обычно утрачивают способность к самостоятельному существованию.

4 Поддерживают целостность организма путем межклеточного взаимодействия.

5 Онтогенез характеризуется процессом дробления яйцеклетки на множество клеток-бластомеров, из которых в дальнейшем формируется организм с дифференцированными клетками и органами.

6 Крупнее одноклеточных, что способствовало усложнению и совершенствованию процессов обмена, формированию внутренней

среды и обеспечило большую устойчивость, автономизацию жизненных процессов и большую продолжительность жизни.

На сегодняшний день существует несколько гипотез происхождения многоклеточности (!):

1 *Гипотеза Геккеля*. Выдвинул в 1874 г. Считал, что предками многоклеточных были шароподобные колонии жгутиконосцев. Считал, что энтодерма образовывалась путем инвагинации. Такой организм – *гастрея*.

2 *Гипотеза Бючли*. Выдвинута в 1884 г. Согласно его представлениям предком была пластинчатая колония одноклеточных животных. Путем расщепления пластинки на два слоя возникает *плакула*, а гастрея образуется путём прогибания двуслойной пластинки.

3 *Гипотеза Мечникова*. Выдвинута в 1886 г. Изучая примитивных многоклеточных он обнаружил, что энтодерма может образовываться также и путем иммиграции клеток в полость бластулы. Такой слой он назвал *фагоцителобластом*, а сам организм – *фагоцителлой*.

4 *Гипотеза Захваткина*. Выдвинута в 1949 г. Считал, что первые многоклеточные не имели ничего общего с первыми двумя гипотезами, а филогенетические стадии рекапитулируют не взрослым организмам предков, а только свободноплавающих личинок. Взрослые же особи вели прикрепленный образ жизни и были подобны современным губкам и гидроидным полипам.

5 *Гипотеза целлюлялизации, или гипотеза Хаджи*. Считал, что многоклеточные произошли от многоядерных жгутиконосцев и инфузорий, у которых органоиды превратились в органы, а цитоплазма обособилась около ядер, дав начало новым клеткам одного организма.

Общепринятой на сегодня является гипотеза Иванова, которая представляет собой, по сути, доработанную гипотезу Мечникова.

2 Особенности строения и биология Placozoa

Впервые представители типа Placozoa (греч. *plakos* – плоский; *zoon* – животное) (!) был обнаружен австрийским зоологом Ф. Шульце в 1883 году. Однако до середины 70–х годов XX столетия они считались личинкой кишечнополостных, пока немецкий зоолог К. Грелл не обнаружил, что трихоплекс способен к половому размножению и, следовательно, является самостоятельным организмом.

Для пластинчатых характерны следующие особенности:

1 Осей симметрии нет; форма тела может меняться, как у амёб.

2 Нет отдельных тканей или органов.

3 Нет полости тела или пищеварительной полости.

4 Отсутствует система нервной координации.

5 Тело в форме толстой пластины, которая может двигаться в

любом направлении в своей плоскости.

6 Единственный наружный слой жгутиковых клеток окружает заполненный жидкостью мезохил (мезоглею), содержащий сеть звездчатых клеток-волокон.

7 Морские формы. (!)

Regnum Animalia (=Zoa) – Царство Животные

Subregnum Phagocytellozoa – Подцарство Фагоцителлообразные

Phylum Placozoa – Тип Плакозои, или Пластинчатые

Species *Trichoplax adhaerens*

Трихоплакс представляет собой пластинку неправильной формы, толщиной от 20 до 40 мкм и диаметром 5-6 мм. Тело состоит из одного слоя жгутиковых клеток, окружающих внутреннюю полость, в которой помещаются отросчатые (волокнистые) клетки. На стороне, обращенной к субстрату (условно называемой брюшной), эти клетки высокие колбовидные, а на противоположной (условно называемой спинной) – уплощенные. Среди брюшных клеток встречаются железистые клетки, заполненные секреторными вакуолями, а среди спинных – клетки с крупными включениями, так называемыми «блестящими шарами».

Во внутренней полости располагаются волокнистые клетки, имеющие многочисленные отростки, образующие трехмерную сеть. Отростки контактируют друг с другом и с клетками брюшного и спинного слоев. В отростках этих клеток обнаружены актиновые филаменты, благодаря которым трихоплакс амебоидно меняет свою форму. Волокнистые клетки содержат крупные вакуоли, внутри которых находятся крупные пищеварительные вакуоли.

Трихоплакс питается двумя способами.

1 Ползущий трихоплакс выделяет из клеток брюшного слоя пищеварительные ферменты, лизирующие мелких одноклеточных водорослей на поверхности субстрата, а затем клетки брюшного слоя фагоцитируют продукты лизиса.

2 Заглатывание целых клеток биением жгутов клеток, расположенных по краю пластинки. Так трихоплакс забрасывает пищу на спинную сторону. Там через промежутки между клетками спинного слоя их захватывают отростки волокнистых клеток, и пищевые частицы оказываются в пищеварительных вакуолях внутри волокнистых клеток.

Обычно трихоплакс размножается бесполым путем делением надвое или почкованием «бродяжек». Бродяжки формируются по краю пластинки там, где соприкасаются друг с другом клетки спинного и брюшного слоев. Половое размножение трихоплакса – редкое явление, которое наблюдается только в стареющих культурах.

3 Характеристика губок

Губки, или пориферы (лат. *porus* – пора; *ferre* – нести) (!) –

это исключительно морские, реже пресноводные организмы. Тип включает около 10000 видов, из которых около 50 – пресноводные формы. Губки обладают рядом характерных черт:

1 Симметрия отсутствует.

2 Многоклеточные с небольшим числом типов клеток; тканевая организация развита крайне слабо; органы отсутствуют и координация функций клеток слабая; нервной системы нет.

3 Характерны хоаноциты (обеспечивают циркуляцию воды и питание).

4 Может встречаться сложный скелет либо из известковых или кремнеземных спикул, либо из белковых (коллагеновых = спонгиновых) волокон, либо из элементов обоих типов.

5 Клетки располагаются вокруг водяных камер или каналов разной степени сложности; настоящая полость тела или кишка отсутствуют.

6 Питание фильтрационное; газообмен путем диффузии.

7 Только сидячие (прикрепленные) формы.

8 Размножение половое или бесполое; дробление полное; личинки планктонные (*паренхимула* и *амфибластула*).

9 Клетки губок несут различные функции (!):

- *пинакоциты* – покровная;
- *хоаноциты* – фильтрация воды и фагоцитоз;
- *колленциты* – опора;
- *склероциты* – скелет;
- *амебоциты* – питание;
- *архециты* – основа для образования остальных клеток;
- *миоциты* – сокращение;
- *пороциты* – образуют поры. (!)

Функционирование губок определяется одной чертой их строения – размещением клеток вокруг системы камер и каналов, по которым за счет биения жгутиков хоаноцитов циркулирует вода.

Существует три морфофункциональных типа строения губок: (!) *аскон*, *сикон* и *лейкон*. Простейшая асконоидная организация губок: в центре – единственная камера (*парагастральная полость*, или *атриум*), окруженная стенкой тела, которая покрыта снаружи *пинакоцитами* и пронизана порами (*остиями*), пропускающими внутрь воду и образованными *пороцитами*, единственное выводное отверстие – *оскулум*.

Это разделение по форме тела не отражает систематики губок. Наиболее распространена лейконоидная организация, которая возникла в ходе эволюции губок через промежуточное сиконоидное состояние.

Между жгутиковыми камерами губок расположен слой промежуточного вещества – *мезоглеи*, в котором залегают известковые иглы, или *спикулы*. Спикулы могут быть трех видов: одноосные, трехосные и четырехосные (!).

Губки размножаются бесполом путем, высвобождая небольшие фрагменты тела или скопления необходимых для развития клеток, в основном амебоцитов. Например, геммулы производимые пресноводными губками, состоят из археоцитов, покрытых прочной твердой оболочкой из спонгина и спикул, позволяющей им зимовать (!) (!). Половое размножение часто включает перекрестное оплодотворение. При этом спермий выходит через оскулум одной особи, проникает в пору другой, улавливается ее хоаноцитом и передается яйцеклетке.

Развитие до личиночной стадии чаще всего протекает в материнском организме. (!) В результате дробления получается бластула, состоящая из клеток двух видов – мелких жгутиковых и более крупных зернистых безжгутиковых. Затем происходит образование двуслойного зародыша путем инвагинации, причем впячиваются внутрь крупные клетки. На этом развитие в материнском организме заканчивается, и зародыш выходит наружу. Здесь происходит обратное выпячивание крупных клеток, в результате чего образуется однослойная, состоящая из двух половинок, свободноплавающая личинка

Личинка – обычно паренхимула со сплошным телом, покрытым жгутиками, кроме одного из полюсов, иногда – полая амфибластула, одна из полусфер которой состоит из мелких жгутиковых клеток, а другая – из макромеров без жгутиков. В дальнейшем она покидает родительское тело и короткий период времени перед оседанием на дно ведет планктонный образ жизни

Phylum Porifera (= Spongia) – Тип Губки

Classis Hexactinellida (= Hyalospongiae) – Класс Шестилучевые, или Стекланные губки

Species *Euplectella asper* (!)

Представителей этого класса часто называют стекланными губками. Их скелет образован кремнеземными, преимущественно шестилучевыми спикулами. Тело часто похоже на вазу и около 30–40 см высотой. Преобладают сиконоидные формы. Пинакоциты и наружные покровы представляют собой сетевидный синцитий, образованный соединенными псевдоподиями амебоцитов. Исключительно морские виды, встречающиеся преимущественно на больших глубинах.

Classis Calcarea – Класс Известковые губки

Species *Sycon ciliatum* (!)

Представители этого класса отличаются присутствием спикул из карбоната кальция – кальцита или арагонита. Встречаются все три типа организации – асконоидная, сиконоидная и лейконоид-

ная. Высота большинства видов менее 10 см. Только морские формы.

Classis Demospongiae – Класс Обыкновенные губки

Species *Spongilla lacustris* (!)

Самый крупный класс, объединяющий 90% всех известных видов. Скелет состоит из кремнеземных спикул и/или спонгиновых волокон. Одно семейство (Spongiidae) включает обычные туалетные губки со скелетом только из спонгина. Организация только лейконоидная, некоторые формы достигают значительных размеров (например, тропические более 1 м в диаметре и в высоту. Окраска часто блестящая.

Среди представителей этого класса так называемые сверлящие губки способны делать отверстия в кораллах или раковинах моллюсков. Есть и пресноводные виды.

ЛЕКЦИЯ 8 ПОДЦАРСТВО ЭУМЕТАЗОИ (EUMETAZOA). ТИП СТРЕКАЮЩИЕ (CNIDARIA). КЛАСС ГИДРОИДНЫЕ (HYDROZOA)

1 *Общая характеристика эуметозой*

2 *План строения стрекающих*

3 *Характеристика класса Гидроидные*

1 Общая характеристика эуметозой

Эуметазои (Eumetazoa) – высшие многоклеточные, которые составляют основу животного мира Земли. К ним относится множество типов и классов животных с разным уровнем организации. Однако всем им свойственны такие общие черты, как дифференцированность тканей и органов, присутствие нервных клеток, выраженная интегрированность и целостность отдельных особей, что существенно отличает их от низших многоклеточных (Phagocytellozoa и Parazoa). У эуметазоев выражена радиальная или билатеральная симметрия тела.

Подцарство Eumetazoa подразделяется на два раздела: Раздел Лучистые (Radiata) (!) и Раздел Билатеральные (Bilateria).

Лучистые характеризуются:

- лучевой симметрией (!);
- двуслойностью строения;
- наличием гастральной полости (возникает в результате процесса гастрюляции (!) (инвагинации, иммиграции или деляминации));
- нервной системы диффузного типа (плексус) (!);
- различают оральный (ротовой) и аборальный полюсы.

Через ось *Radiata* можно провести несколько плоскостей симметрии (2, 4, 6, 8 и более), которыми тело делится на симметричные половины.

Лучистых называют также и двуслойными (*Diploblastica*) – тело формируется из двух зародышевых листков: эктодермы и энтодермы (первая образует покровы животных, а вторая выстилает кишечную полость).

Radiata – морские, реже пресноводные животные. Раздел содержит надтип Кишечнополостные *Coelenterata*, который содержит два типа: Стрекающие (*Cnidaria*) и Гребневки (*Stenophora*). Стрекающие – это разнообразные медузы, полипы со стрекательными клетками на щупальцах. Гребневки – исключительно плавающие морские животные с рядами особых гребневидных пластинок, являющихся производными жгутиковых клеток. У них отсутствуют стрекательные клетки.

Билатеральные обладают двусторонней, или билатеральной, симметрией и к ним относят практически всех остальных животных.

2 План строения стрекающих

Всего известно более 10000 видов книдарий. Они сочетают в себе признаки примитивной организации с чертами специализации к малоподвижному или неподвижному образу жизни. Название типа произошло от греч. *cnide* – крапива, обжигать. Общая характеристика типа включает в себя следующие черты:

1) Радиально симметричные животные со щупальцами, окружающими рот, на одном из концов тела.

2) Две основные формы тела (!): медуза, приспособленная к пелагическому образу жизни, и бентосный полип. Полипы бывают колониальными, а в пределах колонии полиморфными.

3) Есть внутренняя пищеварительная («гастроваскулярная») полость, открывающаяся во внешнюю среду только ртом.

4) Стенка тела образована двумя тканями – эктодермой (эпидермис) и энтодермой (*гастродерма*), состоящими из разного числа типов клеток. Между этими двумя тканями находится мезоглея (*мезохил*). Органы развиты слабо.

5) Во всех классах типа присутствуют *книдоциты* со стрекательными органеллами (в основном – *нематоцистами*), не встречающиеся больше ни в одной из групп многоклеточных.

6) Могут быть скелетные элементы из хитина и/или карбоната кальция (!).

7. Нервная система в виде одной или двух сетей.

8. Большинство – хищники; газообмен за счет диффузии.

9. Размножение бесполое и половое; последнее часто включает формирование почти билатерально симметричной личинки – *планулы* (!).

10. Только водные формы, большинство – морские.

Клеточная организация полипа и медузы в основном одинакова, различия в ней касаются частностей: у некоторых полипов мезоглея – тонкий, в основном неклеточный слой, а у медуз она толще, часто более волокнистая, иногда в ней присутствуют бродячие клетки (амебоциты).

Эпидермис состоит из нескольких основных типов клеток (!):

1. *Эпителиально-мышечные*: столбчатые покровные клетки с базальным расширением, содержащим сократимые миофибриллы, ориентированные параллельно орально-аборальной оси тела (продольные мускулы).

2. *Интерстициальные*: содержат крупные ядра и мало цитоплазмы; способны образовывать другие типы клеток.

3. *Стрекательные клетки, или книдоциты (!)*: содержат способные выворачиваться структуры – нематоциты, чаще называемые *книдоцистами*. На одном конце этих клеток расположен волосок – *книдоциль*, устроенный так же, как и жгутик. Нематоциста включает свернутую в спираль, гофрированную, зазубренную изнутри трубку. Выстреливание (!) обусловлено быстрым поступлением в книдоцит воды, связанным с изменением его мембранной проницаемости, которое в свою очередь, вызывается электрически по сигналу книдоциля. Нить выворачивается наизнанку, складки ее расправляются, а сама «отстреленная» книдоциста растягивается.

Существуют три основных типа книдоцист (!):

а) *пенетранты* – разнообразные по форме, часто с шипами (стилетами) и токсичные; используются для защиты и ловли жертвы;

б) *вольвенты* – имеют лассовидные нитевидные образования, которые, после выстреливания, вращаются вокруг частей тела добычи, опутывая ее;

в) *глютинанты* – имеют липкие поверхности, которые используются для приклеивания добычи или к субстрату.

При охоте первыми выстреливают вольвенты. Их спиральные стрекательные нити опутывают выросты тела жертвы и обеспечивают ее удержание. Под действием рывков жертвы и вызванной ими вибрации срабатывают имеющие более высокий порог раздражения пенетранты. Шипы, имеющиеся у основания их стрекательных нитей, заякориваются в теле добычи, а через полую стрекательную нить в ее тело вводится яд.

Книдоциты используются только один раз, а потом отбрасываются, но могут регенерировать из интерстициальных клеток; развивающийся книдоцит называется *книдобластом*.

4. *Нервные клетки*: удлиненной формы, расположенные под прямым углом к поверхности эпидермы. Соединяясь с другими нейронами, образуют сеть, или *плексус*. У некоторых стрекающих

(не гидр) две нервные сети в эпидерме, у других – одна в эктодерме, другая – в энтодерме.

Энтодерма (**слайд с клетками**) состоит из:

а) *питательных мышечных клеток*, поглощающих пищевые частицы для последующего внутриклеточного пищеварения. Они способны к сокращению, но их сократимые части ориентированы под прямым углом к орально-аборальной оси (кольцевые мышцы). С помощью жгутиков перемешивают пищу в гастроваскулярной полости;

б) железистых клеток, вырабатывающих ферменты, необходимые для пищеварения в гастроваскулярной полости.

Локомоция происходит с помощью мышечных сокращений: у полипов – изгибание и скольжение; у медуз – реактивное.

3 Характеристика класса Гидроидные

Всего к гидроидным относится около 4000 видов. Класс подразделяется на два подкласса: подкласс Гидроиды (Hydroidea) и подкласс Сифонофоры (Siphonophora).

Subregnum Eumetazoa – Подцарство Эуметазои (!)

Divisio Radiata – Раздел Лучистые

Superphylum Coelenterata – Надтип Кишечнополостные

Phylum Cnidaria – Тип Стрекающие

Classis Hydrozoa – Класс Гидроидные

Subclassis Hydroidea – Подкласс Гидроиды

Ordo Leptolida – Отряд Лептолиды

Species *Obelia geniculata*, *Gonionemus vertens*

Преимущественно морские колониальные полипы, реже – одиночные формы. Среди подотряда лимномедуз известны пресноводные виды. В колониях имеются полипоидные и медузоидные особи. Колонии выделяют органический скелет. Многие морские гидроиды образуют густые заросли на дне. Они относятся к организмам-обрастателям, поселяющимся на днищах кораблей, подводных сооружениях. К их числу относится и *Obelia geniculata*.

Полипоидные колонии *Obelia* обитают на литорали, на небольших глубинах, имеют древовидную форму и состоят из нескольких сотен и даже тысяч особей. У полипоидной колонии обелии имеется ствол колонии, от которого отходят многочисленные особи, образующиеся в результате бесполого размножения почкованием. Все особи колонии имеют общую разветвленную гастральную полость.

В колонии обелии образуются особи двух типов (!):

- *гидранты* – имеют сходство с гидрой (есть стебелек, связывающий их с колонией, и тело со вздутым хоботком и ротовым отверстием, окруженным венчиком щупалец). Располагаются на пе-

риферии колонии, выполняя защитную функцию и обеспечивая отлов добычи и питание колонии;

- *гонангии* – располагаются ближе к стволу колонии, в его центре находится редуцированный полип – *бластостиль* (лишен рта и щупалец), от которого отпочковываются гидромедузы, являющиеся половым поколением морских гидроидных полипов.

Вся колония обелии покрыта особой оболочкой, образующей своеобразный наружный скелет – *перидерм* (*перисарк*), или *тека*. Оболочка эта продолжается на стебелек и тело гидранта, образуя *гидротеку*, и на бластостиль – *гонотеку*.

Медузоидное поколение гидроида *Obelia* представлено небольшой гидромедузкой (2-3 мм). Эта планктонная медузка имеет плоский зонтик с редуцированным парусом. По краю зонтика расположены многочисленные щупальца и восемь статоцистов (органы равновесия). У основания коротких щупалец находятся утолщения, образованные скоплениями стрекательных клеток.

Страна зонтика с ротовым стебельком и ротовым отверстием – *субумбрелла*, противоположная – *эксумбрелла*. Рот ведет в глотку. Эктодермальная глотка переходит в энтодермальную желудок, от которого отходят четыре крестообразно расположенных радиальных канала, впадающих по краю зонтика в кольцевой канал. На нижней стороне зонтика по ходу радиальных каналов располагаются гонады эктодермального происхождения

Между эктодермой и энтодермой у медуз расположена прослойка мезоглеи, не образующая, в отличие от полипов, опорной пластинки, а имеющая вид объемной студенистой массы, на 97,5% состоящей из воды.

Подотряд лимномедуз (*Limnomedusae*) характеризуется преобладанием медузоидного поколения. Встречается пресноводная медуза (*Craspedocusta*).

К лимномедузам относится морская ядовитая медуза – крестовичок (*Gonionemus vertens*), встречающаяся в морях Дальнего Востока.

Ordo Hydrocorallia – Отряд Гидрокораллы (!)

Species *Millepora dichotoma* – *Сетчатый жгучий коралл*

Это прямостоячие и обрастающие формы, достигающие иногда значительных размеров. Их многочисленные дактилозоиды могут причинять сильную боль, поэтому некоторые представители данной группы называются огненными или жгучими кораллами.

Ordo Chondrophora – Отряд Хондрофоры (!)

Species *Porpita porpita* – *Синяя кнопка*

Крупные одиночные полипоидные формы, обитающие на поверхности воды тропических морей.

Ordo Velella – Отряд Парусники (!)

Species *Velella velella* – Парусник

Представитель – морской кораблик, или парусник. Это крупный плавающий полип, обращенный щупальцами вниз. Из его хитиноидной гидротеки образуется треугольный полый парус, удерживающий полипа подобно поплавку у поверхности воды. На нижней поверхности полипа отпочковываются гонофоры или медузы.

Ordo Trachylida – Отряд Трахилиды (!)

Species *Cunina proboscidea*

Species *Polypodium hydriforme*

Включает гидроидов, существующих в форме медузы, реже в форме полипа. У большинства видов в жизненном цикле отсутствует полипоидное поколение. Морские плавающие формы, немало паразитов: *Cunina proboscidea* (паразитирует на медузах), *Polypodium hydriforme* (паразит осетровой икры).

Ordo Hydrida – Отряд Гидры (!)

Species *Hydra oligactis* – Гидра обыкновенная

Пресноводные гидры – мелкие полипы (в среднем от нескольких миллиметров до 3 см в длину), прикрепляющиеся к пресноводным растениям. Тело гидры делится на подошву, стебелек, туловище, ротовой конус с ротовым отверстием, окруженным щупальцами. У расправившейся гидры легко различить прозрачные клетки наружного слоя – эктодермы и зернистые непрозрачные клетки внутреннего слоя – энтодермы. На щупальцах хорошо просматриваются небольшие вздутия – скопления стрекательных клеток, собранные в батареи.

Размножаются как почкованием, так и половым путем (!). Почкование длится все лето, а осенью гидры переходят к половому размножению. На поверхности тела образуются семенники и яичники. Семенников у одной гидры бывает несколько в верхней части тела. Яичники (один или два) находятся ниже семенников. Сперматозоиды выходят в воду и оплодотворяют яйца. После оплодотворения развитие яйца сначала происходит в яичнике, а затем зародыш выпадает и зимует на дне водоема. Весной из него вырастает гидра.

Subclassis Siphonophora – Подкласс Сифонофоры (!)

Ordo Siphonophorae – Отряд Сифонофоровые

Species *Physalia physalis* – Португальский кораблик

Сифонофоры – исключительно морские плавающие колониальные гидроиды. Они разнообразны по форме и размерам. Наиболее крупные из них достигают 2-3 м в длину, а мелкие – около 1 см.

Каждая колония сифонофор состоит из полого ствола, соединяющего всех особей в одну гастроваскулярную систему и на котором располагаются отдельные особи, выполняющие разные функции (!):

а) *пневматофоры* (видоизмененная медузоидная особь, выполняющая функцию поплавка);

б) *нектофоры* (медузоиды без ротового стебелька, щупалец и органов чувств с двигательной функцией);

в) *кормидий* (комплексы особей с разными функциями):

- *крышечка* (видоизмененный уплощенный полип, прикрывающий кормидий);

- *гастрозоиды с арканчиком* (кормящий полип со ртом).

- *пальпоны* (видоизмененные полипы без ротового отверстия для внутриклеточного пищеварения)

- *цистозоиды* (производные полипов с выделительной порой вместо рта)

- *гонофоры* (видоизмененные медузоиды 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 в колонию.

ЛЕКЦИЯ 9 КЛАСС СЦИФОИДНЫЕ МЕДУЗЫ (SCYPHOZOA)

1 *Общая характеристика сцифоидных*

2 *Цикл развития сцифоидных медуз*

3 *Классификация сцифоидных*

1 Общая характеристика сцифоидных

К этому сравнительно небольшому классу (200 видов) (!) относятся *книдарии*, обитающие только в морях. Их тело, чаще всего, в виде круглого зонтика или, при вытягивании его по главной оси, высокого колокола.

Есть два морфотипа сцифоидных *книдарий*: мелкие полипы и крупные медузы:

1) Сцифополипы. (!)

По периферии ротового поля полипа расположены щупальца, число которых непостоянно (обычно 8-20). Внутри они наполнены *гастродермальными* клетками, не упорядоченными в эпителий. Гастральная полость делится четырьмя септами на четыре гастральных кармана. Эпидермис ротового диска воронковидно погружается в септы (*тениолы*) и образует таким образом четыре септальные

воронки. Под ними находятся эктодермальные септальные мускулы, достигающие подошвы.

Сцифополипы обычно селятся на каменистом грунте, на стенах портовых сооружений, на деревянных сваях, на раковинах моллюсков или водорослях. Они живут одиночно; образование колоний имеет место только у корономедуз.

2) Сцифомедузы. (!)

Основные отличия сцифомедуз от гидромедуз следующие:

а) сцифомедузы крупнее, с сильно развитой мезоглеей.

б) парус отсутствует (локомоция – реактивное движение за счет стенок зонтика).

в) нервная система диффузная, но с обособленными ганглиями.

г) имеются ропалии.

д) гонады образуются в энтодерме.

е) ротовой стебелек короткий.

ж) гастроваскулярная система с ветвящимися и неветвящимися каналами.

з) желудок разделен на камеры с гастральными нитями.

Рот сцифомедуз (!), который снаружи прикрыт ротовыми лопастями ведет в желудок и продолжается в многочисленные радиальные каналы, которые в онтогенезе развиваются как выросты верхней и нижней стенок единой гастральной полости. Радиальные каналы могут многократно ветвиться. Четыре сильно ветвящихся канала совпадают по направлению с ротовыми лопастями и называются каналами 1 порядка. Разветвленные каналы 2 порядка, также в числе четырех, располагаются соответственно четырем карманам желудка. С разветвленными каналами чередуются восемь неразветвленных каналов 3 порядка. Все радиальные каналы объединяются кольцевым каналом (отсутствует у *Syanea*), идущим по краю зонтика, и образуют сложную гастроваскулярную систему.

Из желудка питательные вещества центробежно идут по восьми неразветвленным каналам 3 порядка к кольцевому (быстрое распределение), а процесс их всасывания и усвоения обеспечивается постепенным движением к желудку (центростремительно) по восьми разветвленным каналам 1 и 2 порядков. Непереваренные остатки удаляются через ротовое отверстие.

Половые железы, или гонады, пространственно совпадают с гастральными нитями карманов желудка и хорошо заметны со стороны эксумбреллы.

Край колокола снабжён короткими щупальцами и несёт в субумбрелле мощную кольцевую мускулатуру, расчленяется вырезами на краевые лопасти. Нервные кольца имеются лишь у корономедуз; у других сцифомедуз за ритмику сокращений при плавании отвечает нервный комплекс, находящийся возле ропалий. Для плавательного движения характерны удары краевых лопастей.

Та как у сцифомедуз отсутствует парус как у гидромедуз, они лишены возможности направленно отклонять струю воды, выталкиваемую из-под субумбреллы. Изменения направления движения совершаются посредством неравномерных ударов краевых лопастей и асимметричных сокращений колокола, и из-за этого сцифомедузы плавают весьма неуклюже по сравнению с кубо- и гидромедузами.

Органы чувств (краевые тельца, *ропалии*) находятся между краевыми лопастями и имеют форму колбочек, по краям колокола (!). Каждый ропалий прикрыт лопастями, состоящими из эпидермиса и мезоглеи; в него заходит канал гастровакулярной системы, выстланный энтодермой. Гастродермальные клетки преобразованы из-за минеральных включений: вершина канала содержит многочисленные кристаллы, совокупность которых функционирует как статолит. При этом маятниковые движения колбочки воспринимаются чувствительными клетками. У *Aurelia*, кроме того, в каждой ропалии имеются одно глазное пятно и один бокаловидный глазок.

«Обонятельным ямкам», находящимся в непосредственной близости от краевых телец, приписываются хеморецепторные функции, в то время как ропалий рассматривается как комплексный световой, вкусовой и гравитационный рецептор. Несмотря на их сложность, ропалии представляют собой весьма примитивные органы чувств, поскольку все их чувствительные клетки повернуты наружу.

2 Цикл развития сцифоидных медуз

В цикле развития ушастой медузы (!) происходит чередование бесполого и полового поколений – метазенез, причем в развитии преобладает медузоидная стадия. Медузы раздельнополы. Половые железы образуются из энтодермы нижней поверхности карманов желудка. После формирования половых продуктов и внутреннего оплодотворения яйца развиваются в особых «выводковых камерах» на бороздках ротовых лопастей. После полного и равномерного дробления яйца образуется бластула, а затем типичная мерцательная планула. Кратко представить цикл развития сцифоидных медуз можно исходя из следующих этапов:

1) Образование яиц и оплодотворение

2) Образование планулы

3) Она сначала плавает, позднее же опускается к морскому дну, образуя путем ряда превращений маленький одиночный полип – *сцифистому* с числом щупалец кратным 4. Этот полип может путем почкования давать начало другим сцифистомам.

4) Полип делится путем ряда поперечных перетяжек, превращаясь в *стрилилу*. Процесс – стробилиция

5) Образовавшиеся в процессе стробилиации диски представляют собой молодых медуз, расположенных вогнутыми сторонами их зонтиков кверху. Это – *эфиры*.

От взрослой медузы эфира отличается небольшими размерами, сильно изрезанными краями зонтика, образующими восемь краевых лопастей. В углублениях краевых лопастей располагаются краевые тельца (будущие ропалии). Щупальца по краю зонтика сначала отсутствуют, но постепенно развиваются на участках между краевыми лопастями. Крестообразный рот и желудок имеются у самых молодых эфир. Гастроваскулярная система вначале представлена прямыми каналами 1 и 2 порядков. По мере роста и развития эфиры они начинают ветвиться и закладываются каналы 3 порядка. Постепенное развитие характерно и для гастральных нитей желудка. По мере роста выравнивается край зонтика.

3 Классификация сцифоидных

В классе сцифоидных выделяют 4 отряда (!).

Classis Scyphozoa – Класс Сцифоидные

Ordo Semeaeostomeae – Отряд Флагомедузы, или Дискомедузы

Species *Aurelia aurita* – Ушастая медуза

Species *Cyanea capillata* – Волосистая цианея

Это обыкновенные сцифомедузы наших морей. Зонтик медуз блюдцевидный или колоколообразный с 8 (или более) краевыми лопастями, не разделён на две части кольцевой перетяжкой, пронизан радиальными каналами. Обычно имеется 8 или 16 ропалий, лежащих между лопастями. На краю зонтика – многочисленные щупальца, иногда расположенные 8 пучками. Полипы без хитиновой трубочки, постоянных колоний не образуют.

Здесь принадлежат *Aurelia aurita* и обыкновенная медуза северных морей – *Cyanea capillata*. Некоторые медузы (*Pelagria*), способны сильно светиться в темноте.

Ordo Rhizostomida – Отряд Корнероты (!)

Species *Rhizostoma pulmo* – Корнерот

Species *Rhopilema esculenta* – Ропилема съедобная

Это крупные медузы, наиболее многочисленные в тропических морях. В Чёрном море встречается представитель этого отряда *Rhizostoma pulmo*. У корнеротов нет щупалец по краю зонтика. Рот у взрослых корнеротовых медуз зарастает совершенно, его роль выполняют многочисленные отверстия в складках ротовых лопастей. Функция захвата добычи целиком осуществляется ротовыми лопастями. Некоторые корнеротые медузы в странах Азии в соленом виде *Rhopilema esculenta* употребляются в пищу.

Ordo Coronata – Отряд Корономедузы (!)

Species *Atolla parva*

Species *Nausithoe racemosa*

Полипы живут на дне в хитиновых трубках, иногда в симбиозе с губками, медузы обитают в планктоне. Большинство видов – глубоководные, немногие распространены вблизи побережья. Насчитывают 47 видов, объединяемых в шесть семейств. Несмотря на миниатюрные размеры корономедуз, яд стрекательных клеток некоторых представителей отряда опасен для человека. В частности, у берегов Японии распространены случаи ужаления ныряльщиков полипами и медузами *Nausithoe racemosa*, которое вызывает у человека токсикоз и аллергическую реакцию.

Ordo Stauromedusae – Отряд Сидячие медузы (!)

Species *Hatictystus sp.*, *Lucernaria sp.*

Отряд состоит из небольшого числа своеобразных форм, ведущих прикрепленный образ жизни. У них имеется стебелек, которым медуза прикрепляется к субстрату. Край зонтика образует глубокие вырезки, между ними на особых рукообразных выростах сидят пучки головчатых щупалец. Жизненный цикл Stauromedusae проходит без чередования поколений – из планулы непосредственно развивается молодая медузка.

ЛЕКЦИЯ 10 КЛАСС КУБОМЕДУЗЫ (CUBOZOA) – [СУРС]

1 Общий план строения кубомедуз

2 Цикл развития кубомедуз

3 Краткий систематический обзор кубомедуз

1 Общий план строения кубомедуз

Cubozoa с их 20 видами – маленький таксон, который раньше относили к Scyphozoa. Долгое время их полип и жизненный цикл оставались неизвестными; лишь недавно удалось получить кубополипов из планул живородящей медузы *Tripedalia*. Как оказалось, полипы и медузы Cubozoa существенно отличаются от Scyphozoa. Кубомедузы обитают в тропических морях с многочисленными островами и протяженной областью шельфа, например у восточного побережья Австралии или в Карибском море.

Особенно обычны эти опасные (часто смертельно обжигают) медузы в портах, устьях рек или между мангровыми островами на мелководьях, богатых питательными веществами.

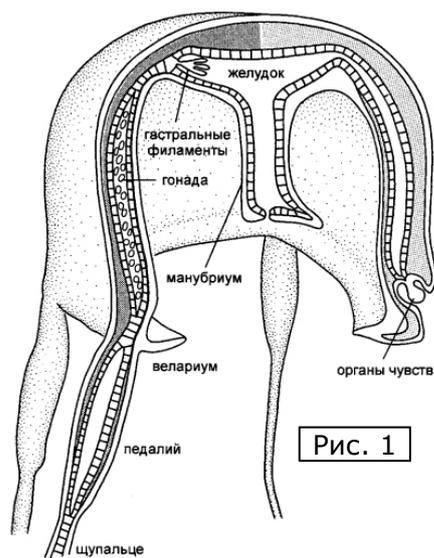


Рис. 1

Кубомедуза. Схема организации.

Полип *Tripedalia* живёт одиночно, его проксимальный отдел находится в перидермальной чаше, выделяемой клетками эпидермиса (рис. 3). Дистальнее венчика щупалец возвышается немuscular ротовой конус, в основании которого проходит одно эктодермальное и одно энтодермальное нервное кольцо. Ротовой конус окружён щупальцами, несущими в своих концевых утолщениях стрекательные капсулы, многочисленными (*Tripedalia*) или только одну крупную (*Chironex*, *Charybdea*). У тупоконического или бутылковидного кубополипа, в отличие от сцифополипа, нет ра-

диально-симметричных тетрамерных структур; гастральные септы и карманы у него отсутствуют, гастродермис собран лишь в нерегулярные продольные складки. Зонтик у взрослых кубомедуз более или менее четырёхгранный (рис. 1), дистально на каждом из четырёх углов находится либо одно щупальце, либо пучок щупалец. Основания щупалец несут утолщения – *педалии*. Субумбреллярное пространство представляет собой глубокое полое впячивание, его открытая часть, подобно диафрагме, стянута по краю *велариумом*. В эпидермисе субумбреллы между велариумом и краем зонтика проходит нервное кольцо. В непосредственной близости от него имеется широкий кольцевой мускул, частично погружённый в мезоглею. Многие кубомедузы – исключительно быстрые и ловкие пловцы.

Водная струя, выталкиваемая из субумбреллярного пространства при сокращении кольцевого мускула, может отклоняться из-за асимметричного сокращения велариума, что приводит к мгновенному изменению направления плавания. Педалии, которые сгибаются при плавании, действуют как дополнительные рули. Некоторые виды могут производить до 150 сокращений в минуту и преодолевать за это время более 5 метров.

Четыре краевых органа чувств расположены в углублениях эксумбреллы (сенсорных ямках), прикрытых складками, похожими на глазные веки. Краевой сенсорный орган в дистальной части содержит плотную конкрецию, а также бокаловидные или очень сложные глаза с линзами (рис. 2), обращенные к субумбреллярной полости.

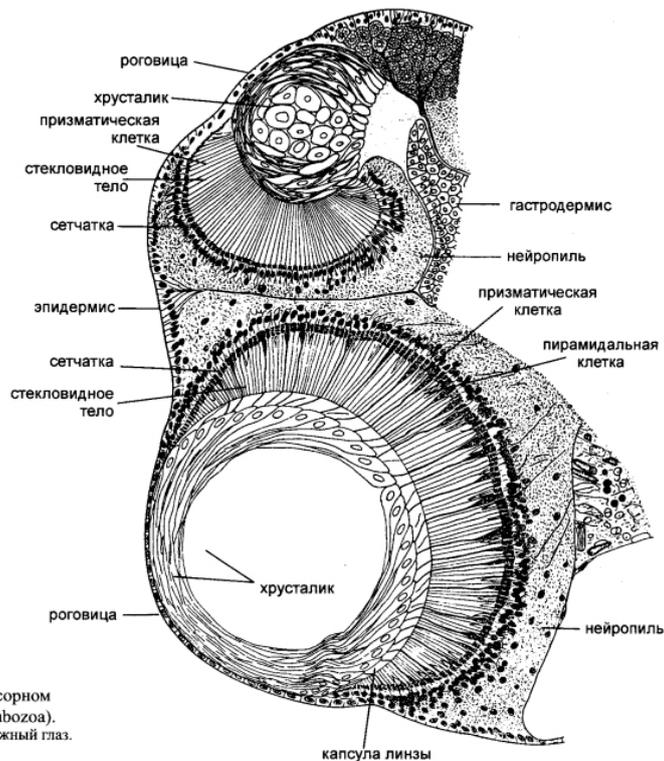


Рис. 2

Глаза с линзами в сенсорном тельце *Charybdea marsupialis* (Cubozoa). Вверху маленький глаз, внизу более сложный глаз. По Berger (1900) из Werner (1984).

Многие кубомедузы демонстрируют положительный фототаксис. На расстоянии 1,5 м они видят зажжённую спичку и плывут на неё. Возможно, по ночам они охотятся на животных, которые светятся или отражают лунный свет.

Кубомедузы питаются, главным образом, рачками, рыбами и полихетами, которых ловят щупальцами. При попадании в них добычи педалии сдвигаются, образуя свод, жертву схватывает короткий манубриум и отправляет в гастроваскулярную систему.

Четыре септы разделяют гастральную полость на четыре гастральных кармана. Каждый гастральный карман связан отверстием с центральным желудком и разделён на внутренний и наружный отсеки особой стенкой (одной из многочисленных опорных структур кубомедуз), проходящей параллельно стенке тела. У основания эпидермального слоя в наружных отсеках находятся половые продукты.

2 Цикл развития кубомедуз

Все Cubozoa раздельнополые. Оплодотворение у *Chironex* и *Chiropsalmus* наружное, а у *Tripedalia* и *Charybdea*, напротив, происходит в гастроваскулярной системе. Взрослые кубополипы размножаются бесполом путём (почкованием). Почка отшнуровывается, некоторое время ползает, затем оседает. Эмбриональное развитие Cubozoa известно лишь частично. У зигот *Charybdea* происходит полное и равное дробление, закладка энтодермы идёт путём

мультиполярной иммиграции. Грушевидные планулы, густо покрытые ресничками, через несколько дней преобразуются в полипов.

Взрослые кубополипы полностью превращаются в медуз (появление медуз не сопряжено с бесполом размножением (рис. 3)).

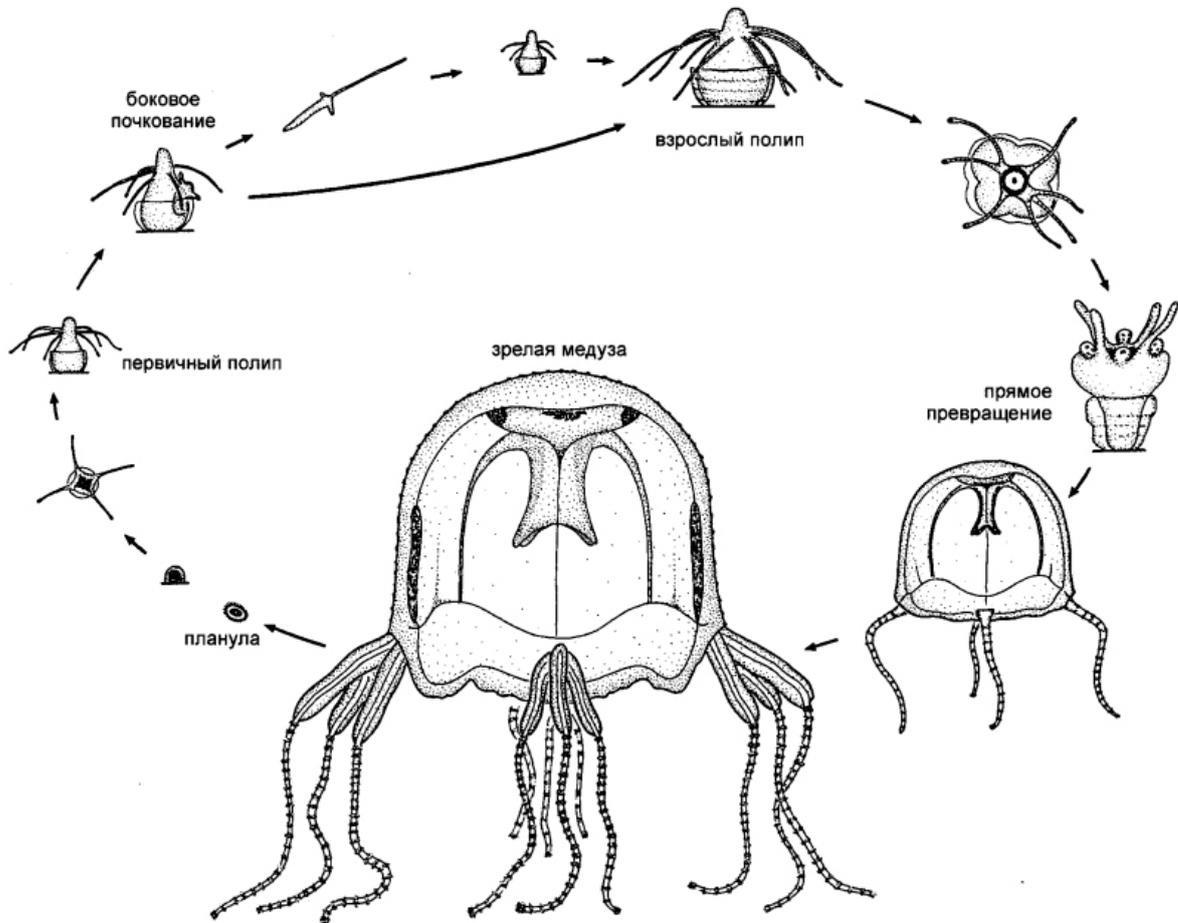


Рис. 3 *Tripedalia cystophora* (Cubozoa). Жизненный цикл с почкованием, прямым превращением полипа в медузу и половым размножением медузы.

Изначально простое тело полипа к началу метаморфоза становится тетрамерным в результате образования четырёх продольных складок. Щупальца собираются в четыре группы, а затем редуцируются; от них остаются только базальные части, которые превращаются в краевые тельца (органы чувств). Между органами чувств появляются щупальца медузы. В области ротового конуса эпидермис впячивается, что приводит к образованию субумбреллярного пространства. После метаморфоза молодая медуза выходит из перидермальной чаши и уплывает.

3 Краткий систематический обзор кубомедуз

Пока не был выяснен цикл развития Cubozoa, они помещались в Scyphozoa как «Cubomedusae». В настоящей сводке они ставятся в основание всех метагенетических Cnidaria, поскольку образова-

ние медузы в результате прямого метаморфоза из единственного полипа представляется эволюционно исходным признаком.

По строению кишечной полости, органов чувств (в особенности, глаз), и по книдому их можно отграничить от Scyphozoa. Поскольку велариум Cubozoa и парус Hydrozoa явно конвергентные образования, а внутреннее строение медуз сильно различается в обоих таксонах, близкое родство между этими группами не представляется вероятным.

Classis Cubozoa – Класс Кубомедузы
Ordo Chirodropida – Отряд Хидропориды
Species *Chironex fleckeri* – Морская оса
Species *Chiropsalmus quadrumanus*

Медузы с четырьмя педалиями, напоминающими кисти рук, каждый из пальцевидных отростков которой несет по одному щупальцу. Каждый гастральный карман с двумя слепыми мешками, которые подвешены в субумбреллярной полости. Книдом из гаплонем, рабдоидов, эврител и стенотел.



Chironex fleckeri



Chiropsalmus quadrigatus

Chironex fleckeri и *Chiropsalmus quadrigatus*, 10 см высотой, принадлежат к опаснейшим морским животным, массовое появление которых приводит к закры-

тию обширных пляжей. Стрекательный яд – кардиотоксин (белок с молекулярной массой около 150000) – вызывает болезненные реакции на коже, судороги, лихорадку, в тяжёлых случаях – паралич дыхательного центра и смерть из-за остановки сердца и кровообращения. При растирании кожи алкоголем (ни в коем случае не парфюмерией, жидкостями для бритья и т.д.) часть стрекательного яда денатурирует и обезвреживается. На некоторых пляжах Индо-Пацифики наготове стоят сосуды с метиловым спиртом, который, будучи средством неотложной помощи при несчастных случаях во время купания, иногда предотвращает самые тяжёлые последствия.

Ordo Carybdeida (= Charybdeida) – Отряд Карибдеиды
Species *Carybdea alata*
Species *Carukia barnesi* – Медуза ируканджи

Четыре педалии с одним или тремя щупальцами на каждой, гастроваскулярная система без слепых мешков; книдом из гаплонем, эврител и стенотел.



Carybdea alata



Carukia barnesi

Charybdea marsupialis, высота зонтика 8 см, оставляет сильные ожоги, в Средиземном море. *Tripedalia cystophora*, 1 см в высоту (рис. 3), ожоги слабые, Вест-Индия. После

крайне необычной для медуз брачной игры самец харибды переносит на самку шаровидный пакет со сперматозоидами; оплодотворённые ими яйца развиваются в гастральной полости до стадии планулы.

ЛЕКЦИЯ 11 КЛАСС КОРАЛЛОВЫЕ ПОЛИПЫ (ANTHOZOA)

1 Характеристика, особенности строения и биологии коралловых полипов

2 Классификация коралловых полипов

1 Характеристика, особенности строения и биологии коралловых полипов

Коралловые полипы (!) – морские колониальные, реже одиночные полипы, развивающиеся без смены поколений (поколение медуз полностью отсутствует; половые клетки образуются у полипов). Обитают в теплых тропических морях, где температура воды не ниже 20°C, и на глубинах не более 20 м. Всего известно 5600 видов коралловых полипов. Многие из них имеют известковый скелет и являются рифообразователями. Это самый крупный и, возможно, эволюционно исходный таксон Cnidaria.

Коралловые полипы, несмотря на общее сходство строения с гидроидными, отличаются от последних следующими особенностями (!):

- размеры крупнее и сильнее развита мезоглея;
- у большинства хорошо развит скелет (роговой или известковый) – может быть наружным, образованным эктодермой, или внутренним, формирующимся в мезоглее;
- вместе с внешней радиальной симметрией наблюдается внутренняя билатеральная;
- гастральная полость подразделена перегородками-септами на камеры, или гастральные карманы (!);
- полость щупальца соединяется с гастральным карманом. Ось симметрии проходит через гастральные карманы, сообщающиеся с сифоноглифами – направляющие камеры;
- имеется эктодермальная глотка, в одном или в обоих углах которой находятся ресничные бороздки – сифоноглифы,

облегчающие приём пищи и дефекацию. Кроме того, сифоноглифы служат для водного обмена, регулируют давление жидкости в кишечной полости, способствуя поддержанию формы тела;

– имеются мускульные клетки, образующие продольные и кольцевые мышцы: первые – в виде продольных мускулов-ретракторов на саркосептах (состоят из мезоглеальных ламелл, на которых помещены сократительные филаменты эпителиально-мышечных клеток), вторые – это замыкающий мускул (сфинктер), образованный локально модифицированными энтодермальными кольцевыми мышцами;

– нервная система образует густое сплетение на ротовом диске;

– гонады образуются в энтодерме. Размножение бесполое и половое. Развитие с метаморфозом. Личинка – планула. Чередования поколений нет.

Тело полипов цилиндрическое. Одиночные полипы подошвой прикрепляются к субстрату, а колониальные к телу колонии – *ценосарку*. Вокруг рта располагается венчик полых щупалец, число которых у одних полипов (подкласс *Octocorallia*) равно восьми, в других же (подкласс *Hexacorallia*) представляет число, кратное шести. Рот ведёт в длинную трубку – эктодермальную глотку с сифоноглифами, которая свешивается в гастральную полость и сплющена в виде щели. Гастральная полость выстлана энтодермой и поделена на камеры септами. Число камер соответствует числу щупалец. Септы состоят из мезоглеи, одетой энтодермой. В верхней части полипа перегородки прирастают одним краем к стенке тела, другим к глотке. В нижней части полипа (ниже глотки) они прикрепляются лишь к стенке тела, вследствие чего центр гастральной полости (желудок) остаётся неразделенной. Свободные края септ утолщены в виде *мезентериальных нитей*, обычно оснащённых стрекательными и железистыми клетками (выделяют пищеварительные ферменты), а также ресничками.

Пищевые частицы (особенно крупные), попав в гастральную полость, задерживаются выстреливающими стрекательными капсулами и активно перевариваются ферментами, выделяющимися из желёз. Реснички обеспечивают постоянную циркуляцию гастральной жидкости, богатой питательными веществами. При внекишечном пищеварении, которое особенно значимо у скелетообразующих видов, гастральные филаменты выворачиваются через глотку и обматывают добытую пищу.

Стрекательные клетки ещё обладают нормальной ресничкой и лишены книдоциля.

Из-за наличия пигментов (главным образом, каротиноидов) ткани *Anthozoa* и их скелетные элементы часто интенсивно окрашены.

Полипы могут размножаться бесполым путем: почкованием,

делением в поперечном и продольном направлениях.

Перед половым размножением (!) на септах в энтодерме созревают гонады. Полипы, как правило, раздельнополые. 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. У многих коралловых полипов развитие протекает без метаморфоза и планула не образуется.

Различают два подкласса современных коралловых полипов: Восьмилучевые (Octocorallia) и Шестилучевые (Hexacorallia).

2 Классификация коралловых полипов

Classis Anthozoa – Класс Коралловые полипы (!)

Subclassis Octocorallia – Подкласс Восьмилучевые кораллы

Щупалец 8, они перистые, с боковыми выростами, сифоноглиф один, септ с мышечными валиками – 8, скелет внутренний, образуется в мезоглее (роговой или известковый). Скелетные элементы образуются в склеробластах. У многих скелет развит слабо и его заменяет гидроскелет – тургор колонии, обеспечиваемый наполняемостью гастральной полости водой.

Ordo Alcyonaria – Отряд Альционарии (!)

Species *Versemia fruticosa*

Species *Gersemia antarctica*

К альционариям принадлежат наиболее просто устроенные коралловые полипы. Скелет их состоит из разбросанных в мезоглее спикул, никогда не сливающихся в осевой стержень. Колонии альционарий образуют густые заросли на небольших глубинах тропических морей, но встречаются также в умеренных и полярных водах.

Ordo Gorgonacea – Отряд Горгонарии (!)

Species *Corallium rubrum* – *Благородный, или Красный коралл*

У роговых кораллов кроме спикул по оси древовидной колонии залегает роговой стержень, иногда частично или полностью обызвествленный. Некоторые замечательны тем, что их скелет содержит значительное количество йода. Благородный коралл (*Corallium rubrum*) встречается на глубине свыше 50 м в Средиземном море, его известковый скелет, окрашенный в розовый или кирпично-красный цвет, служит для изготовления украшений и мелких поделок.

Ordo Pennatulacea – Отряд Морские перья (!)

Species *Umbrella encrinus*

Изящные морские перья с правильным двухрядным расположением полипов на прямом стволе оранжевой, розовой или фиолетовой колонии. Главный ствол такой колонии образован первичным полипом; в толще ствола нередко залегает роговой опорный стержень. Колонии морских перьев могут внедряться своим основанием в песчаный или илистый грунт. Некоторые из них обладают способностью к свечению.

Subclassis Hexacorallia – Подкласс Шестилучевые кораллы (!)

Множество гладких щупалец, число которых кратно шести. Число септ также кратно шести. Шестилучевая симметрия нарушается до двухлучевой из-за 2 сифоноглифов и щелевидной глотки. Скелет наружный, известковый, редко отсутствует.

Ordo Actiniaria – Отряд Актинии (!)

Species *Actinia equine* – Актиния конская

Это лишенные скелета крупные полипы (до 60 см в диаметре), отличающиеся правильностью формы и красотой расцветки. Некоторые актинии живут в симбиозе с раками-отшельниками, на раковинах которых они поселяются.

Ordo Ceriantharia – Отряд Цериантарии (!)

Species *Cerianthus solitaries*

К ним относятся исключительно одиночные бесскелетные кишечнополостные, ведущие закапывающийся образ жизни. Длинное цилиндрическое тело цериантарий мускулистое и совершенно гладкое. На переднем его конце имеется расширенный ротовой диск, задний конец заострен и снабжен порой. Ротовой диск окружен двумя группами щупалец, между которыми остается небольшое свободное пространство. Обладают исключительной способностью к регенерации.

Ordo Zoantharia – Отряд Зоантарии (!)

Species *Isozoanthus giganteus*

Представляют собой очень небольшую группу одиночных или колониальных животных, лишенных скелета и напоминающих внешним своим видом мелких актиний.

Зоантарии распространены всесветно, однако это сравнительно редкие животные и попадаются они нечасто. Из 300 известных в настоящее время видов большинство обитает в тропической зоне.

Ведут исключительно донный образ жизни. Одиночные формы живут на песчаном или заиленном грунте, погружая в него задний

конец своего тела.

Ordo Antipatharia – Отряд Антипатарии (!)

Species *Cirrhopathes rumphii* – Чёрный коралл

Это мелкие (от 0,5 до 3 мм) полипы, образующие большие древовидные прикрепленные колонии (5-6 м в высоту). Внутренний осевой шиповатый скелет колонии состоит из вещества горгонина, обладающего двойным лучепреломлением, и содержит до 6% иода. Около 230 видов. Распространены преимущественно в тропических морях на глубине от 10 до 1000 м. Питаются мелкими органическими частицами. Скелет (чёрный коралл), издавна используют для поделок и украшений.

Ordo Madreporaria – Отряд Мадрепоровые кораллы (!)

Species *Leptoria irregularis*

Species *Fungia corona*

Самый обширный и включает более 2500 видов. Сюда относятся как одиночные, так и колониальные полипы. Для всех madreporовых характерно наличие мощного известкового скелета. Эта группа кораллов – основные рифообразователи.

ЛЕКЦИЯ 12 ТИП ГРЕБНЕВИКИ (СТЕНОФОРА)

1 Общая характеристика гребневиков

2 Внешнее строение гребневиков

3 Внутреннее строение гребневиков

4 Классификация гребневиков

1 Общая характеристика гребневиков

Гребневики, или *Stenophora* (!) (от греч. *ktenos* – гребень; *phoros* – несущий) – это исключительно морские, в основном пелагические формы, характеризуются следующими общими чертами строения (!):

1) Медузоидные формы, но радиальная симметрия стала бирадиальной из-за двух щупалец.

2) Есть гастроваскулярная полость со ртом и анальными порами.

3) Двуслойная стенка тела окружает толстую мезоглею с амёбocyтaми и гладкими мышечными волокнами. Книдоциты отсутствуют, щупальца несут «ловчие клетки» – коллобласты.

4) Локомоция с помощью слившихся ресничных гребных пластинок, расположенных восемью орально-аборальными полосами.

5) Нервная система представляет собой субэпидермальную сеть, хорошо развитую под рядами гребных пластинок.

- 6) Хищники.
- 7) Газообмен за счет диффузии.
- 8) Размножение у некоторых бесполое, но чаще половое – гермафродиты с полным детерминированным дроблением, ведущим к образованию так называемой «цидиппидной» личинки.

2 Внешнее строение гребневиков

По образу жизни и общему виду гребневики похожи на медуз (!); они так же свободно плавают в толще воды и имеют в связи с этим нежное, полупрозрачное, студенистое тело. Сходство это только кажущееся, так как гребневики сильно отличаются от медуз по своему строению. Большинство их имеет овальное или грушевидное тело, но, например, у гребневика «венерин пояс» (*Cestus veneris*) – удлиненное лентообразное тело, достигающее свыше 1 м длины.

На одном полюсе помещается рот, на другом – особый орган чувств – *аборальный орган*. У одних гребневиков тело лишено придатков, у других имеется пара крайне растяжимых и сократимых щупалец, расположенных обычно строго симметрично по обеим сторонам тела. Используются для добывания пищи и могут полностью втягиваться в щупальцевые влагалища. Щупальца состоят из эпидермиса, мезоглеи, а также мускульных и нервных волокон. Щупальца вытягиваются при облове окружающего пространства, а их многочисленные боковые нити (*тентиллы*) образуют подобие парящей сети (!). Тентиллы снабжены клейкими клетками (коллобластами) (!), которые содержат липкий секрет, однако лишены убивающего яда. Коллобласт представляет собой видоизменённую эпидермальную клетку.

Коллобласт состоит из:

- 1) головки, имеющей более или менее полусферическую форму, с липкими гранулами у поверхности; внутри головки находятся другие гранулы, которые соединены радиальными тяжами с центральным «звездчатым телом»;

- 2) стержневидной якорной фибриллы, верхняя часть которой вмещает продолговатое клеточное ядро, а базальная часть закреплена в мезоглее тентиллы;

- 3) спиральной нити, которая выходит из головки у основания якорной фибриллы и спирально обвивает её до кончика.

Добыча удерживается (!) благодаря липким зёрнышкам; её попытки освободиться ведут к отделению головки коллобласта из ткани тентиллы. При этом якорная фибрилла растягивается, а спиральная нить расправляется на несколько витков. Когда жертва устанет – а между тем её конечности и другие наружные структуры тела слипаются – спиральная нить снова сокращается. Добыча подносится щупальцем ко рту и заглатывается.

У гребневиков нет своих собственных стрекательных клеток. Некоторые гребневики с просто устроенными щупальцами без тентилл и коллобластов пожирают гидромедуз и встраивает их книды в свои щупальца – «клептокниды», где они располагаются в два ряда, остаются дееспособными и используются для добывания пищи.

Вдоль тела в меридиональном направлении проходит восемь рядов так называемых гребных пластинок, которые представляют собою сросшиеся крупные реснички кожных клеток. Под рядами гребных пластинок расположены пучки подкожной мускулатуры, благодаря которой и происходит движение пластинок, и, собственно, движение самого гребневика, плавающего ротовым полюсом вперед.

3 Внутреннее строение гребневиков (!)

Ротовое отверстие ведет в плоскую эктодермальную глотку, которая при помощи короткого пищевода соединяется с объемистым желудком. Желудок несколько сплюснен в направлении, перпендикулярном глотке, и почти достигает аборального полюса, к которому подходит двумя отростками. От основания желудка отходят каналы, аналогичные радиальным каналам медуз, но расположенные не по радиальной, а двубоковой симметрии. В экваториальном направлении отходят два канала, которые затем дважды дихотомически ветвятся. В результате этого к поверхности тела в местах расположения рядов гребных пластинок подходят восемь каналов. Здесь от этих каналов отходят в меридиональном направлении два канала: один вниз к ротовому полюсу, другой – вверх к аборальному. Таким образом, все тело гребневика пронизано системой каналов, подобной гастроваскулярной системе медуз.

Между гастроваскулярной системой и мезоглеей находятся «розеточные клетки», несущие реснички и сквозные отверстия в середине; вероятно, они служат для экскреции и для обмена жидкостью между обеими системами.

Между этой системой и поверхностью тела лежит мезоглея. Она обычно прозрачная, это, в первую очередь, опорный аппарат между внутренними системами и поверхностью тела. Её основное вещество (матрикс) до 99% состоит из воды и тончайших волокнистых филаментов. Мезоглея также содержит соединительнотканые волокна (коллаген), отдельные свободные клетки и гладкие синцитиальные мускульные клетки. В связи с этим может рассматриваться, как примитивная мезодерма, или средний зародышевый листок.

Аборальный орган является органом равновесия. Основа его – статолит, который поддерживается четырьмя пучками S-образно изогнутых ресничек. Сверху все это образование прикрыто в виде колпачка пучком сросшихся ресничек. Статолит находится все время в колебательном движении вследствие сгибания и разгиба-

ния поддерживающих его ресничек. Эти колебания передаются к гребным пластинкам и координируют их движение. Удаление аборального органа ведет к нарушению согласованной работы гребных пластинок.

Размножаются гребневики исключительно половым путем, все – гермафродиты. Гонады развиваются из энтодермы в каналах, расположенных под рядами гребных пластинок. Половые продукты выводятся через ротовое отверстие. Оплодотворение происходит в воде. Развитие простое, без личиночных стадий и чередования поколений.

В зиготах желток сосредоточен в центре (эндоплазма); по периферии находится цитоплазма с меньшим количеством желтка, а также ядро (эктоплазма). Три первых полных дробления приводят к восьмиклеточной стадии (!), у которой уже устанавливаются щупальцевая и глоточная плоскости. Такое сильно детерминированное двулучевое дробление уникально для животного мира. Дальнейшее развитие идёт через стерробластулу к эпиболической гастрале. Затем на вегетативном полюсе гастралы ещё раз отделяются микромеры. Через первичную кишку они попадают в бластоцель и дают начало соединительнотканным и мышечным клеткам в мезоглее. Из постепенно расширяющейся первичной кишки развивается гастроваскулярная система. На ранних стадиях развития гребневики имеют четыре гастральных кармана. Типичная личинка с метаморфозом отсутствует. Цидиппоидную фазу следует рассматривать всего лишь как ювенильную стадию.

4 Классификация гребневиков

Гребневики принадлежат к одноименному классу, который подразделяется на два подкласса и несколько отрядов.

Рассмотрим основные из них (!).

Phylum Ctenophora – Тип Гребневики

Classis Atentaculata (= Nuda) – Класс Бесщупальцевые

Ordo Beroidea – Отряд Бероиды

Species *Beroe cucumis* – Берое

Это плавающие гребневики без щупалец, активные хищники, заглатывающие других гребневиков или медуз. У них огромный рот, и они заглатывают добычу целиком, сильно растягивая глотку. Глотка ведет в сложную, сильно разветвленную гастроваскулярную систему с множеством слепо замкнутых каналов. Щупальца и коллобласты отсутствуют, глотка занимает большую часть объема тела и несёт «крючковидные щетинки» для удерживания добычи.

Двигутся в основном по горизонтали при помощи гребных пластинок. В свою очередь, берое служат пищей для рыб.

Classis Tentaculata – Класс Щупальцевые (!)

Ordo Cydippida – Отряд Цидиппиды

Species *Pleurobrachia pileus* – Морской крыжовник

Species *Mertensia ovum*

Наиболее примитивные и древние. Представители этого отряда известны в ископаемом состоянии с силура. Это плавающие гребневики со щупальцами. В наибольшей мере соответствуют плану строения *Stenophora*. В основном они питаются планктоном, отлавливая мелких животных щупальцами.

Гребневик *Pleurobrachia pileus* имеет 3 см в высоту и 1 см в диаметре, с сетевидно развернутыми щупальцами – более 70 см длиной. Может флюорисцировать, особенно вдоль меридиональных каналов. Космополитический вид, весной и летом образует массовые скопления в юго-восточной части Северного моря.

Ordo Platyctenida – Отряд Платиктениды (!)

Species *Ctenoplana kowalevskii*

Бентосные гребневики, обращенные к субстрату ротовой стороной и слегка вытянутые в щупальцевой плоскости (овальные при виде сверху); на верхней стороне имеются папиллы, в которые протягиваются отростки гастроваскулярной системы. Меридиональные каналы сильно анастомозируют и образуют систему, пронизывающее тело. При питании выворачивают глотку и облегают ею добычу. Некоторые виды сворачиваются в трубку и при помощи щупалец профильтровывают воду, через нее улавливая планктон. Впервые были описаны И. И. Мечниковым и А. О. Ковалевским в XIX в.

Заботятся о потомстве, прикрывая подошвой яйца в слизистых оболочках и защищая их.

Гребневик *Ctenoplana kowalevskii*, может медленно плавать благодаря ундулирующим движениям краёв тела, до 8 мм длиной; обитатель морского шельфа. Обитает у берегов Новой Гвинеи

Ordo Cestida – Отряд Цестиды (!)

Species *Cestus veneris* – Венерин пояс

Тело сплющено в щупальцевой плоскости и сильно вытянуто в ленту. Представителем отряда может служить венерин пояс, достигающий 3 м в длину. Он встречается в Средиземном море, Атлантическом океане. Плавает, изгибая тело при помощи мышечных лент, а гребные пластинки имеют лишь вспомогательное значение при движении. Питается планктоном. Щупальца редуцированы, и пища заглатывается просто ртом при движении. Венерин пояс прозрачный, гребные ряды переливаются радугой, ночью светится.

Ordo Lobata – Отряд Лобаты (!)

Species *Bolinopsis infundibuloni* – Болинопсис

Пелагические гребневики с безмускульными ротовыми лопастями, которые ориентированы параллельно глоточной плоскости. По углам рта находятся лопастные подвижные придатки (аурикулы), помогающие при приёме пищи. Щупальца хорошо развиты только у молодых особей; у взрослых они укорочены, иногда лишены главного ствола или полностью отсутствуют.

К ним относится планктонный болинопсис (*B. infundibuloni*). Может двигаться не только благодаря гребным пластинкам, но и выталкивая воду ударами ротовых лопастей. Взрослые особи с короткими щупальцами, их рот почти не способен расширяться. Статоцисты глубоко погружены. Обитает в Северном море, и западной части Балтийского моря.

ЛЕКЦИЯ 13 ТИП ПЛОСКИЕ ЧЕРВИ (PLATHELMINTHES). КЛАСС РЕСНИЧНЫЕ ЧЕРВИ (TURBELLARIA)

1 Общая характеристика плоских червей

2 Внешнее строение турбеллярий

3 Внутреннее строение турбеллярий

4 Классификация ресничных червей

1 Общая характеристика плоских червей

Плоские черви (Plathelminthes) (!), от греч. *platy* – плоский; *helminthes* – черви, имеют червеобразное тело, уплощенное в спинно-брюшном (дорсовентральном) направлении. Чаще всего по форме они напоминают пластинку, ленту. Всего известно около 25 тыс. видов плоских червей. Часть видов плоских червей – свободноживущие, но большинство – паразиты животных.

Три основные черты этого типа – настоящая билатеральная симметрия; возникновение всегда клеточного третьего слоя ткани (паренхимы) между эпидермисом и выстилкой кишки (гастродермисом); дорсовентральное уплощение тела.

Билатеральная симметрия характерна и для всех остальных типов Bilateria (хотя иглокожие вторично вернулись к особой форме радиальной симметрии). Она возникла в ответ на потребность в передвижении по поверхности твердых субстратов. Уплотнение тела – неизбежное следствие отсутствия кровеносной системы и зависимости этих животных от диффузии при распределении по организму питательных веществ и газов и выводе из него продуктов обмена (!).

Признаки типа (!):

- 1) Симметрия билатеральная.
- 2) Тело из трех слоев тканей; системы органов расположены в среднем паренхиматозном слое. Появляется кожно-мышечный мешок, состоящий из гиподермы и нескольких слоев мышц (продольные, кольцевые, диагональные, дорсо-вентральные)
- 3) Полость тела отсутствует (промежутки между органами заполнены паренхимой).
- 4) У свободноживущих форм есть голова, несущая сенсорные органы.
- 5) В основном мягкотелые, но с защитной слизистой секрецией; несколько видов с внутренними спикулами.
- 6) Газообмен посредством диффузии, кровеносная система отсутствует.
- 7) Выделительные органы – протонефридии.
- 8) Нервная система у примитивных – плексус, но обычно – ортогон.
- 9) В основном – гермафродиты.
- 10) Дробление яйца спиральное, но может сильно модифицироваться.
- 11) Развитие у свободноживущих форм обычно прямое (у некоторых видов со стадией свободноплавающей мюллеровской личинки), а у ряда паразитов очень сложное, с несколькими личиночными стадиями.
- 13) Обитают во всех основных водных и сухопутных местообитаниях, включая ткани других животных.

На сегодняшний момент существует целый ряд классификаций плоских червей включающей от 5 до 12 классов, однако в данном руководстве мы будем придерживаться их традиционной систематики. Так, согласно ей тип Plathelminthes подразделяется на 5 классов (!):

- 1 Класс Ресничные черви, или турбеллярии (Turbellaria)
- 2 Класс Сосальщикообразные, или Трематоды (Trematoda)
- 3 Класс Моногенетические сосальщикообразные (Monogenea)
- 4 Класс Ленточные черви (Cestoda)
- 5 Класс Цестодообразные (Cestodaria)

2 Внешнее строение турбеллярий (!)

Ресничные черви, или турбеллярии – это единственные свободноживущие плоские черви, в своем большинстве обитающие в водоемах различного типа, и только небольшое их количество – во влажной почве. Есть также сведения о комменсализме. Класс насчитывает около 3000 видов. Размеры турбеллярий колеблются в широких пределах от нескольких миллиметров до 30 см.

Тело плоское, вытянутое, покрыто ресничками, на головном конце тела есть небольшие лопасти. Ротовое отверстие расположе-

но снизу. Обычно окрашены в разнообразные цвета, однако они могут быть белого цвета или вообще бесцветные.

3 Внутреннее строение турбеллярий

Покровы (!) – *кожно-мускульный мешок* в виде однослойного ресничного эпителия и нескольких слоев мышц. Функция ресничек – локомоция. У турбеллярий встречается два типа строения *покровного эпителия*: мерцательный и погруженный. В первом случае эпителиальные клетки четко отделены друг от друга, а во втором – клетки эпителия сливаются в своей верхней части, образуя общий цитоплазматический безъядерный слой (*синцитий*), ниже которого клетки образуют своеобразные мешочки с ядрами.

В покровах заметны также различные палочковидные структуры – *рабдоиды* (!), одни из них возникают из эпидермальных, другие (*рабдиты*) – из железистых клеток в паренхиме. Они выбрасываются, когда животное потревожено, и служат для защиты и/или разрушаются, образуя вокруг него толстый слой слизи. Они есть почти у всех турбеллярий.

Мускулатура представлена как слоями мышечных волокон: *кольцевые, продольные и диагональные*, так и пучками – *дорсо-вентральные* мышцы.

Пространство между внутренними органами заполняет *паренхима* – скопление неправильной формы клеток. Среди более крупных клеток встречаются помельче, с крупным ядром и тонким слоем цитоплазмы, похожие по структуре и функциям на интерстициальные клетки стрекающих. Это – *необласты* (играют важную роль в замене износившихся тканей, а также в регенерации после бесполого размножения или повреждений).

Пищеварительная система (!) – кишечник, состоящий из 2 отделов – переднего и среднего. Рот обычно находится на середине брюшной стороны тела и ведет в мускулистую глотку. Средняя кишка слепо замкнута и может образовывать ответвления во все стороны тела, которые доставляют питательные вещества ко всем тканям и органам животного. По строению кишечника ресничных червей делят на ряд отрядов. Наиболее часто встречающаяся в природе молочная планарий относится к отряду трехветвистых (*Tricladida*) – у нее от передней кишки (глотки) сразу отходят три ветви (одна вперед и две назад). При этом пища сначала поступает в передний вырост, а оттуда перетекает в задние. Усвоение пищи у турбеллярий в значительной мере осуществляется за счет внутриклеточного пищеварения. У представителей отряда бескишечных турбеллярий средней кишки нет вовсе, а пища из глотки поступает в паренхиму, где пищевые частицы фагоцитируются и усваиваются.

Непереваренные остатки удаляются через рот (у кишечных) или экзоцитируются (у бескишечных).

Нервная система – ортогон и представлена мозговым ганглием и отходящими от него продольными нервными стволами – *коннективами*. Коннективы соединены поперечными волокнами – *комиссурами*. У примитивных бескишечных (отряд Acoela) имеется поверхностное сплетение, напоминающее таковое у кишечнополостных.

Органы чувств у турбеллярий развиты значительно лучше, чем у представителей других классов плоских червей. Так, осязание осуществляется всей кожей, а также парой небольших щупалец на переднем конце. Химическое чувство обеспечивают кожные *сенсиллы*. Органами зрения (!) являются расположенные вблизи мозгового ганглия или по бока тела, *инвертированные глаза* (свет сначала проходит через тела рецепторных клеток, после чего попадает на воспринимающий свет клетки). У некоторых имеются также статоцисты как органы равновесия.

Выделительная система (!) представлена *протонефридиями* (системы ветвящихся канальцев, заканчивающихся на конце звездчатой клеткой с мерцающим «пламенем» ресничек – через них биение жгутиков, напоминающее пламя, затягивает внутрь пламенной клетки жидкости, которые затем прогоняются по трубкам к выделительной поре и удаляются из тела). Такого рода системы более полно развиты у пресноводных форм, что связано с особенностями водно-солевого баланса. Однако ее функция, вероятно, в основном осморегуляторная, а не экскреторная – собственно экскреты по-прежнему удаляются из тела через его поверхность путем диффузии.

Половая система, размножение и развитие ресничных червей. (! внутр. стр.) Турбеллярии гермафродиты. Мужская половая система представлена многочисленными *семенниками*, от которых отходят тонкие семявыносящие каналы, впадающие в более крупный парный проток – *семяпровод*. Семяпроводы сливаются в один семяизвергательный канал, пронизывающий совокупительный орган – *циррус*.

Женская половая система ресничных червей состоит из – *яичников*, их видоизмененных форм – *желточников* (вырабатывают желточные клетки, богатые питательными веществами) и женских половых протоков (яйцеводы, протоки желточников и др.). У низших турбеллярий желточников нет. Из яичников яйцеклетки поступают в яйцеводы, куда открываются и протоки желточников. Далее яйцеводы объединяются и образуют непарное влагалище, открывающееся в половую клоаку.

Оплодотворение у большинства турбеллярий перекрестное. Развитие в основном прямое, но у некоторых морских турбеллярий развитие идет с метаморфозом и при этом из яйца выходит *мюллеровская личинка (!)*, которая вся покрыта ресничками с помощью которых она плавает.

Турбеллярий могут также размножаться и бесполом путем в виде *палинтомии (!)*. При этом способе размножения на теле образуются несколько поперечных перетяжек, которые углубляются и с течением времени делят тело червя на несколько частей. Каждая из них достраивает необходимые органы и превращается во взрослого червя. Данный способ размножения говорит также о высокой способности ресничных червей к регенерации.

При голодании *Tricladida* способны сильно уменьшаться, иногда от размеров взрослой особи до размеров только что вылупившегося животного, а начав питаться, вырастают заново. Предполагалось, что этот процесс омолаживает ткани *Tricladida*, делая их практически бессмертными.

4 Классификация ресничных червей (!)

Phylum Plathelminthes – Тип Плоские черви

Classis Turbellaria – Класс Ресничные черви

Subclassis Archoophora – Подкласс Архоофоры

Это наиболее примитивные планарии, у которых нет желточников, яйца простые, развитие нередко с метаморфозом. Имеется статоцисты.

Ordo Acoela – Отряд Бескишечные планарии

Species *Convoluta convoluta*

Очень мелкие, преимущественно морские формы, с рядом примитивных черт (отсутствие кишечника, роль которого выполняет пищеварительная паренхима, отсутствие протонефридиев, поверхностное расположение нервного сплетения, примитивное строение половой системы и др.). Имеют статоцист.

Некоторые содержат в паренхиме многочисленные симбиотические одноклеточные водоросли зоохлореллы, придающие телу зеленую окраску.

Ordo Polycladida – Отряд Многоветвистые (!)

Species *Leptoplana alcinoi*

Морские, нередко сравнительно крупные (до 15 см) турбеллярии, обладающие листовидной формой тела. С их крупными размерами связана разветвленность кишечника и множественность половых желез. Отсутствуют обособленные желточники, а у некоторых – и половые протоки. Тропические представители, особенно обитатели коралловых рифов, характеризуются яркой и пестрой окраской. Развитие идет с метаморфозом.

Subclassis Neophora – Подкласс Неофоры (!)

Группа планарий, перешедших к обитанию в пресных водах и

даже на суше. У них имеются желточники. Яйца сложные. Развитие прямое.

Ordo Tricladida – Отряд Трёхветвистые

Species *Dendrocoelum lacteum* – Молочно-белая планария

Species *Polycelis nigra* – Многоглазка

Многочисленный и богатый представителями отряд. Тело листовидное или лентовидное. Для половой системы характерно наличие многочисленных семенников, двух яичников и множества желточников. Средняя кишка трехветвиста. Преимущественно пресноводные формы, немногие живут в морях (*Procerodes lobata*), а некоторые тропические виды (*Bipalium sp.*) встречаются под листьями, в сырой земле и т. п. и могут достигать 30 см длины.

Ordo Rhabdocoela – Отряд Прямокишечные (!)

Species *Dalyella viridis*

Очень мелкие (0,5-5 мм) животные со слабо приплюснутым, почти цилиндрическим или веретеновидным телом. Многие из них хорошо плавают в воде. Характерен прямой, слепо замкнутый сзади кишечник.

Прямокишечные встречаются в пресных водах, морях и на суше (во мху). Имеются и паразитические формы, поселяющиеся на моллюсках и других беспозвоночных.

ЛЕКЦИЯ 14 СОСАЛЬЩИКИ. КЛАСС МОНОГЕНЕИ (MONOGENEA). КЛАСС ТРЕМАТОДЫ (TREMATODA)

1 Общая характеристика сосальщиков

2 Класс Monogenea

3 Класс Trematoda

1 Общая характеристика сосальщиков

У рассматриваемых двух паразитических классов настолько много общих черт, что раньше они считались одним классом. Отличие в том, что представители класса Monogenea в основном эктопаразиты с простым жизненным циклом и одним хозяином (обычно – рыбой), в то время как в классе Trematoda почти все виды – эндопаразиты.

Более того, у представителей основного подкласса трематод – Digenea сложный жизненный цикл со сменой двух или более хозяев. Внешне по форме тела сосальщики напоминают турбеллярий, но есть и важные отличия (!):

- тело не лентовидное, а листовидное,
- размеры варьируют от нескольких миллиметров до полутора

метров

- ресничный клеточный эпителий заменен безресничным синцитием (тегументом);

- появилась мускулистая глотка (пища активно вытягивается из тканей хозяина), которая открывается в двуветвистый кишечник;

- у взрослых особей (мариты) отсутствуют специальные сенсорные органы.

2 Класс Monogenea (!)

Представители этой группы – как правило, эктопаразиты рыб, хотя некоторые из них обитают в полостях тела, открывающихся наружу – во рту, на жабрах, в мочеполовой системе, а несколько видов обнаружены даже в целоме; есть паразиты амфибий, рептилий и головоногих моллюсков.

В связи с эктопаразитизмом на подвижном хозяине, как на переднем, так и на заднем конце тела моногеней заметны органы прикрепления, включая присоски, крючья и зажимы. Сзади они особенно крупные, и их строение положено в основу систематики этого класса (!): Monophisthocotylea – с цельным задним фиксаторным аппаратом и парными прикрепительными органами спереди, Polyophisthocotylea – с расчлененным задним фиксаторным аппаратом, но единственной ротовой присоской или парой выворачивающихся буккальных присосок.

Общая характеристика моногеней: (!)

1) Органы прикрепления – присоски и крючья, расположенные на заднем отделе тела (*церкомер*).

2) Есть 1-2 пары глазков и чувствительные сенсиллы на коже.

3) Имеются 2 канала протонефридиев, открывающиеся на переднем конце тела.

4) В половой системе отсутствует лауреров канал, но есть отдельное влагалище, матка самостоятельно открывается в половую клоаку.

5) Размножение половое, реже – партеногенетическое. Смены хозяев нет.

6) Свободноплавающая личинка похожа на планарий.

Жизненный цикл моногеней относительно прост. Яйца защищены скорлупой, при вылуплении высвобождается свободноплавающая, покрытая ресничками личинка – *онкомирацидий*. Она служит для расселения на новых хозяев.

Основные представители моногеней (!)

Subphylum Neodermata – Подтип Неодермата

Classis Monogenea – Класс Моногенеи

Ordo Dactylogyridea – Отряд Дактилогириды
Species *Dactylogyrus vastator*

Мелкие черви (1-3 мм), живут на жабрах рыб. Откладывают яйца на, из которых вылупляются плавающие личинки, которые прикрепляются к рыбам, после чего прикрепляются к рыбам. Опасный паразит карпов.

Ordo Mazocreaidea – Отряд Мазокреаидеи (!)
Species *Diplozoon paradoxum* – Диплозоон парадоксальный

Характерно попарное срастание двух гермафродитных особей для надежности перекрестного оплодотворения (половой проток мужской особи открывается в женский проток другой).

Ordo Polystomatoidea – Отряд Полистоматоидеи (!)
Species *Polystoma integerrimum* – Полистома лягушачья

Паразит лягушек, обитает в мочевом пузыре. Жизненный цикл тесно связан с циклом развития лягушек: (!) марита → яйца (у лягушек – период икрометания) → вода → личинки (на жабрах головастиков) → метаморфоз → 1-е поколение полистом (эктопаразиты) → яйца → личинки (на жабрах головастиков) → зарастание жабр → миграция личинок в клоаку → мочевого пузыря → марита.

3 Класс Trematoda (!)

На сегодняшний день насчитывается порядка 4000 видов трематод. Представители этого класса – эндопаразиты, многие из которых вызывают заболевания человека и домашних животных. Как и у моногеней, есть органы прикрепления, но у представителей крупного подкласса Digenea (дигенетические сосальщики) они расположены вокруг рта (ротовая присоска) и посередине брюшной поверхности (брюшная присоска).

Покровы тела (!) представлены погруженным эпителием без ресничек, снаружи покрытым выделениями специальных железистых клеток (защита от воздействия пищеварительных соков и от антител хозяина). Покровный эпителий содержит многочисленные шипики (дополнительное прикрепление). Такая совокупность покровных элементов – *тегумент*. Через него непосредственно от хозяина могут быть получены некоторые питательные вещества, например аминокислоты.

Строение мускулатуры не имеет значительных отличий от турбеллярий, но у них наиболее развиты продольные и кольцевые мышцы.

Пищеварительная система. (!) Трематоды, как и все плоские черви, имеют слепо заканчивающийся кишечник из двух отделов.

Ротовая присоска окружает рот, который переходит в короткую мускулистую глотку и пищевод, затем пища поступает в среднюю кишку и по ее ответвлениям распределяется по всему телу.

Нервная система трематод построена по принципу ортогона, от окологлоточного нервного кольца вперед отходит одна пара нервных стволов и три пары – назад (наибольшую толщину имеют брюшные стволы). В связи с паразитическим образом жизни органы чувств у взрослых червей (марит) практически неразвиты, хотя у свободноплавающих личинок (мирацидии и церкарии) имеются покровные сенсиллы и глазки.

Выделительная система сосальщиков, как и у остальных плоских червей, представлена протонефридиями, но при этом выделительные каналы объединяются в мочевой пузырь, который открывается выделительной порой наружу.

Половая система. (!) Мужская половая система трематод состоит из двух (реже одного) семенников, двух семяпроводов, объединенных в семяизвергательный канал, который пронизывает совокупительный орган (*циррус*).

Женская половая система дигенетических сосальщиков представлена одним яичником, от которого отходит короткий яйцевод впадающий в особое образование – *оотип*, туда также впадают проток желточников и протоки скорлуповых желез. От оотипа отходит матка, которая затем открывается неподалеку от копулятивного органа в половую клоаку. У печеночного сосальщика от оотипа отходит *лаурелов канал* (рудимент влагалища), открывающийся наружу на спинной стороне.

Жизненный цикл трематод сложен: хозяин взрослой (половозрелой) особи – *мариты* называется окончательным; это позвоночное. Хозяева, в которых развиваются другие стадии цикла, способные к бесполому размножению, называются промежуточными; их может быть от одного до трех (один – обычно брюхоногий моллюск).

Половозрелые особи производят гигантское количество яиц (да 20000 в день). Каждая выходящая из яйца личинка размножится в ходе дальнейших бесполовых стадий. Это компенсирует массовую гибель расселительных стадий при случайной их передаче от одного хозяина к другому.

Основные представители трематод и их циклы развития (!)

Classis Trematoda – Класс Сосальщикои

Subclassis Digenea – Подкласс Двуустки

Ordo Echinostomida – Отряд Эхиностомиды

Species *Fasciola hepatica* – Печеночный сосальщик

Строение печеночного сосальщика типичное для трематод. (!)

Марита → оплодотворенные яйца с фекалиями → вода → мирацидий → малый прудовик → спороциста → партеногенез → редия → партеногенез → редия/церкарий → адолескарий → окончательный хозяин → марита.

Ordo Plagiorchiida – Отряд Плагиорхииды (!)

Species *Opisthorchis felinus* – Кошачья двуустка

Вызывает описторхоз. Основной хозяин – кошка, собака, человек. (!)

Марита → оплодотворенные яйца с фекалиями → вода → моллюск битиния → мирацидий → спороциста → партеногенез → редия → партеногенез → редия/церкарий → рыба → метацеркарий → окончательный хозяин → марита.

Species *Dicrocoelium lanceatum* – Ланцетовидный сосальщик (!)

Вызывает дикроцелиоз у овец. Паразитирует в печени. (!)

Марита → оплодотворенные яйца с фекалиями → почва → сухопутные улитки → мирацидий → спороциста → церкарии → внешняя среда → муравьи → головной мозг → метацеркарии → окончательный хозяин → марита.

Ordo Strigeida – Отряд Стригеиды (!)

Species *Schistosoma haematobium* – Шистосома кровяная

Обитает в венах почек и мочевого пузыря. Вызывает у человека опасное (иногда – смертельное) заболевание шистосомоз. Раздельнополы, между ними возникает тесная взаимосвязь: у самца по всей длине тела проходит вентральный желоб, в которой помещается более тонкая самка. Взрослых животных часто обнаруживают именно в такой ассоциации. (!)

Цикл развития шистосом, паразитирующих в человеке в общем схож (!): Марита → оплодотворенные яйца с мочой или калом → вода → мирацидий → моллюск → спороциста → церкарий → кожа → кровяное русло → сосуды мочеполовой системы → марита.

Шистосоматоз – тяжелое заболевание, которое изнуряет человека и может привести к летальному исходу. Проникновение «яиц» через стенку кишечника и мочевого пузыря, случайный занос «яиц» в различные органы и пребывание развивающихся паразитов в легких и печени могут стать причиной острого воспаления, некроза или соединительнотканного перерождения тканей, что зависит от интенсивности заражения хозяина. Ответная иммунная реакция организма на появление «яиц», как правило, выражена более остро, чем на шистосомул и взрослых особей. В эндемичных для шистосом районах (!) процент заражения населения исключительно высок. В целом на Земле одним из трех видов *Schistosoma*

(*Sch. haematobium*, *Sch. mansoni*, *Sch. japonicum*) заражено приблизительно 300 млн. человек.

Другие представители шистосоматид заражают различных птиц и млекопитающих, в том числе домашних животных. «Чесотка купальщиков» (!) представляет собой раздражение, вызванное проникновением под кожу человека церкариев кровяных сосальщиков, паразитирующих в птицах.

ЛЕКЦИЯ 15 КЛАСС ЛЕНТОЧНЫЕ ЧЕРВИ (CESTODA)

1 *Общая характеристика ленточных червей*

2 *Особенности строения цестод*

3 *Основные представители и их циклы развития*

1 Общая характеристика ленточных червей

Ленточные черви наряду с сосальщиками являются эндопаразитами человека и животных. Насчитывается около 3000 видов этих червей.

Представители класса приспособились к паразитированию в кишечнике позвоночных, и стали самой специализированной группой Plathelminthes. Имеют ряд особенностей (!):

1) Редуцирована пищеварительная система (окружены химусом в кишечнике хозяина).

2) Тегумент покрыт микроскопическими выростами, увеличивающими его поверхность, содержит большое количество митохондрий (активный транспорт) и приобрел способность к непосредственной абсорбции пищи. На поверхности тегумента также может происходить переваривание пищи с помощью ферментов хозяина (мембранное пищеварение).

3) Имеют сложно устроенный орган прикрепления – сколекс с присосками и крючьями – удерживает червя в потоке пищи, создаваемом кишечной перистальтикой.

4) Слабо развита нервная система и органы чувств.

5) Хорошо развита половая система.

2 Особенности строения цестод

2.1 Внешнее строение (!)

Тело ленточных червей бледно-желтого, чаще белого цвета в связи с обитанием в длинном трубчатом пространстве с движущейся пищевой средой имеет вид узкой длинной ленты, чаще всего разделенной на отдельные членики – *проглоттиды* (!). Тело подразделяется на *головку*, или *сколекс* (!), которая имеет различные органы прикрепления к стенкам полых органов хозяина: это могут

быть как присоски (бычий, или невооруженный цепень), присоски с дополнительным венчиком крючьев (свиной, или вооруженный цепень), щелевидные присоски – *ботрии* (широкий лентец) или даже грозди ботрий – *ботридии* (гвоздичник). Кроме сколекса тело цестод имеют *шейку*, продуцирующую новые членики и собственно тело, или *стробилу*. Членики отпочковывающихся вблизи сколекса, созревают и постепенно отделяются на противоположном конце тела в виде мешочков, набитых яйцами. В средней части этого цикла в них развивается половая система.

Реже встречаются цестоды с нерасчлененным телом.

2.2 Внутреннее строение цестод

Кожно-мускульный мешок. Его строение сходно с таковым у трематод и моногеней. Тело покрыто тегументом (!), состоящим из погруженного эпителия с микротрихиями на поверхности (всасывание пищи из кишечника хозяина). Наружный слой тегумента подстилает мембрана, под которой располагаются мышцы.

Не следует думать, что раз ленточные черви прочно прикреплены сколексом, они не могут передвигаться внутри кишечника хозяина. Их мускулатура под тегументом состоит из кольцевых и продольных, а в паренхиме – из продольных, поперечных и дорсовентральных волокон.

Кровеносная система у лентецов, как и у всех плоских червей, отсутствует, а дыхание в связи с образом эндопаразитической жизни – анаэробное. В паренхиме у цестод содержится много гликогена, расходуемого при анаэробном дыхании.

Выделительная система цестод (!) также протонефридиального типа и представлена парой каналов, которые у молодых червей начинаются с заднего конца тела, проходят по бокам вперед до сколекса, где поворачивают в обратном направлении, образуя в последнем членике мочевой пузырь, который затем обрывается вместе со зрелой проглоттидой и больше не восстанавливается.

Более широкие нисходящие части каналов соединены между собой поперечными каналами, расположенными вдоль задней стенки члеников.

Нервная система у ленточных червей ортогонального типа, в сколексе расположено переднее скопление нервной ткани (мозговой ганглий), от которого отходят два латеральных ствола, тянущиеся назад вдоль всей стробилы. Могут присутствовать дорсальные, вентральные и дополнительные латеральные стволы, а также связывающие продольные стволы кольцевые комиссуры.

В коже цестод располагаются осязательные и хеморецепторные клетки.

Половая система цестод гермафродитного типа и развита значительно лучше всех других систем этих животных, что связано с паразитическим образом жизни и повышением плодовитости (!).

Мужская половая система представлена мелкими семенниками, которые рассредоточены по всей поверхности паренхимы проглоттиды. От семенников отходят тонкие семявыносящие протоки, которые сливаясь, образуют семяпровод. Он в свою очередь проходит через совокупительный орган.

Женская половая система состоит из крупного двулопастного яичника, от которого отходит яйцевод, впадающий в оотип. В оотип впадают также протоки желточника и скорлуповых желез. С половой клоакой оотип соединен посредством влагалища. Кроме того, от оотипа отходит мешковидная матка, которая может быть как слепозамкнута (цепни), так и открыта (лентецы).

Оплодотворение у мелких видов цестод перекрестное, у крупных видов, как у солитеров, широкого лентеца, которые встречаются в кишечнике хозяина поодиночке, происходит перекрестное оплодотворение между члениками, соединяющимися половыми клоаками. Реже бывает самооплодотворение.

Плодовитость цестод чрезвычайно велика. Так, взрослый бычий цепень может состоять из 700-1000 проглоттид, теряя от 3 до 10 из них в день; по 100000 яиц в каждой, а за всю жизнь (18-20 лет) он может производить около 11 млрд. яиц.

Развитие цестод происходит со сменой хозяев. Яйца взрослой особи (!) обитающей в кишечнике, либо отдельно, либо с оторвавшимися члениками (!) попадают во внешнюю среду.

В яйце развивается шестикрючная личинка – *онкосфера* (!). Иногда она окружается ресничной мембраной (эмбриофором) и в этом случае называется *корацидием* (!). После того, как яйцо проглочено, оболочка яйца разрушается и онкосфера выходит в просвет кишечника, затем пробуравливает его стенку и попадая в кровеносное русло разносится по всему организму. Осев в определенном органе, онкосфера изменяется, превращаясь в личинку следующего типа – *финну* (!), которая представляет собой обычно пузырек размером с небольшую горошину со свернутой внутрь головкой. У ленточных червей в зависимости от вида выделяют различные типы финн:

- *цистицерк* (головка одна);
- *ценур* (головок несколько);
- *цистицеркоид* (головка и хвостовидный задний отдел с личиночными крючьями);
- *процеркоид* (мелкая веретеновидная форма с массивным телом и крючьями на заднем конце);
- *плероцеркоид* (массивная форма с дефинитивным сколексом, но без зародышевых крючьев процеркоида, из которого она развивается);
- *эхинококк* (несколько финн развиваются внутри друг друга).

В дальнейшем финна покоится внутри органа до тех пор пока промежуточный хозяин не будет поглощен основным. Оказавшись

в кишечнике окончательного хозяина, головка выворачивается наружу (!) и финна превращается в молодого цепня. После этого от шейки начинают отшнуровываться молодые членики и, постепенно, вырастает стробила червя.

3 Основные представители и их циклы развития

Заболевания, вызываемые цестодами, называются цестодозами. К наиболее опасным для человека и животных относятся такие цестоды, как широкий лентец (*Diphyllobothrium latum*), бычий солитер, или невооруженный цепень (*Taeniarhynchus saginatus*), свиной солитер, или вооруженный цепень (*Taenia solium*), эхинококк (*Echinococcus granulosus*), альвеококк (*Alveococcus multilocularis*), карликовый цепень (*Hymenolepis nana*). (!)

Classis Cestoda – Класс Ленточные черви, или Цестоды

Subclassis Nephroposticophora – Подкласс Нефропостиикофоры

Ordo Cyclophyllidea – Отряд Цепни

Species *Taeniarhynchus saginatus*, *Taenia solium*, *Echinococcus granulosus*, *Alveococcus multilocularis*, *Hymenolepis nana*

1) *Taeniarhynchus saginatus*

Морфологически характеризуется тем, что на сколексе у этого вида имеются четыре присоски, крючьев нет. Длина тела достигает 8-12 м, число члеников – более 1000. Зрелые членики (!) продолговатые, матка с 17-35 парами боковых ответвлений. Окончательный хозяин – человек (в кишечнике обитает одна особь паразита, промежуточный хозяин – крупный рогатый скот.

(!) Марита → членики с яйцами → почва и растения → кишечник КРС → онкосфера → кровь → мышцы внутренних органов → финна цистицерк → человек → марита.

2) *Taenia solium* – Свиной, или вооруженный цепень (!)

Длина тела 2-3 м, сколекс имеет четыре присоски и венчик крючьев. Зрелые членики свиного солитера имеют 7-12 ветвей матки. Окончательный хозяин – человек, а промежуточный – свинья.

Марита → членики с яйцами → почва и растения → кишечник свиньи → онкосфера → кровь → мышцы внутренних органов → финна цистицерк (!) → человек → марита.

Человек может быть и промежуточным хозяином если съест яйца с непромытыми овощами. В этом случае финны солитера развиваются в различных внутренних органах человека, в том числе и в печени, сердце, мозге (!), что может привести к тяжелым заболеваниям и даже смерти.

3) *Echinococcus granulosus* – Эхинококк (!)

Взрослый червь невелик и состоит всего из 3-4 члеников и достигает 5 мм длины, но финны червя образуют пузырь, достигающий размеров яблока, а иногда детской головы. Сам цепень живет в тонкой кишке псовых (!), а стадию финны (!) проходит в различных органах (особенно в печени и легких) крупного рогатого скота, овец, свиней, реже лошадей, кроликов, а также и человека.

Марита → яйца → почва, растения, шерсть → кишечник скота и человека → финна эхинококк → собаки → марита.

4) *Alveococcus multilocularis* – Альвеококк (!)

Похож на эхинококка. Окончательный хозяин – лисицы, собаки и кошки. Промежуточный хозяин – мышевидные грызуны (!).

Марита → яйца → почва, растения, шерсть → кишечник мышей → финна → собаки → марита.

Человек может стать промежуточным хозяином альвеококка, заражаясь при контактах с собакой или кошкой, на шерсти которых могут быть яйца альвеококка. Чаще всего финны альвеококка у человека развиваются в дыхательных путях, что может вызывать удушье.

5) *Hymenolepis nana* – Карликовый цепень (!)

Карликовый цепень – длина тела 1-1,5 см, число члеников 100-200. Но в кишечнике их развивается до 1000 экземпляров. Развитие карликового цепня идет без смены хозяина.

Марита → яйца → внешняя среда → человек → кишечник → онкосфера → цистицеркоиды → марита

У людей, зараженных карликовым цепнем, часто наблюдается аутоинвазия – самозаражение.

Ordo Pseudophyllidea – Отряд Лентецы

Species *Diphyllobothrium latum* – Широкий лентец (!)

Один из самых крупных видов цестод – длина его тела достигает 9-12 м, а число члеников 4000. На сколексе две присасывательные щели – ботрии (!). Зрелые членики лентеца в 2-3 раза шире своей длины (!), отсюда название вида – широкий лентец. В зрелых члениках матка с яйцами имеет звездообразную форму. В отличие от солитеров, у лентеца имеется маточное отверстие, через которое яйца попадают в просвет кишечника.

Марита → яйца (!) → вода → корацидий → циклоп (!) → онкосфера → процеркоид → рыба → плероцеркоид (!) → окончательный хозяин → марита. (!)

ЛЕКЦИЯ 16 ТИП БРЮХОРЕСНИЧНЫЕ ЧЕРВИ (GASTROTRICHA) – [СУРС]

- 1 Общая характеристика и морфология брюхоресничных
- 2 Внутреннее строение гастротрих
- 3 Размножение и развитие гастротрих
- 4 Представители брюхоресничных червей

1 Общая характеристика и морфология брюхоресничных

Брюхоресничные, или гастротрихи (от греч. *gaster* – желудок; *thrix* – волос) – это микроскопические черви с ресничным эпителием на брюшной стороне тела, обитающие в морях и пресных водах. Это наиболее примитивная группа круглых червей.

Долгое время среди них были известны только пресноводные виды, достаточно однообразные в морфологическом отношении. Предполагали, что размножаются исключительно партеногенетически. Только в 20-е годы XX века немецкий зоолог А. Ремане обнаружил в морской интерстициали богатую фауну гастротрих, отличающуюся большим разнообразием вариантов строения. Выяснили, что морские виды – гермафродиты и размножаются половым путём. Сейчас известно примерно 430 видов брюхоресничных червей, большинство из которых принадлежат к отряду *Macrodasysida*, остальные – к отряду *Chaetonotida*.

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

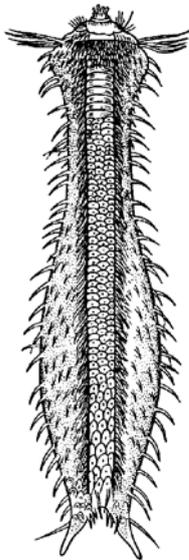


Рис. 1 – Внешний вид *Chaetonotus maximus*

При длине тела 0,1-1 мм гастротрихи относятся к самым мелким представителям Metazoa (рис. 1). Тело уплощено в дорсовентральном направлении и несёт реснички на брюшной поверхности, с помощью которых животные скользят по субстрату (рис. 2). Частично локомоция осуществляется при помощи мускулатуры. Гастротрихи способны очень быстро прикрепляться к субстрату с помощью особых железистых трубочек.

На переднем конце тела есть дополнительные удлинённые латеральные щетинки. Гастротрихи могут плавать при биении ресничек подошвы и боковым ресничкам. Ресничный аппарат (*Chaetonotida*) может использоваться и для улавливания и сбора пищевых частиц.

Клетки эпидермиса могут быть одно- или многоресничными. У некоторых видов реснички в головной области объединяются в мембранеллы (например, *Xenotrichula*, *Pleurodasys*), а на брюшной

поверхности – в цирры (например, *Xenotrichula*). Цирры работают так же, как у инфузорий – обеспечивают очень быстрое передвижение по субстрату.

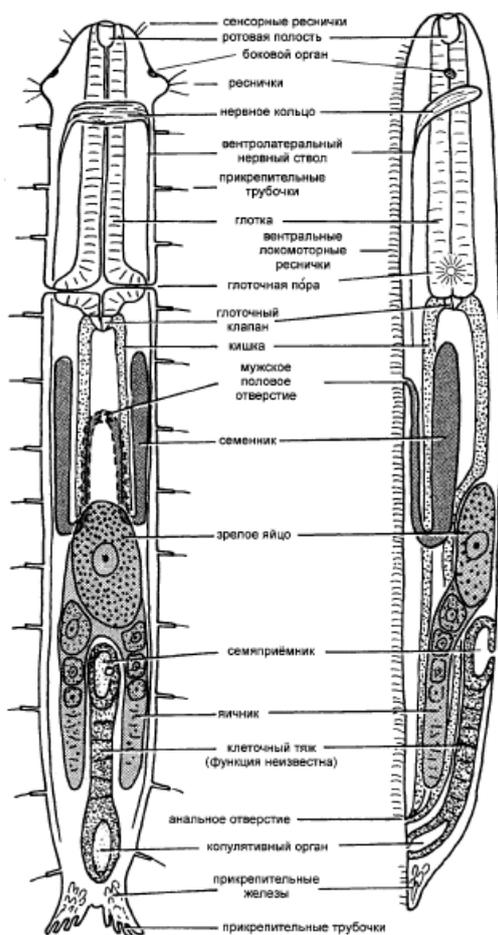


Рис. 2 – Схема строения брюхоресничных

Кутикула в большинстве случаев довольно сильно развита и покрывает все тело, включая локомоторные и сенсорные реснички (встречается только у брюхоресничных). Кутикула гастротрих не содержит хитина и способна растягиваться, не препятствуя изменению формы тела, а также росту.

Несмотря на большое внешнее морфологическое разнообразие, в ультраструктурном отношении кутикула гастротрих достаточно однообразна и подразделяется на:

1) **экзокутикулу** (очень тонкая, состоит из 1-25 пластинчатых слоев толщиной 7-12 нм, которые очень похожи по строению на клеточную мембрану; она покрывает реснички и эндокутикулу).

2) **эндокутикулу** (толщина – 0,1-4 мкм, состоит из нескольких слоев, которые могут включать в себя многочисленные волокна).

Тело многих морских и всех пресноводных видов покрыто кутикулярными чешуями – производные эндокутикулы и могут принимать самые причудливые формы (утолщения, пластины, шипы). Эти образования чаще всего неподвижны, но у некоторых планктонных форм длинные шипы снабжены собственными мышцами и могут двигаться. Чем толще кутикула и сильнее развиты её скульптурные элементы, тем меньше способны соответствующие виды к сокращениям тела. Многие интерстициальные формы имеют относительно тонкую и гибкую кутикулу и способны очень сильно вытягиваться и сокращаться.

Эпидермис гастротрих однослойный и может быть клеточным (*Macrodasysida*) или синцитиальным (за исключением ресничных клеток) – у большинства *Chaetonotida*. Базальная пластинка развита очень слабо или отсутствует. У некоторых интерстициальных видов в нересничных клетках эпидермиса развиваются крупные вакуоли, придающие покровам упругость.

В состав эпидермиса входят специализированные слизистые и прикрепительные железы. Одноклеточные слизевые железы есть

только у представителей отряда *Macrodasysida* и располагаются дорсально и латерально. Прикрепительные железы в большинстве случаев состоят из двух клеток. У *Chaetonotida* они развиты только в хвостовых «ножках», а у *Macrodasysida* всегда присутствуют по бокам и на заднем конце тела и часто также на переднем конце. Железы построены и функционируют по двухкомпонентной схеме: одна из клеток производит клейкий секрет (прикрепление к субстрату), а другая клетка выделяет секрет, разрушающий клеевое соединение. Выводные протоки обеих желёз открываются на вершине общей кутикулярной трубочки, которая может быть связана с одноресничной сенсорной клеткой.

2 Внутреннее строение гастротрих

На поперечном срезе тело гастротрих разделено на три части, или «камеры» (рис. 3): срединную, в которой лежит кишка, и две боковые, заключающие в себе гонады. Кольцевые мышцы стенки тела лежат снаружи, а продольные внутри, но в области глотки мышцы имеют обратное расположение. Мышцы расположены отдельными пучками. Среди них наиболее мощными являются два вентролатеральных продольных тяжа. Из кольцевых мышечных пучков дополнительно развиваются тонкие дорсовентральные мышцы, тесно прилегающие к кишке по бокам.

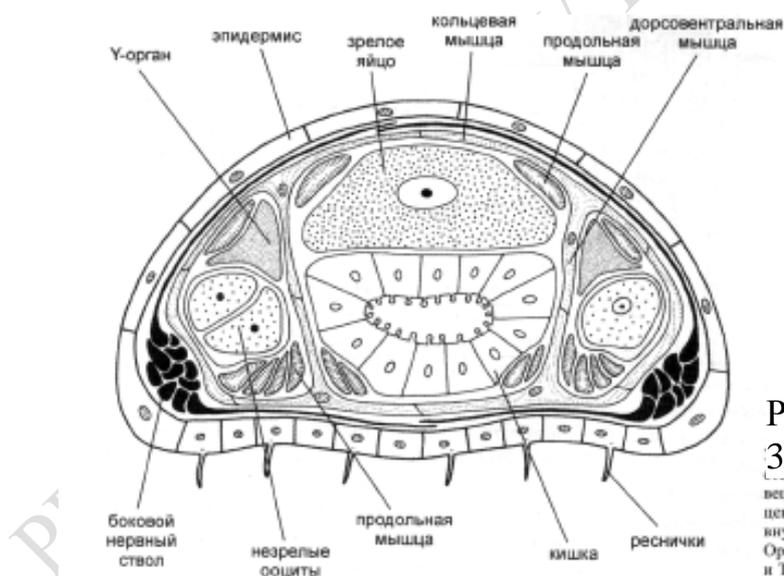


Рис. 3. *Gastrotricha, Macrodasysida*. Схематический поперечный срез. Кишка непосредственно прилегает к дорсальной стенке и таким образом получает питательные вещества, необходимые для образования желтка. Кольцевые и дорсовентральные мышцы разграничивают внутреннюю часть тела на три продольные камеры. Оригинал S. Lorenzen, Киль; по Remane, Rieger, Ruppert и Teichert.

Мышцы в большинстве случаев косоисчерченные, реже (*Dactylopodola, Xenodasys*) – поперечнополосатые. Промежуточные филламенты в эпидермальных клетках передают усилие мышц на кутикулу. У видов, имеющих гибкую кутикулу и лишенных каких-либо других опорных структур, тело укорачивается при сокращении продольных мышц и удлиняется при сокращении кольцевых мышц.

Однако при наличии упругих продольных структур (например, у *Turbanella* это два продольных тяжа клеток, лежащих по бокам кишки и имеющих на поперечном срезе приблизительно треугольную форму – так называемый Y-орган) сокращение продольных мышц вызывает резкое изгибание тела. Тело изгибается, преимущественно, в дорсовентральной плоскости, и таким образом вентральные и дорсальные продольные мышцы могут работать как антагонисты. Поскольку кольцевые мышцы в этом случае теряют свое значение как антагонисты продольной мускулатуры, они довольно слабо развиты у многих гастротрих, а у представителей *Chaetonotida* с особенно толстой кутикулой полностью отсутствуют. У *Xenodasys* осевой опорный тяж из специализированных мышечных клеток располагается на заднем конце тела.

Пищеварительный тракт начинается ртом на переднем конце тела или несколько смещённым вентрально. Через ротовую полость и мускульную глотку пища попадает в кишку, которая открывается анальным отверстием. Ротовая полость в большинстве случаев может расширяться благодаря продольным складкам. Вершины складок у многих видов продолжают в виде тонких шипиков. При питании складки ротовой полости распрямляются, а шипики прижимаются к её стенкам, пропуская пищевые частицы внутрь глотки. У некоторых видов на дне ротовой полости развиваются кутикулярные «зубы».

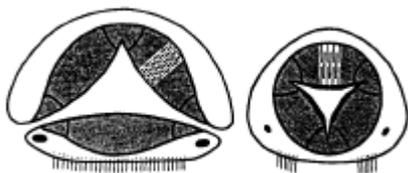


Рис. 4 – Просвет глотки

Просвет глотки на поперечном срезе имеет треугольную форму (рис. 4), причём у *Macrodasysida* одна из вершин треугольника расположена дорсально и две – вентролатерально, а у *Chaetonotida* одна вершина лежит вентрально и две – дорсолатерально. Сходное строение глотки имеют нематоды, лориферы, тихоходки и мшанки.

Трёхлучевое строение глотки позволяет её просвету расширяться при заглатывании пищи. Глотка образована эпителиально-мускульными клетками, которые отделяются от полости тела базальной мембраной, а от просвета глотки – кутикулой. Миофиламенты расположены радиально и у более крупных видов состоят из 2-12 саркомеров, а у мелких форм всего из одного саркомера. Одноклеточные сенсиллы и нервные отростки располагаются между миоэпителиальными клетками. Результаты электронно-микроскопических исследований показывают, что глотка не только доставляет пищу в кишку, но и участвует в её переваривании путём эндоцитоза.

Характерной особенностью гастротрих из отряда *Macrodasysida* является наличие одной пары боковых глоточных пор, через которые просвет глотки сообщается с окружающей средой. Среди дру-

гих групп животных нечто подобное имеется только у полухордовых и хордовых (жаберные щели). Пory служат для удаления лишней воды, попадающей в глотку вместе с пищевыми частицами.

Трубчатая средняя кишка образована однослойным эпителием, который включает в себя также и железистые клетки. Кишка лишена каких-либо придатков. Пищеварение проходит как вне-, так и внутриклеточно. Выстланная кутикулой задняя кишка очень коротка (*Chaetonotida*) либо отсутствует совсем (*Macrodasysida*).

За исключением межклеточных пространств, гастротрихи не имеют какой-либо заполненной жидкостью полости тела. Кровеносная система также отсутствует.

Вся центральная нервная система располагается под эпителием и состоит из церебрального ганглия с окологлоточным нервным кольцом и одной пары вентролатеральных стволов. Клетки продольной мускулатуры посылают иннервационные отростки к нервным стволам.

Все органы чувств гастротрих представляют собой сенсиллы (одна или несколько одноресничных первично-чувствующих клеток), воспринимающие механические, химические или световые раздражители. Они наиболее многочисленны на переднем конце тела. Механорецепторы, в частности сенсорные волоски, состоят всего из одной клетки; парные глазки, которые есть только у немногих видов, состоят из 1-2 клеток. Несколько сенсорных клеток (до 20) могут располагаться в парных органах чувств, расположенных по бокам на переднем конце тела. Эти органы крайне разнообразны по строению, а у некоторых видов очень похожи на боковые органы нематод (амфиды).

Органы выделения представлены протонефридиями. У *Macrodasysida* имеется от 1 до 6 пар, а у *Chaetonotida* чаще всего только 1 пара нефридиев. Каждый нефридий отдельно открывается во внешнюю среду и состоит из одной или нескольких одножгутиковых терминальных клеток (циртоцитов) и общей канальцевой клетки, которая выполняет также функцию обратного всасывания.

Большинство гастротрих – гермафродиты, а продвинутые формы (многие *Chaetonotida*) представлены только самками. Гонады в большинстве случаев парные. Семенники расположены впереди, причём зародышевые клетки лежат спереди от зрелых сперматозоидов, а яичники – в задней части тела. У пресноводных форм (*Chaetonotida*) семенники очень мелкие, если вообще присутствуют. У *Macrodasysida* могут присутствовать семяприёмник и копулятивный орган.

Созревающие и зрелые ооциты всегда располагаются в средней части тела, тесно прилегая к кишечному эпителию, из клеток которого они получают питательные вещества, необходимые для образования желтка. Там же происходит оплодотворение яиц в случае полового размножения.

3 Размножение и развитие гастротрих

Зрелые яйца почти у всех видов выводятся через разрыв стенки тела на спинной (*Macrodasysida*) или брюшной (пресноводные *Chaetonotida*) стороне. Только у некоторых пресноводных форм, имеющих сильно скульптурированную кутикулу, яйца выводятся через особую половую пору.

Способы переноса спермы при копуляции очень разнообразны. В зависимости от вида, семенники либо сообщаются с копулятивным органом, либо открываются отдельно от него; в последнем случае копулятивный орган сначала захватывает собственную сперму, а затем переносит её в тело партнёра. Опять же в зависимости от вида, сперматозоиды либо внедряются в тело партнёра и затем попадают в семяприёмник, либо прикрепляются к нему снаружи в виде сперматофоров.

До появления спермиев каждая особь откладывает несколько диплоидных летних яиц с тонкой оболочкой, которые развиваются партеногенетически без мейоза. Последними откладываются 1-2 покоящихся яйца с толстой оболочкой; пока неизвестно, оплодотворяются эти яйца или также развиваются партеногенетически.

Развитие прямое. Дробление полное, билатеральное. У пресноводных гастротрих клеточные деления происходят, по-видимому, только во время эмбрионального развития; у *Macrodasysida*, напротив, митозы возможны и после выхода из яйца. Развитие эмбриона в благоприятных условиях занимает один-два дня у пресноводных *Chaetonotida* и одну-две недели у *Macrodasysida*.

Гастротрихи способны к регенерации. Процесс регенерации включает в себя деление клеток и их последующую дифференцировку.

4 Представители брюхоресничных червей

Phylum Gastrotricha – Тип Брюхоресничные

Classis Chaetonotoidea – Класс Хетонотоидеи

Ordo Chaetonotida – Отряд Хетонотиды

Species *Chaetonotus maximus* – *Хетонотус гигантский*

Пресноводные и морские, обычно веретенообразны, лишены глоточных пор; если присутствуют прикрепительные трубочки, то только сзади; могут размножаться партеногенетически.

Ordo Macrodasysida – Отряд Макродазииды

Species *Dactylopodola baltica* – *Дактилоподоля балтийская*

Исключительно морские, ремневидные, глотка перфорирована двумя порами, служащими для вывода воды, поступившей внутрь в процессе питания.

ЛЕКЦИЯ 17 ТИП НЕМАТОДЫ (NEMATODA). ТИП КОЛОВРАТКИ (ROTIFERA)

1 Особенности организации нематод

2 Циклы развития нематод – основных паразитов человека

3 Основные особенности коловраток

1 Особенности организации нематод (!)

Тип Нематоды (от греч. *neta* – нить; *eidos* – форма) – это одна из групп, добившихся наибольшего успеха в животном царстве. Описано более 15000 видов, но считают, что их около 1000000. В отличие от других типов это не связано с морфологическим разнообразием, а с условиями обитания. Размеры нематод колеблются от микроскопических до 1 м и более (паразиты китообразных).

Специфические признаки нематод (!):

1) Билатерально симметричные, червеобразные формы с тенденцией к радиальной симметрии вокруг продольной оси.

2) Тело трёхслойное, с тканями и органами. Гиподерма образует 4 валика.

3) Имеется сложная кутикула (!).

4) Продольная мускулатура разделена на четыре зоны. Кольцевые мышцы в стенке тела отсутствуют.

5) Полость тела – псевдоцель, обычно развивается из бластоцеля.

6) Пищеварительная система – сквозной кишечник (3 отдела).

7) Нервная система – ортогон.

8) Поперечный срез представляет собой круг; полостная жидкость всегда находится под большим давлением (гидростатический скелет).

9) Кровеносной системы нет, дыхание анаэробное.

10) Выделительная система без клеток с ресничным пламенем или нефридиев. Экскреторные трубочки в одной или нескольких клетках-*ренеттах*.

11) Дробление яйца не спиральное и нерадиальное, но сильно детерминированное, с Т-образным расположением клеток на стадии четырех бластомеров.

12) Развитие прямое, но у паразитических форм может быть стадия инвазионной личинки – *микрофиллярии*.

13) Характеризуются постоянством клеточного состава, регенерация отсутствует.

Нематода представляет собой «трубку в трубке», заостренную с обоих концов и круглую в сечении (!). Тело покрыто толстой кутикулой (до 10 слоев), выделяемой гиподермой, которая представлена клеточным синцитием. Гиподерма образует изнутри четыре продольных валика: два боковых (расположены каналы выделительной системы).

тельной системы), спинной и брюшной (проходят продольные тяжи нервной системы). Под гиподермой находится продольная мускулатура в виде четырех лент между валиками гиподермы. Мышечные клетки нематод подходят к нервным тяжам.

Полость тела – *псевдоцель*, или *схизоцель* хорошо развита и выполняет кроме транспортной функции и опорную. В полости поддерживается высокий тургор полостной жидкости из валериановой, капроновой и других кислот, что в сочетании с продольной мускулатурой способствует передвижению червей в субстрате.

Пищеварительная система нематод представлена сквозным кишечником из трех отделов:

- а) передняя кишка (эктодермальная, состоит из ротовой полости, глотки, пищевода);
- б) средняя кишка (энтодермальная);
- в) задняя кишка (эктодермальная).

Нервная система (!) ортогональная и состоит из окологлоточного ганглиозного кольца и двух стволов – спинного и брюшного. Органы чувств представлены осязательными, обонятельными клетками:

- головные папиллы (сосочки);
- амфиды (хемочувствительные ямки, часто связанные с передними амфидными железами);
- щетинки (головные и соматические);
- хвостовые папиллы и спикулы;
- глазки и фазмиды (сенсорные ямки, похожие на амфиды, расположенные в хвостовом отделе).

Выделительная система нематод особая и состоит из 1-2 гиподермальных желез (!). Продольные выделительные каналы залегают в боковых валиках гиподермы. У переднего конца тела имеется поперечный канал, соединяющий продольные выделительные каналы и открывающийся порой наружу. Функцию почек накопления выполняют 1-2 пары фагоцитарных клеток, расположенных около выделительных каналов.

Нематоды раздельнополы, часто с выраженным половым диморфизмом (самец меньше самки и с закрученным задним концом).

Мужская половая система представлена одним нитевидным семенником, переходящим в семяпровод, который впадает в более толстый семяизвергательный канал. Последний впадает в задний отдел кишечника, а анус выполняет функцию клоаки. Около клоаки у самцов расположены *совокупительные спикулы*. Спермии нематод без жгутиков и передвигаются амебоидными движениями.

Женская половая система представлена парными яичниками в виде тонких нитей. От них отходят яйцеводы, которые переходят в толстые каналы – матки, они, в свою очередь, сливаются в непарное влагалище, открывающееся половым отверстием на брюшной стороне в передней трети тела на особом перехвате – пояске.

Размножение только половое или партеногенетическое, оплодотворение внутреннее. Самки откладывают яйца или рожают личинок. Личинки во время роста линяют, сбрасывая кутикулу. После последней линьки они развиваются в молодых самцов и самок. Как правило, развитие происходит без метаморфоза и личинки похожи на взрослых особей. У паразитов развитие обычно протекает без смены хозяев, хотя есть и исключения.

Паразитизм возникал в филогенезе нематод неоднократно. Этому способствовали некоторые основные черты организации типа, а именно:

- 1) сложная непроницаемая и прочная кутикула;
- 2) внутреннее оплодотворение и способность производить высокоустойчивые к внешним воздействиям яйца;
- 3) микрофагия, т. е. питание мелкодисперсным материалом;
- 4) мелкие размеры тела;
- 5) механизмы, необходимые для избегания защитных систем хозяина.

Паразитические нематоды подразделяются на экологические группы (!):

- геогельминты (часть жизненного цикла происходит в наружной среде;
- биогельминты (развитие происходит только в организме одного или нескольких хозяев).

2 Циклы развития нематод – основных паразитов человека

Phylum Nematoda – Тип Круглые черви, или Нематоды (!)

Classis Secernentea – Класс Сецернентеи

Ordo Ascaridida – Отряд Аскариды

Species *Ascaris lumbricoides* – Аскарида человеческая

Вызывает аскаридоз. Взрослые паразиты обитают в тонких кишках человека. Самки достигают 40 см в длину, а самцы 25 см. Самка продуцирует до 200 тыс. яиц в сутки. Вред, наносимый человеку, состоит в поедании полупереваренной пищи и в интоксикации организма хозяина (продукты анаэробного обмена паразитов всасываются стенками кишечника, и попадают в кровь, вызывая малокровие и глубокое отравление).

(!) Взрослая особь → яйца с фекалиями → кишечник → личинка → кровь → легкие → ротовая полость → вторичное заглатывание → тонкий кишечник → взрослая особь.

Ordo Strongylida – Отряд Стронгилиды (!)

Species *Ancylostoma duodenale* – Свайник 12-перстной кишки

Свайник двенадцатиперстной кишки, или анкилостома отно-

сится к нематодам, у которых в ротовой полости имеются кутикулярные зубцы. Крупное ротовое отверстие смещено на брюшную сторону, отсюда еще одно название паразита – кривоголовка.

Паразитирует в тонких кишках человека, особенно часто в двенадцатиперстной кишке. Внедряется в стенку кишечника, вызывая изъязвления слизистой.

(!) *Кожная инвазия:* взрослая особь → яйца с фекалиями → кишечник → личинка → кровь → легкие → ротовая полость → вторичное заглатывание → тонкий кишечник → взрослая особь.

Оральная инвазия: взрослая особь → яйца с фекалиями → кишечник → взрослая особь.

Ordo Oxyurida – Отряд Оксиуриды **(!)**

Species *Enterobius vermicularis* – Острица детская

Детская острица паразитирует в толстой и задней кишке человека, чаще всего у детей. Это мелкие белые червячки (5-10 мм), самцы мельче самок. Самки выползают ночью из задней кишки и откладывают яйца на кожу вокруг ануса.

(!) Взрослая особь → яйца около ануса → грязные руки → кишечник → взрослая особь.

Ordo Spirurida – Отряд Спируриды **(!)**

Species *Dracunculus medinensis* – Ришта

Ришта – паразитическая нематода человека, развивающаяся со сменой хозяев, распространена в южных районах Азии, в Африке. Самка ришты достигает 120 см в длину при диаметре 1-1,7 мм, самцы неизвестны. Она развивается обычно на ногах в соединительнотканном слое кожи, образуя крупное затверждение, которое затем вскрывается.

(!) Взрослая особь в язве → вода → личинки → рачки-циклопы → кишечник человека → лимфатические сосуды → подкожная клетчатка → язва → взрослая особь.

Species *Wuchereria bancrofti* – Нитчатка Банкрофта **(!)**

Нитчатка Банкрофта вызывает у человека вухерериоз (слоновью болезнь), распространенную в тропиках и субтропиках. Взрослые нитчатки чаще всего встречаются в лимфатических железах и сосудах.

Самки производят громадное количество личинок, каждая около 0,3 мм длиной. Это – «ночные микрофилярии», так как появляются по ночам в периферических сосудах крови, на день же уходят в глубь тела и держатся в легочных сосудах, сердце и почках. Это связано с особенностями передачи паразитов, которая происходит через промежуточных хозяев (различных кровососущих дву-

крылых). Человек – единственный окончательный хозяин *Wuchereria bancrofti*. Переносчики возбудителя в городах – комары *Culex*, в сельской местности – комары *Anopheles* и *Aedes*.

(!) Взрослая особь → филярии → кровь и лимфа → комар → желудок комара → рост филярий → филярии в хоботке комара → кровь → лимфа → взрослая особь.

Classis Adenophorea – Класс Аденофореи (!)

Ordo Enoplida – Отряд Эноплиды

Species *Trichocephalus trichiurus* – Власоглав

Название «власоглав» связано с утонченным головным отделом, которым червь внедряется в стенку кишечника.

Длина тела самцов 30-40 мм, а самок – 35-50 см. Яйца власоглавы развиваются во влажной почве и в воде. Паразитируют в слепой кишке и являются причиной расстройств пищеварения, анемии, а иногда и аппендицита. Развитие власоглава сходно с таковым у аскариды.

Species *Trichinella spiralis* – Трихинелла спиральная (!)

Трихинелла относится к биогельминтам. Самки достигают 3-4 мм длины, а самцы – 1,5 мм. Хозяином трихинеллы могут быть свиньи, крысы и человек (!). Заражение происходит при поедании личинок трихинеллы с зараженным мясом. Крысы и свиньи могут поедать мясо друг друга, а человек заражается при употреблении зараженного трихинеллой свиного мяса.

(!) Взрослая особь → личинки → лимфа кишечника свиньи → кровь → мышцы → личинки в капсулах → кишечник человека → взрослая особь.

3 Основные особенности коловраток

Коловратки (!) (от лат. *rota* – колесо; *ferre* – нести) – одни из самых мелких животных, редко достигают в длину 3 мм. Их тело состоит из небольшого, строго определенного числа клеток, а точнее сказать – ядер, так как многие ткани синцитиальные.

Специфические признаки коловраток (!):

1) Билатерально симметричные животные. Тело трехслойное, с тканями и органами.

2) Венчик ресничек в передней части тела состоит из преорального и посторального поясков. Часто они образуют два колесовидных ресничных органа – *коловращательный аппарат*.

3) Пищеварительная система с передним ртом, сложным челюстным аппаратом, мускулистой глоткой и задним анусом, открывающимся в общую с уриногенитальной системой клоаку.

4) Гиподерма с небольшим фиксированным числом ядер; в ее состав входит внутриклеточная кутикула, часто утолщенная и образующая футляр или панцирь.

5) Тело не сегментировано.

6) Протонефридиальная выделительная система.

7) Кровеносной системы и органов дыхания нет.

8) Полость тела – псевдоцель.

9) Раздельнополые животные, но во многих случаях самцы редки или отсутствуют совсем, если есть, почти всегда карликовые.

10) Развитие прямое, следует за модифицированным спиральным дроблением. После завершения эмбриогенеза ядерных делений не происходит.

Phylum Rotifera – Тип Коловратки (!)

Classis Eurotatoria – Класс Настоящие коловратки

Subclassis Bdelloidea – Подкласс Пиявковидные коловратки

Ordo Philodinida – Отряд Филодинида

Species *Rotaria citrine*

Специализированные особенности коловраток проявляются в образовании ложной кутикулы, поперечнополосатой мускулатуры, коловращательного аппарата и особого жевательного желудка – *мастакса*.

(!) *Весна*: диплоидные яйца → партеногенетические амиктические (не спаривающиеся) самки → неоплодотворенные яйца → аутогамия → диплоидные партеногенетические самки → мелкие неоплодотворенные яйца → самцы.

Осень: спаривание самцов с миктическими (спаривающиеся) самками → оплодотворенные яйца с плотными оболочками, которые зимуют.

РЕПОЗИТОРИЙ

ЛЕКЦИЯ 18 ТИП СКРЕБНИ (АСАНТОСЕРНАЛА), ГРУППА ТИПОВ ГОЛОВОХОБОТНЫЕ (СЕРНАЛОРНУНСНА), ТИП НЕМЕРТИНЫ (NEMERTINI)

- 1 Особенности организации скребней
- 2 Строение головохоботных
- 3 Характеристика немертин

1 Особенности организации скребней (!)

Тип Скребни, или Акантоцефалы (от греч. *akantha* – шип; *kephale* – голова) включает в себя один класс животных-паразитов с таким же названием, которых насчитывается порядка 500 видов.

Половозрелые особи обитают в кишечнике позвоночных животных, а личинки – в теле беспозвоночных. Тело скребней (!) имеет веретенообразную форму и условно делится на хоботок и туловище. Хоботок полый внутри и снабжен целым рядом крючьев, при помощи которых он прикрепляется к кишечнику хозяина. Этот хоботок в состоянии втягиваться внутрь тела наподобие пальца перчатки при помощи специальных мышц-ретракторов.

Тело скребней круглое в поперечнике, покрыто кутикулой, которую выделяет гиподерма в виде синцития. Подстилающая гиподерму мускулатура, в отличие от нематод не только продольная, но и кольцевая. Первичная полость тела хорошо развита.

Пищеварительная система у скребней в связи с паразитическим образом жизни отсутствует, и они питаются сапрофитно, всасывая полупереваренный химус из кишечника хозяина через покровы тела.

Нервная система скребней представлена, как и у всех первичнополостных, в виде ортогона с хорошо развитым окологлоточным ганглием и боковыми стволами.

Выделительная система обнаружена только у небольшого числа видов, у которых представлена хорошо выраженными прото-нефридиями.

Скребни раздельнополы с ярко выраженным половым диморфизмом. Половые железы парные и их развитие связано с определенным тяжем – *лигаментом*. Развитие яйца протекает в теле самки до полного созревания личинки и к этому времени яйцо приобретает веретеновидную форму (!), а его оболочка становится многослойной и твердой. Незадолго до окончания развития яйцо отделяется от яйцевого комка. Развитие происходит с метаморфозом и сменой хозяев.

У ряда видов оболочка яйца содержит сахара, которые служат приманкой для промежуточных хозяев. В кишке промежуточного хозяина (членистоногого) из яйца выходит личинка – *акантор*, которая активно проникает в стенку кишки и далее, через несколько

недель, в полость тела хозяина. Гемоциты хозяина реагируют на личинку как на инородное тело, образуя вокруг неё тонкую капсулу. Внутри неё акантор превращается в *акантеллу* (имеет втяжной хоботок). Полностью развитая акантелла – *цистакант*. Эта личинка продолжает питаться за счёт промежуточного хозяина, но не развивается до поедания промежуточного хозяина основным. Тогда цистакант выходит из капсулы и прикрепляется хоботом к стенке кишки окончательного хозяина, превращаясь во взрослую особь.

Phylum Acanthocephala – Тип Скребни (!)

Classis Archiacanthocephala – Класс Древние скребни

Ordo Oligacanthorhynchida – Отряд Олигоаканторинхи

Species *Macracanthorhynchus hirudinaceus* – Скребень гигантский

Гигантский скребень имеет тело длиной 25 см и паразитирует в кишечнике свиней. Оплодотворенные самки продуцируют яйца, которые с фекалиями попадают в почву, где созревают и в них развиваются эмбрионы личинок. В дальнейшем яйца скребней должны быть проглочены личинками крупных пластинчатоусых жуков (майских хрущей, бронзовок или мраморных хрущей). Свиньи затем поедают этих личинок разрывая почву (порои кабана).

2 Строение головохоботных (!)

Головохоботные являются довольно разнообразная группа животных, которые в то же время характеризуются рядом общих особенностей (!):

- передний конец тела превращен во втягивающийся хоботок;
- в эмбриогенезе из бластопора образуется анус, а рот формируется вторично; т.е. по этому признаку головохоботные сходны со вторичноротыми (иглокожими и хордовыми);
- имеется кутикула;
- выделительная система – протонефридии;
- развитие прямое и с метаморфозом.

Группа включает в себя следующие типы, которые ранее считались классами:

- 1 Киноринхи (Kinorhyncha),
- 2 Приапулиды (Priapulida)
- 3 Волосатики (Nematomorpha).

Тип Киноринхи (Kinorhyncha). (!) Киноринхи (от греч. *kinema* – движение; *rynchos* – рыло) – это морские червеобразные организмы размером от 0,18 до 1 мм длиной, которые ведут донный образ жизни. В мире известно около 130 видов

Тело состоит из 3 отделов (головной, шейный и туловищный) и покрыто достаточно твердой кутикулой. Она образует своеобразные венчики с выступающими шипиками в виде своеобразных сегментов. Каждый сегмент такой наружной сегментации кутикулы называется *зонитом*. Тело состоит из 13 зонитов (голова, шея и 11 зонитов туловища). Подобная членистость обеспечивает подвижность животного.

Тело покрыто однослойной гиподермой, выделяющей кутикулу. Мышцы поперечнополосатые, что несвойственно остальным первичнополостным животным, представлены отдельными пучками. Первичная полость тела развита хорошо. Нервная система – ортогон. Имеются глаза инвертированного типа, как у ресничных червей. Выделение осуществляется при помощи пары протонефридов.

Киноринхи раздельнополы. Развитие с метаморфозом. Личинки обладают нерасчлененным телом с короткими волосками на переднем конце.

Phylum Kinorhyncha – Тип Киноринхи (!)

Ordo Cyclorhagida – Отряд Циклорагиды

Species *Zelinkaderes floridensis*

Характерны основные признаки класса. Обитает в тропических морях.

Тип Приапулиды (Priapulida). (!) Приапулиды небольшие морские донные животные (до 10 см), которых насчитывается всего около 10 видов.

Тело можно разделить на 3 части: передний, представлен хоботком с рядами мелких шипиков, туловище и задний в виде хвостового придатка с отростками, которые выполняют функцию кожных жабер.

Покровы представлены однослойной гиподермой, выделяющей тонкую кутикулу. Изнутри гиподерму подстилают два слоя мышц: кольцевые и продольные. Полость тела имеет несколько иное строение, чем у прочих первичнополостных, а именно, отделена слоями эпителия от кишечника и мышц с паренхимой.

Выделительная система и органы чувств у приапулид отсутствуют. Нервная система состоит из окологлоточного нервного кольца и брюшного нервного ствола. Приапулиды раздельнополы. Развитие с метаморфозом. Из яиц выходит личинка превращающаяся во взрослое животное более 20 месяцев.

Phylum Priapulida – Тип Приапулиды (!)

Classis Priapulimorpha – Класс Приапулоподобные

Order Priapulimorphida – Отряд Приапулиморфиды

Species *Priapulus caudatus* – Приапуля хвостатая

Характерна паразитическая эврибионтность. Они обнаружены на глубинах от 0 до 8000 м при солености от 3,7 до 65 промилле. Кроме того, *Priapulid caudatus* способен выносить крайне низкие концентрации кислорода – до 2 мл/л.

Тип Волосатики (Nematomorpha). (!) Волосатики – это многочисленная группа паразитов водных беспозвоночных, которая насчитывает немногим более 200 видов. Обитают большей частью в пресных водоемах.

Тело их длинное и тонкое, «волосовидное» из-за чего они и получили свое название, длиной до 1,5 м.

Покровы представлены однослойным эпителием, который выделяет наружную кутикулу. Под кожным эпителием залегает, как и у нематод, только продольная мускулатура. В схизоцеле присутствует много паренхимы.

Кишечник чаще всего имеется, состоит из трех отделов, но у некоторых видов нередко частично или полностью редуцирован в связи с тем, что взрослые волосатики не питаются и после размножения, отмирают.

Выделительная и кровеносная системы у волосатиков отсутствуют. Нервная система представлена ортогоном в виде окологлоточного нервного кольца и брюшного нервного ствола.

Волосатики раздельнополы. Половые железы и их протоки парные, впадают в заднюю кишку, образуя клоаку. Развитие происходит с превращением и со сменой хозяев. Взрослые волосатики – свободноживущие организмы и после спаривания (!) откладывают в воду яйца, из которых впоследствии вылупляются личинки. Личинка вначале свободно плавает, а затем вбурываются через покровы личинки водного насекомого (стрекозы, поденки, веснянки, плавты и др.) в полость ее тела. Затем после поедания личинки насекомого каким-либо хищным беспозвоночным, например крупным жуком-плавунцом, личинка переходит в его полость тела и там уже формируется взрослый волосатик, который через покровы тела имаго жука выходит в воду. Наземные насекомые заражаются поедая водных личинок насекомых.

Phylum Nematomorpha – Тип Волосатики (!)

Classis Gordioida – Класс Гордиоиды

Ordo Gordea – Отряд Гордеи

Species *Gordius aquaticus* – Волосатик пресноводный

Величиной от 25 до 80 см, но встречаются и до 1 м в длину. Иногда эти очень тонкие черви сплетаются в рыхлые комки, напоминая волосы. Молодые особи беловатого цвета, взрослые черви имеют темную бурю окраску.

3 Характеристика немертин (!)

Немертины (от греч. *Nemertes* – средиземноморская нимфа, дочь Нерея и Дориды) – это морские червеобразные животные длиной до 2 м, очень редко до 30 м. Чаще всего это свободноживущие формы, обитающие в прибрежной зоне морей, реже паразитические, известно около 1000 видов 250 родов.

На переднем конце тела немертин имеется хоботок, который может выворачиваться и нередко вооружен стилетами. По своему образу жизни свободноживущие немертины – активные хищники, которые ловят свою добычу хоботом, а затем заглатывают ртом, находящимся на вентральной поверхности у основания хобота.

Покровы немертин представлены мерцательным эпителием. Под эпителием находится два слоя мышц – кольцевые и продольные. У некоторых видов может быть еще дополнительный слой продольных мышц, находящийся непосредственно под эпителием.

Полость тела, за исключением хоботка, отсутствует, а все промежутки между органами заполнены паренхимой.

Пищеварительная система немертин состоит из трех отделов и заканчивается анусом на заднем конце тела. Как особенность органов пищеварения можно отметить наличие боковых карманов в средней кишке, которые увеличивают объем кишечника.

У немертин имеется кровеносная система, представленная тремя основными сосудами: спинным и двумя боковыми, которые связаны между собой кольцевыми сосудами в переднем и заднем концах тела.

Нервная система немертин в виде ортогона. У свободноживущих немертин органы чувств хорошо развиты и представлены 2-3 парами глазков, обонятельными ямками и осязательными волосками.

Выделительная система представлена протонефридиями, состоящими из двух боковых выделительных каналов, которые открываются наружу выделительными отверстиями.

Немертины раздельнополы. Имеется несколько пар гонад и короткие протоки. Оплодотворение наружное. Развитие с метаморфозом. Имеется планктонная личинка – *пилидий (!)*, покрытая ресничным эпителием.

Phylum Nemertini – Тип Немертины (!)

Classis Anopla – Класс Невооруженные немертины

Subclassis Heteronemertea – Подкласс Гетеронемертеи

Species *Lineus longissimus*

Характерная черта – отсутствие вооружения хоботка. Достигает 10 и даже 30 м в длину при ширине тела не более 1 см. Петлеобразно скручивая свое длинное тело, немертина держится под камнями, подстерегая добычу.

Classis Enopla – Класс Вооруженные немертины (!)
Subclassis Hoplonemertea – Подкласс Гоплонемертеи
Species *Geonemertes agricola*

Наружное отверстие хобота вооружённых немертин объединено с ротовым и, за немногими исключениями, располагается перед головным мозгом. Мышцы стенки тела образуют наружный кольцевой и внутренний продольный слои. Продольные нервные стволы лежат внутри слоя мускулатуры. Морские, бентосные или пелагические формы; есть также пресноводные и наземные представители. У гоплонемертей хобот вооружён одним или несколькими стилетами.

ЛЕКЦИЯ 19. ТИП КОЛЬЧАТЫЕ ЧЕРВИ (ANNELIDA). КЛАСС МНОГОЩЕТИНКОВЫЕ ЧЕРВИ (POLYCHAETA). КЛАСС ПОГОНОФОРЫ (POGONOPHORA)

- 1 Общая характеристика кольчатых червей
- 2 Особенности строения и основные представители многощетинковых червей
- 3 Особенности строения и основные представители погонофор

1 Общая характеристика кольчатых червей

(!) Кольчатые черви, или аннелиды (от лат. *annellus* или *annelus* – уменьшительное от *anulus* – кольцо) – это многоклеточные, двустороннесимметричные трехслойные животные, которые обладают более высокой организацией строения в сравнение с плоскими или круглыми червями. Всего известно около 7500 видов, обитающих в морях, пресных водах и на суше.

Специфические признаки:

- 1) Билатерально симметричные, трехслойные червеобразные животные с хорошо развитыми органами и тканями.
- 2) Тело гомономно сегментировано и делится на: (!)
 - а) головную лопасть, или *простомиум*;
 - б) сегментированное туловище;
 - в) анальную лопасть, или *пигидий*.Простомиум и пигидий отличаются от сегментов тела тем, что не имеют целомических мешков
- 3) Наружный эпителий покрыт кутикулой и несет эпидермальные щетинки, за исключением видов с присосками. (!)
- 4) Под эпителием залегают кольцевые и четыре слоя продольных мышц.
- 5) Мускулистый кишечник состоит из 3 отделов.
- 6) Полость тела – *целом*. Состоит из парных мешков, отделенных собственным эпителием – *мезотелием*. Разделяет структуры

мезодермы. Целомические мешки соседних сегментов отделены друг от друга *септами*, а пара мешков одного сегмента соприкасаются над и под кишкой, образуя в этих местах двухслойную перегородку (*мезентерий*, или *брыжейка*), которая одновременно поддерживает кишку. Между листками брыжеек к кишке подходят кровеносные сосуды и нервы.

Заполнен жидкостью – гидроскелет и осуществляет выделительную и половую функции.

7) Имеют специализированные локомоторные органы – *параподии*.

8) (!) Кровеносная система замкнутая.

9) (!) Нервная система состоит из парных спинных мозговых ганглиев и брюшной нервной цепочки. Спинные доли мозга разделены на передний (протоцеребрум), средний (мезоцеребрум) и задний (дейтоцеребрум) отделы.

10) (!) Органы чувств кольчатых червей разнообразны: зрения (глазки и светочувствительные клетки), осязания, химического чувства, равновесия.

11) У ряда морских форм есть специальные органы дыхания – жабры.

12) Выделительные органы – метанефридии (у личинок – протонефридии).

13) (!) Раздельнополые и гермафродиты, развитие с метаморфозом (личинка – *трохофора*) или прямое.

14) Дробление спиральное, но возможны его модификации и гастрюляция путем эпиболии у форм с богатыми желтком яйцами.

Тип подразделяется на несколько классов:

1 Класс Первичные кольчецы (*Archiannelida*)

2 Класс Многощетинковые (*Polychaeta*)

3 Класс Погонофоры (*Pogonophora*)

4 Класс Малощетинковые (*Oligochaeta*)

5 Класс Пиявки (*Hirudinea*)

2 Особенности строения и основные представители многощетинковых червей

2.1. Внешнее строение

(!) Обширный класс преимущественно морских кольчецов, насчитывающий около 8000 видов. Тело полихет отчётливо делится на головной отдел (простомиум и первый сегмент тела – *перистомиум*), длинное тело с многочисленными сегментами, несущими с каждой стороны параподии, а на заднем конце тела имеется пигидий. У сидячих полихет тело отчётливо разделяется на переднюю часть – *торакс*, и заднюю – *абдомен*. Торакс нередко несёт разветвлённые выросты – жабры и многочисленные ротовые щупальца, размер которых иногда превышает длину тела.

На простомииуме находятся придатки – *антенны*, или *щупальца* (осязательная функция). Кроме антенн на нем располагаются и более крупные щупики – *пальпы* (осязание и направление пищи в рот).

Перистомииум схож с сегментами туловища, но более крупный и лишен параподий. Формируется в онтогенезе путем слияния ротового сегмента (*метастомииума*) с двумя следующими за ним сегментами. На нем расположены усики.

(!) Параподии, расположенные по бокам сегментов туловища представляют собой кожно-мышкульные выросты, несущие твёрдые щетинки. Особенности строения щетинок является важным систематическим признаком в классе полихет. Строение параподий у разных групп полихет может значительно варьировать, но чаще всего изнутри поддерживаются внутренними щетинками – *ацикулами*. Кроме того, над и под параподиями имеются дорсальные и вентральные усики (циррусы) и лопасти. Циррусы выполняют осязательную и обонятельную функции. Дорсальная (спинная) часть двуветвистой параподии – *нотоподия*, а вентральная (брюшная) – *невроподия*. Параподии являются органами чувств и обеспечивают локомоцию червя, поэтому они лучше всего развиты у ползающих форм, при этом у разных видов их строение имеет особенности.

Пигидий имеет конусовидную форму, сужается кзади, на нем находится анальное отверстие и два анальных усика. Перед пигидием находится *пролиферативная зона*, или зона роста – область, где по мере роста червя образуются новые сегменты туловища.

2.2 Внутреннее строение полихет

(!) *Кожно-мышкульный мешок* состоит из однослойного эпителия, в котором могут находиться железистые клетки и расположенных под ним двух слоев мышечных волокон (наружный кольцевой и внутренний продольный). Последний – выстлан мезотелием. Снаружи эпителий выделяет тонкий слой кутикулы. Целомические мешки расположены попарно в каждом сегменте туловища, за исключением простомииума и пигидия.

Пищеварительная система полихет состоит из 3 отделов. (!) Передняя кишка полихет включает в себя *буккальный отдел*, *глотку* и *пищевод*. Буккальный отдел является органом, который помогает червя захватить пищу – при поглощении добычи этот отдел вместе с глоткой выдвигается далеко вперед, выдвигая наружу челюсти в виде двух хитиноидных зубцов.

Продолжением буккального отдела является глотка с мощной мускулатурой и узким просветом. После глотки следует узкий трубчатый пищевод со слюнными железами, переходящий в среднюю кишку.

Средняя кишка имеет широкий просвет и более тонкие стенки. Здесь происходит переваривание пищи и всасывание в кровь и

тканевую жидкость. Сзади средняя кишка переходит в короткую заднюю кишку, оканчивающуюся на пигидии анальным отверстием.

Дыхательная система у некоторых полихет представлена жабрами (!), образованными из разросшегося спинного усика параподии. У остальных газообмен – через всю поверхность тела.

Кровеносная система полихет замкнутая, имеются два главных сосуда: *спинной*, стенки которого сокращаются, и кровь направляется к головному концу, и *брюшной*, который не сокращается и по нему кровь течет в направлении пигидия. Кровеносные сосуды образуют несколько выраженных сплетений, наиболее крупные – кожное и вокруг кишечника. В каждом сегменте спинной и брюшной сосуды соединяются между собой кольцевыми сосудами небольшого диаметра.

Нервная система ганглиозная коннективно-комиссурная и состоит из головного мозга (слившиеся два *церебральных*, или *надглоточных ганглия*), окологлоточных коннектив, охватывающих глотку, и парной брюшной цепочки с попарными ганглиями в каждом сегменте. От нервных узлов и стволов отходят многочисленные нервы, образующие густую сеть в стенках тела и внутренних органов.

Органы чувств хорошо развиты у полихет, ведущих ползающий и плавающий образ жизни, а у сидячих форм они во многом редуцируются:

- осязание (антенны, пальпы, усики параподий);
- химическое чувство (нухальные ямки и чувствительные клетки);
- равновесие (статоцисты);
- зрение (*надмозговые глаза*, а также различно устроенные органы зрения), могут развиваться в других местах кроме простомума (на пальпах, возле анального отверстия и т.д.).

Выделительная система (!) образована нефридиями и в связи с тем, что они расположены практически в каждом сегменте (метамерно) эмунактории полихет называют *метанефридиями*. Каждый из них начинается воронкой – *нефростомом*, обращенной в целомическую полость, затем воронка продолжается в извитой каналец, открывающийся на боковой поверхности соседнего сегмента наружным отверстием – *нефридиальной порой*.

Нефридии выводят из организма жидкие продукты жизнедеятельности червя, твердые вещества обычно не выводятся, а фагоцитируются специализированными клетками мезотелия и некоторых органов (например, стенок сосудов).

У некоторых полихет канальцы нефридия сливаются с половыми протоками, образуя *нефромиксии* или *целомодукты*.

Половая система состоит из гонад, которые у большинства полихет развиваются в каждом сегменте, за исключением головной и анальной лопасти. Все многощетинковые – раздельнополые без

полового диморфизма. Выход гамет из тела червя у разных полихет осуществляется либо через разрыв покровов, либо через специальные половые пути, открывающиеся наружу. Однако у большинства полихет имеются целомодукты. Оплодотворение наружное.

Наряду с половым, у полихет также встречается бесполое размножение, которое выражается в отделении от червя его части, после чего недостающие структуры достраиваются.

Развитие полихет не прямое, с образованием плавающей личинки – *трохофоры*, имеющей пищеварительную систему, органы выделения – парные протонефридии, первичную полость тела. Некоторое время личинка ведет планктонный образ жизни и плавает с помощью ресничек, после чего претерпевает метаморфоз и появляется измененная личинка – *метатрохофора*, которая превращается (метаморфоз) во взрослую полихету.

Phylum Annelida – Тип Кольчатые черви (!)

Subphylum Aclitellata – Подтип Беспоясковые

Classis Polychaeta – Класс Многощетинковые

Subclassis Errantia – Подкласс Бродячие

Ordo Nereimorpha – Отряд Нереисоподобные

Species *Nereis pelagica* – *Нереис*

Длина 10-20 см, водится в Атлантическом, Северном Ледовитом океанах, Северном, Балтийском и Средиземном морях и в северной части Тихого океана. Питаются частью растительной, частью животной пищей. Параподии двуветвистые, щетинки простые. Наблюдаются изменения с наступлением половой зрелости: параподии сильно увеличиваются и изменяются, органы чувств развиваются сильнее, животное начинает вести пелагический образ жизни, а обычно держатся на дне. Эта подвижная половая стадия, которую считали за особый род, получила название *Heteronereis*.

Subclassis Sedentaria – Подкласс Сидячие (!)

Ordo Drilomorpha – Отряд Дрилёморфы

Species *Arenicola marina* – *Пескожил*

Крупные черви (до 25 см), отличаются очень изменчивой окраской (желтоватой, зеленоватой, красноватой). Обитают в Белом, Баренцевом и Черном морях, строят изогнутую норку на плоских песчаных отмелях морского дна, оба конца которой подходят к поверхности грунта. Зарываясь в грунт подобно дождевому червю, пескожил проглатывает песок, который пропускает сквозь кишечник и выбрасывает наружу. Питается гниющими водорослями.

3 Особенности строения и основные представители погонофор

Донные нитевидные морские животные (!), живущие в трубках (выделяется железами эпидермиса) на глубине от 40 до 9000 м. Трубка, которой живёт червь открыта с одного конца, а другим – прикрепляется к субстрату. Размеры варьируют от 5,5 см до 2,5 м. В настоящее время известно около 170 видов.

Тело состоит из четырех отделов: (!)

1) *Протосома* – первый, головной отдел, несет от 1 до 2000 щупалец, совокупность которых подобна бороде (погонофора – «несущие бороду»). Щупальца либо просто прилегают друг к другу, либо спаяны и расположены обычно в несколько рядов. Они богато снабжены капиллярами и выполняют функцию органов дыхания.

2) Второй отдел чуть длиннее, чем головной. Его вид зависит от подкласса:

а) подкласс *Frenulata* (=Perviata). В этом отделе располагается *уздечка* – пара косых кутикулярных ребрышек, служащих для опоры тела на краю устья трубки;

б) подкласс *Vestimentifera* (=Obturata). Этот отдел несет боковые выросты (*вестиментальные крылья*), загибающиеся на спинную сторону.

3) Туловище – третий, самый длинный отдел и состоит из 2 участков, разделенных особыми поясками в виде рядов из зубчатых пластинок:

а) *преаннулярный* (на брюшной стороне расположена чувствительная ресничная полоска);

б) *постаннулярный* (расположены железистые папиллы).

4) *Опистосома* – четвертый, задний отдел, состоит из множества коротких сегментов со щетинками. Служит для закрепления животного в трубке, а у представителей подкласса *Frenulata* – для закапывания червя в грунт по мере роста.

Покровы – однослойный эпителий, выделяющий кутикулу. Под эпителием залегают слой кольцевые и продольные мышцы. Целом хорошо развит, во всех отделах, кроме первого, имеются парные целомические мешки (!). В протосоме лежит непарный подковообразный целомический мешок (левый целом), который поддерживает давление полостной жидкости в щупальцах. Нервная система примитивная – брюшной мозг и нервный ствол. Кровеносная система состоит из спинного сосуда, образующего у основания щупалец мускульное «сердце», брюшного сосуда и хорошо развитой капиллярной системы. «Сердце» у некоторых погонофор окружено перикардием, сместившимся правым мешком целома переднего отдела тела. Кровь красного цвета, содержит гемоглобин.

Органы выделения – целомодукты, одним концом открывающиеся в передний целом, другим – наружу на спинной стороне

Во взрослом состоянии погонофоры не имеют рта, кишечника и анального отверстия. Питание симбиотрофное. В туловищном отделе расположен массивный орган *трофосома (!)*, состоящий из крупных клеток и богато снабженный кровеносными сосудами. Клетки трофосомы содержат множество вакуолей с бактериями. У погонофор, обитающих в районах горячих источников, бактерии принадлежат к группе сероводородокисляющих бактерий. Сероводород и кислород для хемосинтеза к ним транспортируются кровеносной системой. У других погонофор трофосома содержит метано-кисляющие бактерии, а также имеет просвет.

Погонофоры раздельнополые. У самцов в задней части тела располагается пара длинных семенных мешков, от которых отходят парные семяпроводы, открывающиеся на спинной стороне передней границы туловища. Сперматозоиды склеиваются в сперматофоры уплощенной или веретеновидной формы с очень длинной нитью. У самок яичники располагаются в передней части туловища. Зрелые яйца сначала через разрыв яичника попадают в полость тела, а затем по яйцеводам выводятся наружу. Откладываются яйца в передней части трубки, где проходит эмбриональное развитие. Яйца претерпевают спиральное дробление. Развиваются личинки, которые имеют нормально развитый рот и кишечник. В течение нескольких суток они плавают в толще воды с помощью венчика ресничек, затем опускаются на субстрат и ползают по поверхности фунта. Личинки питаются гетеротрофно и заражаются эндосимбионтами. Существует две точки зрения, как это происходит.

1) Погонофоры заражаются ими, заглатывая бактерии из внешней среды, после чего рот и анус у молодых червей редуцируются, а кишечник превращается в орган бактериального питания – трофосому.

2) Симбиотические бактерии проникают в молодых, осевших на дно червей через наружные покровы тела, так как они сначала обнаруживаются под кожей молодых осевших особей, а затем оттуда постепенно проникают в участок мезодермы между спинным кровеносным сосудом и передним кишечником, где и начинает образовываться трофосома.

Classis Pogonophora – Класс Погонофоры (!)

Ordo Canalipalpata – Отряд Каналощупальцевые

Species *Riftia pachyptila* – Рифтия

Длина – 1,5 м, диаметр – 4 см. Обитает в Тихом океане: Галапагосский рифт, восточная возвышенность Тихого океана, глубина обитания 2500 м. Максимальное число жаберных ламелл достигает 334 пар. Самый большой вид среди погонофор и самый большой вид среди глубоководной фауны термальных источников.

ЛЕКЦИЯ 20 КЛАСС МАЛОЩЕТИНКОВЫЕ (OLIGOSCHAETA)

1 Внешнее строение олигохет

2 Внутреннее строение малощетинковых

1 Внешнее строение олигохет

Класс Олигохеты, или малощетинковые черви (от греч. «oligos» – мало и «schaeta» – волосок) насчитывает около 3400 видов. Обитают они в водоемах и в почве (!). Строение малощетинковых в значительной степени отличается от полихет (отсутствуют пальпы и параподии). В то же время щетинки имеются (четыре пучка – два боковых и два брюшных, выходящие наружу прямо из стенки тела), но их мало, а размеры их невелики).

Размеры олигохет варьируют от 0,5 мм до 3 м (австралийский земляной червь).

В теле дождевого червя (!) различают более толстый, с более сильной мускулатурой обычно темнее окрашенный передний (головной) конец тела и более тонкий и более бледный задний (или хвостовой). Задний конец червя к тому же довольно часто бывает плоским. Тело червя начинается простомуиумом. За ним следуют сегменты туловища (110-180). Сегменты передней части тела заметно крупнее задних. Каждый сегмент подразделен на три части двумя неглубокими бороздками (так называемая вторичная кольчатость). Спинная (дорсальная) сторона обычно более выпуклая и темная, а брюшная – и более светлая и плоская.

В передней части тела у взрослых особей имеется утолщение (поясок), которое охватывает 5-12 сегментов. Кожа в этой области содержит большое количество желез, выделяющих питательное вещество для яиц при откладке яйцевых коконов.

Все сегменты, кроме перистомуиума, имеют щетинки, расположенные в четыре двойных ряда, тянущихся вдоль тела червя. Некоторые щетинки крупнее остальных – *половые щетинки*, которые способствуют спариванию червей.

На брюшной стороне тела, впереди от пояска, помещаются половые отверстия: пара мужских (находятся на возвышениях – железистых подушках) и пара женских. Наряду с этим у большинства видов также имеется 2-3 пары пор семяприемников.

2 Внутреннее строение малощетинковых

Кожно-мускульный мешок. Тело олигохет покрыто однослойным эпителием, состоящим из нескольких клеток (!):

а) поддерживающие (выполняют защитную функцию, выделяя тонкую прозрачную пленку, которая покрывает эпителий);

б) железистые:

-слизистые (выделяют слизь на поверхность кутикулы – увеличивает легкость скольжения по субстрату и предохраняет тело от высыхания; образование муфты и яйцевых коконов);

- белковые;

в) камбиальные (клеточный резерв).

Кутикула состоит из двух систем параллельных волокон, пересекающихся друг с другом под прямым углом. Кутикула в течение жизни все время снашивается и возобновляется деятельностью эпителия.

Из особых клеток кожного эпителия образуются также *щетинки (!)*. На поверхности тела выступает лишь наружная часть щетинки, а своим внутренним концом она глубоко погружена в стенку тела и может пронизывать ее насквозь, почти достигая полости тела. Щетинки помещаются в *щетинковых мешках* (врастания внутрь тела кожного эпителия). Щетинки олигохет неодинаковы по форме. Щетинки втягиваются в тело при помощи мышцы *ретракторов* и выталкиваются наружу мышцами *протракторами*.

Под эпителием располагаются в 2 слоя мышечные волокна (!): наружный – кольцевой и внутренний – продольный, более мощный.

Вторичная полость тела обширна и поделена диссепиментами на отдельные камеры в каждом сегменте тела. В отличие от полихет, у олигохет сохраняется лишь брюшной мезентерий (брыжейка кишки), который соединяет кишечник с брюшным кровеносным сосудом и нервной цепочкой, а спинной отсутствует. В целомической жидкости содержатся многочисленные фагоциты, они фагоцитируют чужеродные клетки и твердые частицы.

Рот на переднем конце тела (!) ведет в небольшую ротовую полость, за которой следует мускулистая глотка. В связи с тем, что глотка может не только совершать глотательные движения, но и выворачиваться наружу через широко открытый рот. В толще глоточной стенки и за ее пределами находятся многочисленные железы, протоки которых открываются либо в просвет глотки, либо в особый карман в спинной ее части. Глоточные железы выделяют слизистую жидкость и вещество, переваривающее белки.

Глотка переходит в узкий пищевод. По бокам пищевода находятся 1-3 пары известковых желез (вырабатывают кристаллы углекислой извести). Основная функция – нейтрализация гуминовых кислот. За пищеводом следует значительной ширины зоб, выстланный изнутри кутикулярным эпителием и занимающий 2-3 сегмента. Он имеет тонкие эластичные стенки и хорошо растягивается (накопление проглоченной пищи).

Заканчивается передняя кишка широким мышечным желудком. Внутри он выстлан эпителием с толстой кутикулой, а его стенка со-

стоит из кольцевого и продольного слоев мускулатуры, из которых наиболее развит внутренний (кольцевой) слой. Функция желудка – растирание пищи благодаря сокращениям мощной мускулатуры его стенок. Этому процессу способствуют песчинки, которые находятся в полости желудка.

Следующий отдел пищеварительного тракта – энтодермальная средняя кишка. Она выстлана высоким цилиндрическим мерцательным эпителием, богатым многочисленными одноклеточными железами. По всей длине средней кишки на дорсальной стороне тянется глубокая спинная складка – *тифлозоль* (увеличение переваривающей и всасывающей поверхности кишечника). Снаружи кишки находятся *хлорогогенные клетки* (выделительная функция).

Задняя кишка расположена на последних 10-15 сегментах тела. Она лишена тифлозоля, а ее эпителий имеет реснички. В ней только совершается процесс формирования комочков экскрементов. На пигидии кишечник заканчивается анальным отверстием.

Кровеносная система замкнутого типа (!). Так, также, как и у полихет, вдоль всего тела проходят спинной (над кишечником) и брюшной (под кишечником) сосуды. Спинной сосуд снабжен мощной мускулатурой, которая волнообразными сокращениями гонит кровь от заднего конца тела к переднему. Кроме продольных у олигохет имеются и кольцевые сосуды (только в передней части тела). Эти сосуды снабжены особенно сильной мускулатурой и называются «сердцами».

Непосредственно движение крови осуществляется за счет сократительной деятельности спинного продольного сосуда – в него поступает венозная кровь (обогащена питательными веществами из сосудистого сплетения кишечника) по дорсо-интестинальным сосудам и тифлозоля и артериальная кровь от стенок тела по дорсо-субневральным сосудам. Далее смешанная кровь течет по пульсирующему спинному сосуду к головному концу благодаря клапанам, которые не пропускают кровь обратно.

Сокращаются также и кольцевые сосуды. Они направляют кровь в более тонкий, чем спинной, брюшной сосуд, не способный сокращаться. Часть крови направляется в головной отдел червя, а другая оттекает назад. Из брюшного сосуда кровь поступает в сосудистые сплетения кишечника и кожи (газообмен). После этого кровь направляется в спинной сосуд, и цикл повторяется снова.

Кровь у дождевых червей красная (пигмент *гемокруорин*, растворён в плазме крови).

Дыхательная система в виде отдельных специальных органов или структур у малощетинковых отсутствует. В связи с этим газообмен осуществляется путем диффузии через всю поверхность кожи.

Нервная система олигохет имеет обычное для кольчатых червей строение и в целом представлена парным надглоточным ган-

глием, окологлоточными коннективами и брюшной нервной цепочкой. У наиболее примитивных олигохет брюшные стволы, образующие нервную цепочку, широко расставлены. У дождевого червя есть ряд особенностей, которые мы рассмотрим ниже.

Органы чувств олигохет развиты значительно хуже и представлены чувствительными клетками или их скоплениями (*сенсиллами*) и многочисленными светочувствительными клетками, позволяющими реагировать на свет.

Выделительная система (!) малощетинковых червей, в том числе и дождевого червя, представлена метанефридиями, которые попарно располагаются в каждом сегменте, кроме передних трех. Каждый из них представляет собой извитую трубку, начинающуюся внутри тела отверстием в полость тела, расположенным на головчатом расширении, клетки которого снабжены ресничками. Это воронка метанефридия, или нефростом. Практически сразу за воронкой канал нефридия прободает межсегментную перегородку и проникает в следующий сегмент тела червя. Там он сначала образует сильно извитую тонкую трубку, которая переходит в более широкую среднюю часть нефридия, снабженную ресничками. Затем нефридий, делая несколько петель, переходит в мочевой пузырь, который открывается на брюшной стороне тела нефропорой.

Половая система (!) малощетинковых червей гермафродитного типа и расположены лишь в некоторых сегментах.

Яйца формируются в парных *яичниках*, которые расположены на перегородке между 12-м и 13-м сегментами с брюшной стороны. Окончательно яйца созревают в *яйцевых мешках* (слепые мешковидные выступы межсегментных перегородок). Яйца выводятся наружу через короткие яйцеводы, которые начинаются яйцевыми воронками в 13-м сегменте, затем прободают перегородку между 13-м и 14-м сегментами и открываются на брюшной стороне 14-го сегмента. Яйцевые воронки имеют реснички, при помощи которых яйца улавливаются из яйцевых мешков и выводятся по яйцеводу наружу.

Мужские половые железы – *семенники*. Их две пары и они размещаются на перегородках между 9-м и 10-м сегментами и между 10-м и 11-м. Комплексы будущих сперматозоидов в виде микроскопических комочков попадают в полость тела и оттуда – в *семенные мешки* (объемистые разрастания межсегментных перегородок).

Для выведения сперматозоидов наружу служат *семенные воронки* и *семяпроводы*. Семяпроводы от воронок X-го и XI-го сегментов в XII-м сегменте сливаются друг с другом в одну трубку, которая продолжается до XV-го сегмента, где прободает стенку тела и открывается наружу мужским половым отверстием в виде вертикальной щели.

Одним из важных элементов полового аппарата дождевых чер-

вей являются семяприемники, которые представляют собой полые мешочки, плотно прижатые к стенке полости тела. Протоки семяприемников проходят сквозь толщу стенки тела и открываются наружными порами, располагающимися в межсегментных бороздах. Стенки семяприемников, содержат мускулатуру, под действием которой семенная жидкость может либо всасываться в семяприемник, либо выбрызгиваться из него наружу. Семяприемников у дождевого червя обычно бывает 2 или 3 пары.

В качестве дополнительных органов, обеспечивающих размножение, но не относящихся непосредственно к половой системе является *поясок* и ряд брюшных желез. Клетки эпителия, покрывающие поясок можно разделить на 3 группы:

- слизистые клетки (относительно мелкие клетки, не содержащие зерен);

- клетки оболочки (средней величины, содержат крупные зернышки);

- клетки запасного вещества (огромные мелкозернистые клетки, составляют содержимое яйцевого кокона, служат питанием для развивающихся эмбрионов).

Помимо железистых клеток, в пояске имеется много кровеносных сосудов и нервных окончаний.

Брюшные железы расположены между пояском и передним концом тела. Наиболее крупные из них находятся на X-м и XI-м сегментах, придающие половозрелым червям беловатый оттенок тела. Часто бывают изменены щетинки и превращены в своеобразные *половые щетинки*, функционирующие при спаривании для удерживания партнера и для раздвигания пор семяприемников.

Оплодотворение у дождевых червей перекрестное и включает ряд этапов (!):

- 1 Сначала партнеры являются «самцами» и тесно прикладываются друг к другу своими брюшными частями, при этом головные концы каждого из них обращены в разные стороны, а поясок находится напротив IX-XI сегментов, где находятся отверстия семяприемников.

- 2 Кожные железы в области пояска каждого из червей выделяют клейкий секрет, образуя *муфту* (слизистый футляр) для более плотного контакта.

- 3 Каждый партнер выделяет из своих мужских половых отверстий по капельке семенной жидкости, которая по семенным бороздкам перетекает к отверстиям двух пар семяприемников и засасывается в них.

- 4 После этого партнеры становятся «самками» и расходятся.

- 5 В муфту сначала откладываются 1-3 яйца, а затем выдавливается семя, полученное при копуляции от партнера. При этом происходит оплодотворение яиц.

- 6 Муфта постепенно сползает через головной конец тела, за-

стывает и превращается в кокон, защищающий яйца. Кокон дождевого червя имеют размеры 6-8 мм и обычно находятся в поверхностных слоях почвы.

Развитие у дождевых червей прямое и из яйца выходит маленький молодой червь, по внешнему строению сходный с взрослой особью, и сразу же начинающий самостоятельную жизнь.

Кроме полового размножения, у малощетинковых кольцецов происходит и бесполое размножение путем аутомии. При этом тело червя делится на две части, после чего у каждой из них достраиваются недостающие структуры. Все олигохеты обладают высокой способностью к регенерации, поэтому при механическом разделении особи из разрезанных частей образуются новые черви. При этом следует учесть, что хвостовой конец достраивается намного чаще, чем головной.

Subphylum Clitellata – Подтип Поясковые

Classis Oligochaeta – Класс Малошетинковые

Ordo Lumbricomorpha – Отряд Люмбрикоподобные

Species *Lumbricus terrestris* – Дождевой червь

Обыкновенный дождевой червь, 30 см. Распространён преимущественно в прохладных и умеренных областях. Имеет чрезвычайное экологическое значение, о котором ещё Дарвин (Darwin, 1881) писал в своей книге «Образование растительного перегноя благодаря деятельности червей». Активно улучшают почву: питаются грунтом, растительными остатками, помётом травоядных животных – всё это черви затачивают с поверхности в норки, которые могут уходить глубоко в землю и достигать горизонта грунтовых вод. При засухе и холоде *L. terrestris* компактно сворачиваются и переживают неблагоприятное время в оцепенении. В кишечнике образуются глинисто-гумусовые комплексы. Фекалии используют для обкладывания стенок ходов в грунте. Во множестве обитают в верхних слоях грунта (А-горизонт) и на поверхности почвы. Именно поэтому так велико их значение для переработки растительных остатков, образования гумуса, для перемешивания, аэрации и увлажнения почвы.

Благодаря огромной биомассе (до 1000 кг/га) и высокой продуктивности, *L. terrestris* вместе с другими люмбрицидами является важным источником питания многих амфибий, ящериц, птиц и млекопитающих.

ЛЕКЦИЯ 21 КЛАСС ПИЯВКИ (HIRUDINEA)

1 Общая характеристика и внешнее строение пиявок

2 Внутреннее строение пиявок

3 Краткий систематический обзор пиявок

1 Общая характеристика и внешнее строение пиявок

Пиявки обитают они в водоемах и реке – на суше. Чаще всего они питаются кровью позвоночных животных – эктопаразиты. Это в первую очередь медицинская пиявка, рыба пиявка, черепаший пиявка, улитковая пиявка и ряд других. Кроме паразитических видов встречаются и свободноживущие хищники, среди которых в наших водоемах чаще всего можно встретить малую и большую ложноконских пиявок. Укусы пиявок обычно безболезненны в связи с тем, что пиявки выделяют мощный анестизатор и антикоагулянт – *гирудин*, благодаря которому ранка после отпадения пиявки долго кровоточит, а заживление раны идет медленно и возможны вторичные бактериальные инфекции. Всего известно около 400 видов пиявок.

Тело медицинской пиявки (!) вытянутое в длину и сплющенное в спинно-брюшном направлении, на теле присутствуют 2 присоски: передняя и задняя. Передняя присоска помещается на нижней стороне головного конца и окружает рот. Задняя сильнее развитая присоска лежит на заднем конце тела; непосредственно над ней находится порошица.

Тело пиявок, как и у прочих кольчатых червей сегментированное, но есть существенное отличие – имеющиеся на нем узкие колечки не соответствуют настоящим сегментам, затрагивают лишь покровы и отчасти мускулатуру. Расположение внутренних органов показывает, что пиявки сегментированы, но настоящих сегментов в их теле значительно меньше, чем наружных колечек. На один настоящий сегмент приходится обыкновенно от 3 до 5 наружных колец. Количество сегментов в теле пиявок постоянно и меньше, чем у большинства *Oligochaeta* – у медицинской пиявки 33 сегмента, из которых четыре передних, сливаясь, дают переднюю присоску, а задняя присоска образована семью слившимися сегментами. Границы сегментов можно определить по некоторым внешним признакам, например по окраске, а равно по анатомическим признакам, например, по правильной повторяемости явственных узлов нервной цепочки, карманов зоба, метанефридиев, половых органов.

2 Внутреннее строение пиявок

Кожно-мускульный мешок пиявок состоит из эпителия и мускулатуры (!). Эпителий очень богат железами, причем обычно у основания эпителиальных клеток скопляются пигментные клетки, обуславливающие окраску тела пиявок. Мускулатура трехслойная:

кольчатая, диагональная и продольная. Кроме того, имеется дорзо-вентральная мускулатура. Мускулатура отличается очень большой силой, огромным развитием. Пиявки активно передвигаются (!) Пиявки – целомические животные, однако полость тела редуцировалась до степени лакун (синусов) и щелей между органами (!). Только у щетинконосных пиявок (*Acanthobdellida*) во взрослом состоянии сохраняется целом.

Пищеварительная система у пиявок достаточно хорошо развита и состоит из переднего, среднего и заднего отделов кишечника (!). Ротовое отверстие находится на дне передней присоски и ведет в *ротовую полость*. Последняя у части форм вооружена челюстями, у других – лежащим в особой полости хоботом, который может высываться наружу либо через рот, либо через особое отверстие. Ротовая полость переходит в *глотку*.

Глотка ведет в узкий и короткий *пищевод*, который открывается в среднюю кишку. За глоткой следует объемистый зоб, снабженный боковыми карманами. Спереди назад у медицинской пиявки эти слепые карманы становятся постепенно длиннее. Задняя пара карманов удлинена и протянута до заднего конца тела, располагаясь по бокам кишечной трубки. Участок, несущий боковые карманы, иногда называют *желудком*. Зоб пищеварительной функцией не обладает и служит лишь резервуаром захваченной пищи. Между основаниями задней пары боковых мешков расположен короткий усваивающий отдел кишки, от которого берет начало задняя кишка, имеющая вид прямой тонкой трубки и открывающаяся анальным отверстием над задней присоской.

Дыхательная система у пиявок отсутствует и газообмен происходит посредством кожи, богатой капиллярами и только у очень немногих морских видов по бокам части туловищных сегментов имеются разветвленные наружные жабры.

Кровеносная система у различных пиявок построена различно. У щетинконосных пиявок она замкнутая и состоит из спинного и брюшного сосудов, лежащих в полости тела. У хоботных пиявок тоже имеются спинной и брюшной сосуды, которые лежат в спинном и брюшном синусах – остатках редуцированного целома. Кроме того, у хоботных имеются боковые синусы. Последние имеют мускулистые стенки и пульсируют. Синусы не сообщаются с кровеносными сосудами. Наконец, у челюстных пиявок кровеносные сосуды исчезают и их функции целиком принимают на себя боковые кровеносные синусы, приобретающие здесь мышечные стенки и превращающиеся в боковые кровеносные сосуды. Над кишечником и под кишечником у челюстных пиявок имеются не сосуды, а синусы. У медицинской пиявки – те же отношения: по бокам тела – происшедшие за счет синусов пульсирующие кровеносные сосуды, а над и под кишечником – синусы с значительно более тонкими

стенками. Брюшной синус охватывает при этом нервную цепочку, как чехол.

Кровь у пиявок либо бесцветная, либо окрашена гемоглобином в красный цвет.

Нервная система носит явственный метамерный характер и сходна с нервной системой прочих аннелид (! **слайд объёмное строение**). Она состоит из окологлоточного кольца и брюшной нервной цепочки. Последняя обычно состоит из очень явственных ганглиозных узлов и связывающих их комиссур (коннективы). От узлов отходят боковые нервы, которые затем разветвляются в стороны и входят в состав очень сложной симпатической и периферической нервной системы.

К органам чувств принадлежат прежде всего рассеянные в коже чувствующие клетки. В коже пиявок имеются также свободные нервные окончания, а равно особые осязательные бокалы, которые состоят из удлинённых эпителиальных клеток. К комплексу этих клеток подходит нерв. У всех пиявок имеются глаза. У медицинской пиявки глаза представлены пигментными бокалами. По оси бокала проходит зрительный нерв (!). Самый бокал наполнен зрительными клетками. К каждой зрительной клетке подходят ответвления зрительного нерва. Зрительные клетки рассеяны по всей поверхности кожи. Число глаз у различных пиявок весьма различно.

Выделительная система представлена метанефридиями, расположенными метамерно. У медицинской пиявки их семнадцать пар. Тело метанефридия представлено сложной системой извитых внутриклеточных канальцев. Они берут свое начало от воронки.

Воронка каждого нефридия открывается в соответствующее боковое ответвление (перинефростомиальный синус) брюшного синуса. Это лишь подтверждает, что синусы пиявок остатки целома, так как нефростом всегда открывается в полость тела (целом). Противоположный конец нефридия открывается наружу посредством нефропоры, лежащей справа и слева на брюшной стороне.

У пиявок воронка не соединяется с каналом метанефридия и жидкие продукты, захваченные воронкой проникают из воронки в канал метанефридия осмотическим путем.

Половая система. Пиявки – гермафродиты. Мужские половые органы состоят из метамерно расположенных *семенников*, коротких *семявыносящих канальцев*, двух длинных продольных *семяпроводов*, впадающих в правый и левый *семенные пузыри*, которые выносят семя в семяизвергательные каналы, вливающиеся в свою очередь в канал совокупительного органа.

У многих пиявок совокупительного органа нет и пучки сперматозоидов, скрепленные железистыми выделениями выводных протоков, выделяются наружу в *сперматофоре*. Это – удлинённый мешочек, который приклеивается к брюшку пиявки-партнера вблизи женского полового отверстия. У других форм сперматофор целиком

вводится во влагалище или прикрепляется пиявкой к коже ее партнера.

Женские половые органы медицинской пиявки состоят из одной пары *яичников*, коротких *яйцеводов* и *влагалища*, лежащего на брюшной стороне позади мужского совокупительного органа. Яичники у пиявок имеют либо форму компактных шарообразных телец, либо удлинены.

Оплодотворение пиявок перекрёстное (!). Оплодотворенные яйца пиявок откладываются в кокон (рисунок 62). Последний, так же как у олигохет, образуется за счет выделений пояска, который ко времени кладки яиц набухает вследствие сильного развития в нем кожных желез. Застывшая оболочка кокона напоминает хитин членистоногих, хотя имеет иной химический состав, близкий к составу фибрина. Число яиц, откладываемых в кокон, различно. У разных пиявок оно колеблется от одного и до двухсот яиц.

Коконоты откладываются на различные подводные предметы, в том числе различные растения. Некоторые пиявки (*Helobdella stagnalis*, *Protoclepsis tessellata*) носят коконы на брюхе. Коконоты весьма различны по размерам. Кокон медицинской пиявки достигает 2 см в длину и содержит до двадцати яиц.

3 Краткий систематический обзор пиявок

Класс подразделяется на 2 подкласса – Древние пиявки и Настоящие пиявки.

Classis Hirudinea – Класс Пиявки (!)

Subclassis Archihirudinea – Подкласс Древние пиявки

Ordo Acanthobdellida – Отряд Щетинконосные пиявки

Species *Acanthobdella peledina*

Наиболее примитивные пиявки, имеющие на передних пяти сомитах щетинки, которые представляют собой не что иное, как последние остатки параподий. Кроме этого у них сохраняются как целом, так и кровеносная система. Являются паразитами рыб, в частности – сиговых.

Subclassis Euhirudinea – Подкласс Настоящие пиявки (!)

Отличается от предыдущего полным отсутствием щетинок, целом редуцирован, кровеносная система в значительной степени или полностью редуцирована (существует в виде лакун).

Ordo Rhynchobdellida – Отряд Хоботные пиявки

Species *Haementaria costata* – Черепашья пиявка

Glossiphonia complana – Улитковая пиявка

Свободноживущие и паразитические формы. Передняя кишка включает в себя длинный, мускулистый легко выворачиваемый хобот, высовывающегося наружу через рот при нападении на жертву.

Ordo Gnathobdellida – Отряд Челюстные пиявки (!)

Species *Hirudo medicinalis* – Медицинская пиявка

Haemopsis sanguisuga – Большая ложноконская пиявка

Хоботок отсутствует, а в ротовой полости имеются три мускулистых валика – челюсти, часто несущие хитиноидные зубчики. Медицинская пиявка длиной до 150 мм, питается кровью млекопитающих. Пиявку используют в медицине для кровопусканий. Гирудотерапия (противосвёртывающее, противотромботическое, кровоочищающее, понижающее кровяное давление, противовоспалительное действие) основана на заборе крови (одна пиявка поглощает примерно 15 см³ крови, около 50 см³ дополнительно вытекает из ранки) и на особенностях слюнного секрета, который выделяется из вершинок челюстей в ранку при укусе. Другие вещества слюны пиявки локально анестезируют, не расширяют сосуды, повышают проницаемость кожи (гиалуронидаза) и препятствуют свёртыванию крови. За последнее отвечает гирудин, неферментный полипептид, который специфически блокирует связывание тромбина с субстратом.

Наряду с медицинской и ложноконской пиявками к этому отряду относится также и широко распространённая в тропической Азии, Австралии и Океании наземная пиявка *Haemadipsa zeylanica*, нескольких сантиметров в длину. Живёт во влажной лесной подстилке. Часто в массе поражает домашний скот и людей, внося вторичную инфекцию через ранку от укуса, что приводит к увечьям и смерти. Является переносчиком трипаносом.

Ordo Pharyngobdellida – Отряд Глоточные пиявки (!)

Species *Erpobdella octoculata* – Малая ложноконская пиявка

Первичная кровеносная система отсутствует. Имеется длинная невыдвижная глотка. Малая ложноконская пиявка длиной до 60 мм. Зачастую обитают в загрязнённых водоёмах. Хищник, питается личинками насекомых, олигохетами (трубочник), небольшими особями своего же вида.

ЛЕКЦИЯ 22 ТИП ARTHROPODA. КЛАСС TRILOBITA

1 Общая характеристика членистоногих

2 Общий план строения трилобитов

2.1 Строение трилобитов

2.2 Размножение и филогенетические связи трилобитов

1 Общая характеристика членистоногих

К типу Членистоногие (!) (греч. *артро* – сустав, *подос* – нога)

относятся сегментированные животные с плотным хитиновым покровом и членистыми конечностями. Обитают во всех средах, есть свободноживущие и паразиты. В настоящее время известно более 1 млн. видов.

Общая морфофизиологическая характеристика.

- 1) Билатерально-симметричные, целомические животные.
- 2) Имеется кутикула (!), которая выделяется гиподермой. Кутикула состоит из хитина – сложного полисахарида, задубленных белков и других веществ. Кутикула состоит из нескольких слоев:
 - экзокутикула (поперечно-волоконистая структура)
 - эндокутикула (столбчатая структура, пронизанная поровыми канальцами)
 - эпикутикула (тонкая воскоподобная плёнка у сухопутных).Функция кутикулы – скелет.
- 3) Сегментация тела гетерономная. В теле членистоногих различают три отдела: голову, грудь и брюшко.
- 4) Конечности членистые. Кроме локомоторной функции, видоизменены в антенны, челюсти или выполняют дыхательную или половую функции.
- 5) Мускулатура поперечнополосатая в виде пучков.
- 6) Полость тела – миксоцель, или гемоцель. Полостная жидкость – гемолимфа. Подразделена двумя диафрагмами (!) на синусы: перикардальный, висцеральный и периневральный. Остатки целома сохраняются в гонадах и эмункториях.
- 7) Пищеварительная система состоит из трех отделов.
- 8) Кровеносная система незамкнутая. (!) Кровеносные сосуды развиты слабо. Имеется трубчатое многокамерное сердце.
- 9) Нервная система представлена парными надглоточными ганглиями, образующими мозг, и брюшной нервной цепочкой, или лестницей, – у примитивных видов.
- 10) Хорошо развиты органы чувств: сложные фасеточные и простые глаза, органы осязания, слуха, равновесия, химического чувства.
- 11) Органы дыхания представлены жабрами у водных форм, легкими или трахеями – у обитателей наземной среды. У мелких видов – кожное дыхание.
- 12) Органы выделения (эмунктории) – видоизмененные целомодукты (1–2 пары) или мальпигиевы сосуды.
- 13) Размножение половое. Большинство – раздельнополы, реже – гермафродиты. Некоторым свойственно партеногенетическое размножение.
- 14) Развитие чаще происходит с метаморфозом, реже – прямое.

Тип (!) подразделяют на четыре подтипа: подтип Трилобитообразные (*Trilobitomorpha*), подтип Жабродышащие (*Branchiata*), подтип Хелицеровые (*Chelicerata*) и подтип Трахейные (*Tracheata*).

2 Общий план строения трилобитов

Трилобиты (!) – одни из древнейших известных настоящих членистоногих. В палеозое (в течение приблизительно 350 млн. лет) они населяли моря различных регионов. Трилобиты были особенно многочисленны в кембрии (570-500 млн. лет назад), а в конце перми (250 млн. лет) вымерли. Трилобиты служат руководящими окаменелостями в биостратиграфии. В течение длительного периода существования внешний вид трилобитов оставался постоянным.

Длина тела трилобитов варьировала от нескольких миллиметров до 75 см, но обычно составляла 3-6 см. Большинство видов были морскими хищниками или падальщиками, держались вблизи дна. Многие трилобиты обладали способностью активно плавать.

2.1 Строение трилобитов

Тело подразделено на голову (цефалон), туловище (торакс) и «хвост» (пигидий) (!). Дорсальная сторона покрыта панцирем из кутикулы, укрепленной карбонатом кальция (в виде кальцита), вентральная сторона – необызвествлена. Спинной панцирь имеет срединное осевое вздутие и широкие латеральные плевротергиты, что придаёт торакальным сегментам трёхлопастную форму (!).

Голова покрыта сверху округлой пластиной (головным щитом). В осевой части головной щит вздут в виде глабеллы, на которой имеются борозды и отпечатки мышц (имелись сегменты, слитые с образованием головы, и их конечностей). По бокам расположены щёки, отделённые от глабеллы лицевыми швами (! предыд.), которые облегчали процесс линьки. У самых ранних представителей швы и, вероятно, глаза отсутствуют.

Позади глабеллы располагается затылочное кольцо, ширина которого соответствует осевому участку первого торакального сегмента. Головной щит снабжён шиповидными выростами на осевом участке, щёки часто тоже вытянуты в длинные, направленные назад шипы.

Основной план строения трилобитов включает также два крупных, направленных в стороны фасеточных глаза в форме полумесяца на дорсальной стороне щита. Существует несколько типов строения глаз у трилобитов:

1) *Голохроические глаза* (первоначальные). Их поверхность составлена из круглых или многоугольных линз, расположенных вплотную друг к другу и покрытых общей корнеальной мембраной (роговицей). Диаметр линз составляет 30-200 мкм, у кембрийских форм – тонкие и двояковыпуклые, у ордовикских – длинные и призматические. Каждая линза состоит из одного кристалла кальцита. Вокруг глаз проходит окулярный шов.

2) *Шизохроические (!)*. Глаза у видов рода *Phacops* (с ордовика по девон). Линзы крупнее (120-750 мкм) и расположены далеко друг от друга, так как разделены нормальной кутикулой (склерой). По своему строению эти глаза очень сложные, каждая линза состоит из одного кальцитового кристалла. Часто глаза утрачены вторично, например у *Agnostida*.

На брюшной стороне цефалона расположены четыре пары конечностей. Самые передние – одноветвистые антенны, состоящие из удлинённой базальной части и многих более или менее одинаковых члеников. Они прикреплены рядом с *гипостомом* – крупной, сильно склеротизированной пластиной, которая расположена перед ртом под головным щитом и сильно различается по форме у разных таксонов. Следующие три пары конечностей более или менее однородны и сходны с конечностями торакса и пигидия.

Торакс обычно составлен из 10-15 свободных сегментов (максимально – 40). Их плевротергиты могут быть макроплевральными, т.е. оканчиваться длинными шипами. Нередко также вторичное слияние сегментов. У *Naraoidea* (которую не все специалисты относят к трилобитам) всё туловище образует единый шлем.

Пигидий, если он развит, имеет вид плоской пластины, образованной из нескольких или многих сегментов, не полностью отделённых друг от друга. Сегменты пидигиального щита также могут нести по одной паре конечностей.

Некоторые, например *Phacopida*, могли сворачиваться и таким образом защищать брюшную сторону (!).

Только у приблизительно 20 видов известны постантеннальные конечности (! **торак. кон.**). В своей основе они двуветвистые:

1) *Протоподит*. Базальный членик, из которого выходят две ветви. Внутренняя сторона этих члеников может быть с шипиками. Эти членики служили для схватывания, раздавливания и переноса жертв.

2) *Экзоподит*. Внешняя ветвь, может иметь от 2 до 5 члеников и быть снабжённым различными мелкими, параллельно расположенными структурами в форме иголок или щетинок. Функция – дополнительные жабры (взмахи экзоподитов вызывали водообмен под плевротергитами; местом газообмена, вероятно, могла служить тонкая брюшная сторона животного).

3) *Эндоподит*. Внутренняя ветвь, состоит из семи члеников (подомеров) и, по всей видимости, служила ходильной ногой. Дистальный членик обычно преобразован в коготок.

2.2 Размножение и филогенетические связи трилобитов

У нескольких видов были найдены серии стадий развития. Самой ранней стадией является *протаспис* – уплощённая или яйцевидная личинка диаметром около 1 мм, с сегментированными дорсальными вздутиями, из которых развивается глабелла, часто с иг-

ловидными выростами и крошечными глазами (!). Как и у взрослых трилобитов, её голова состоит из четырёх сегментов (каждый со своей парой конечностей) и чётко отличается от науплиальной личинки ракообразных (у которой только три сегмента).

Гомономная сегментация придаёт трилобитам очень примитивный, по сравнению с другими членистоногими, облик – даже в том случае, когда появление пигидия уже приводит к формированию тагм. С одной парой предротовых антенн и тремя парами головных конечностей, не преобразующихся в ротовой аппарат, но обычно идентичных торакальным конечностям, изменение функций их передних конечностей даже ещё менее выражено, чем у онихофор. Принадлежность трилобитов к типичным Euarthropoda доказывается:

- а) наличием массивной кутикулы в форме склеритного скелета, которая остаётся после линьки как твёрдый покров;
- б) наличием пары фасеточных глаз;
- в) членистых двуветвистых конечностей;
- г) образованием хорошо выраженного цефалона с единым головным щитом.

Традиционно (однако, мало убедительно) трилобитов относили к предковой линии хелицеровых – прежде всего из-за внешнего сходства с мечехвостами (*Xiphosura*), например, по сильному расширению передней части тела. Следует признать, что вопрос о близости трилобитов к хелицеровым, жабродышащим или трахейнодышащим остаётся открытым.

Также и *Olenellida*, временами считавшиеся особенно близкими родственниками хелицерат, не обнаруживают с ними однозначных синапоморфий. Отсутствие швов на головном щите, строение глаз, многочисленные сегменты и другие признаки скорее указывают на базальное положение оленеллид среди трилобитов.

Строгая монофилия таксона трилобитов выводится на основе, как минимум, одного признака – кальцифицированной дорсальной кутикулы; ещё одной возможной апоморфией является пигидий. Вне таксона могут находиться только *Agnostida*; на это указывает, например, сильное отклонение в строении их конечностей, которые своими щетинковидными придатками напоминают известные образования в эволюционной линии ракообразных. Кроме того, у агностид сравнительно сильно дифференцированы головные конечности.

Phylum Arthropoda – Тип Членистоногие

Subphylum Trilobitomorpha – Подтип Трилобитообразные

Classis Trilobita – Класс Трилобиты

Ordo Proetida – Отряд Проэтиды

Species *Dechenella lucasensis* (†)

ЛЕКЦИЯ 23 ПОДТИП ЖАБРОДЫШАЩИЕ (BRANCHIATA). КЛАСС РАКООБРАЗНЫЕ (CRUSTACEA)

- 1 Краткая характеристика жабродышащих
- 2 Общий план строения ракообразных
 - 2.1 Внешнее строение
 - 2.2 Внутреннее строение
- 3 Размножение и развитие ракообразных
- 4 Классификация ракообразных

1 Краткая характеристика жабродышащих

Это подтип водных членистоногих, дышащих при помощи жабр. Тело жабродышащих подразделено на головной, грудной и брюшной отделы. Головной отдел состоит из акрона и четырех (по некоторым данным – шести) сегментов. На голове две пары усиков: антеннулы – придатки акрона и антенны – видоизмененные конечности первого головного сегмента, а также три пары челюстей. Сегментация грудного и брюшного отделов сильно варьирует. Конечности двуветвистые, кроме первой пары антенн. К подтипу относится лишь один класс – Ракообразные (Crustacea).

2 Общий план строения ракообразных

2.1 Внешнее строение

Исходно тело ракообразных разделено на 3 отдела: голова (цефалон) – акрон + 6 сегментов; грудь (торакас) и брюшко (абдомен). У высших раков (Malacostraca) – голова (цефалон), грудь (торакас) и **плеон (!)**. К груди относят сегменты (торакомеры), которые несут конечности, к брюшку – следующие за ними сегменты (у малакострак – плеомеры). У сегментов брюшка либо нет конечностей, либо их конечности сильно отличаются от таковых груди (высшие раки).

В том случае, если сегменты груди сливаются с сегментами головы, то возникает новый отдел – головогрудь (цефалоторакас) **(!)**. Оставшиеся свободные сегменты груди также образуют новую тагму – *переон*. У высших раков она может срастаться с плеомерами или (в крайнем случае) – все они срастаются с тельсоном и образуют *плеотельсон*.

При образовании головогруды может происходить прямое слияние передних сегментов груди с цефалоном, но может принимать участие и карапакс. Карапакс – это головной или спинной щит, который может ограничиваться только головой или удлиняться далее назад, прикрывая в виде крыши некоторые или все грудные сегменты, а в крайнем случае – охватывая всё тело двустворчатой ра-

ковиной. При слиянии карапакса с тергитом одного грудного сегмента или с тергитами нескольких или всех сегментов груди (у некоторых малакострак) может формироваться сильно удлинённая головогрудь (!). Карапакс выполняет защитную функцию, служит для дыхания, а также образует место для выращивания потомства.

Наряду с этим первичным карапаксом (головным щитом), у «Conchostraca» и «Cladocera» существует вторичный карапакс (илл. 718, 723), который возникает путём удвоения сегмента максилл II или первого торакомера (где точно – пока ещё неизвестно) и окружает тело двустворчатой раковиной.

Сзади тело ракообразных ограничено тельсоном, который представлен двумя формами:

а) подобен брюшным сегментам по высоте и форме и несёт пару 1-4-х членистых придатков (фурка) (!) (формы не имеющие конечностей на брюшке);

б) полукруглый или треугольный, без фурки, прикреплен к верхней части последнего плеомера и образует вместе с его конечностями (уроподами) хвостовой веер (высшие раки).

Конечности ракообразных представляют собой первично двуветвистые ноги (!):

1) Протоподит (ствол):

а) коксоподит:

- эндит – обработка пищи;
- экзит (эпиподит) – дыхание

б) базиподит:

- эндоподит (внутренняя ветвь) – ходьба и рытьё;
- экзоподит (наружная ветвь) – плавание.

Существует очень много вариаций этого основного типа двуветвистой (расщеплённой) ноги – не только у представителей различных таксонов, но в строении разных конечностей одной особи. В предельном случае каждая пара ног одного животного отличается от всех других пар. К тому же, строение конечностей подвержено изменениям в ходе онтогенеза и поэтому сильно различается у взрослых и их личинок. Изменения могут быть столь значительны, что при попытке гомологизировать отдельные компоненты возникают трудности.

Примером могут быть ротовые аппараты, в строении которых наблюдается усиление проксимальных частей (протоподита), в то время как дистальные части (экзо- и эндоподит) полностью редуцируются или остаются в виде мелких щупиков (пальп). Например, у многих декапод такое преобразование можно проследить на трёх парах максиллипедов, которые от заднего конца тела к переднему всё более утрачивают свою типичную расчленённость и становятся похожими на части ротового аппарата.

Существует 2 выраженные крайние формы конечностей:

1) *стенопод* (палочковидная нога), обычно усилен эндоподит, а членики на поперечном срезе округлые;

2) *филлопод* (листовидная нога), листовидно расширена и уплощена.

Названиям отдельных тагм соответствуют названиям конечностей.

1) Голова (цефалон) – 5 пар придатков: антенны I, антенны II, мандибулы, максиллы I и максиллы II. Антенны I выполняют функцию органов чувств, антенны II – также, но ещё могут участвовать в передвижении, сборе пищи и в рытье. Остальные три пары конечностей – ротовой аппарат, части которого могут также принимать участие в дыхании и чистке.

2) Грудь (торакс) – 8 пар грудных ножек (торакоподы). Функция – передвижение, сбор и обработка пищи, защита, копание, чистка и дыхание.

При наличии головогруды (цефалоторакса) конечности слитых с головой сегментов – ногочелюсти (максиллипедами) – сбор и удержание пищи, а конечности сегментов переона – переоподы (ходильные).

3) Брюшко (абдомен) – 6 пар брюшных ножек (плеоподы). Приспособлены для плавания, а у изопод – и для дыхания, и осморегуляции. У самцов также служат гоноподами для передачи спермы. Самки вынашивают на плеоподах икру.

Плеоподы последнего сегмента – уроподы, которые в расправленном виде образуют вместе с тельсоном хвостовой веер.

2.2 Внутреннее строение

Кишечник состоит из 3 отделов (!), передняя и задняя кишка имеют кутикулярную выстилку и сменяются при линьке, в энтодермальном среднем кишечнике выделяются пищеварительные ферменты, расщепляется и всасывается пища, происходит накопление резервных веществ и кальция. Поверхность кишки увеличена из-за образования здесь дивертикулов, сформировавшихся в основном путём выпячивания среднего кишечника.

У высших раков, помимо печени, могут быть передний и задний дорсальные дивертикулы. В переднем дивертикуле формируется перитрофическая мембрана, которая обволакивает содержимое кишки. Транспортировка содержимого осуществляется с помощью перистальтических движений.

У малакострак имеется сложный жевательный (кардиальный) и фильтрующий (пилорический) желудки (!). После обработки ротовыми частями пища собирается в кардиальном отделе желудка и далее измельчается там зубами, которые представляют собой локальные утолщения кутикулы, выдающиеся в просвет желудка. Одновременно к пище добавляются пищеварительные ферменты,

выделяемые железой средней кишки и засасываются в кардиальный отдел по вентро-латеральным каналам, когда те расширяются. В конце процесса пищеварения все частицы пищи, прошедшие сквозь расположенные в виде решётки щетинки, спрессовываются в вентро-латеральных каналах или во вторичных бороздках и оттуда попадают в железы средней кишки. После многократного уплотнения содержимого желудка в дорсальных камерах непереваренные остатки переносятся прямо в заднюю часть кишечника.

Нервная система (!) представлена надглоточным ганглием и тянущейся через всё тело брюшной нервной цепочкой, образованной парными сегментарными ганглиями. Ганглии сегментов могут сливаться с подглоточным ганглием. К нему же могут присоединяться и ганглии последующих сегментов, что приводит в предельном случае к образованию единого брюшного ганглия, включающего в себя ганглии всех послеротовых сегментов.

Надглоточный ганглий (головной мозг) содержит отделы:

1) Протоцеребрум, который содержит зрительные центры и оба ассоциативных органа: непарное центральное тело и парные глобулы.

2) Дейтоцеребрум с гломерулами («обонятельными центрами»).

3) Тритоцеребрум.

Нервная система ракообразных играет также важную роль в секреции гормонов, самые многочисленные из которых – нейросекреты. Они участвуют в процессах линьки, изменения окраски, размножения, осморегуляции, стимулируют работу сердца, регулируют уровень сахара в крови.

Среди органов чувств выделяются глаза. Глаза ракообразных двух типов: парные боковые фасеточные глаза и один медианный глаз, который состоит из трёх или четырёх бокаловидных глазков, которые расположены так близко друг к другу и к средней линии, что при поверхностном рассмотрении кажутся единым органом. Это – науплиальный глаз (единственный орган зрения личинки науплиуса). С помощью этого глаза можно распознавать направление источника света.

Другими органами чувств являются специальные волоски и щетинки (механо- и хеморецепторы), особые обонятельные мешочки (эстетаски) и в отдельных случаяхстатоцисты.

Органами выделения, осмотической и ионной регуляции являются нефридии 2 типов: антеннальные железы, открывающиеся у основания антенн II (!), и максиллярные железы, открывающиеся у основания максилл II. Обе пары желёз первоначально существовали одновременно, однако в процессе индивидуального развития ракообразных происходит смена выделительных желез. Так, у многих высших раков в личиночном состоянии функционируют максиллярные железы, а во взрослом – антеннальные, а у всех

остальных видов наоборот: у личинок развиты антеннальные железы, а у взрослых – максиллярные. У речного рака, развивающегося без метаморфоза, имеются только антеннальные почки.

Каждый нефридий состоит из концевой мешочка (производное целома) и извитого выделительного канальца, который расширяется, образуя мочевой пузырь. Выделительные поры антеннальных желёз открываются у основания вторых антенн, а максиллярных – у основания второй пары максилл. Внутренние отверстия выделительных канальцев, открывающиеся в целом, соответствуют воронкам целомодуктов кольчатых червей.

Дыхание осуществляется при помощи жабр. Жабры формируются как боковые выросты (эпиподиты) протоподитов торакоподов или (как исключение) экзоподиты плеоподов. Обычно это простые листовидные придатки с ровным краем. В осевом стержне жабры находятся приводящий и отводящий сосуды, соединённые лакунами в латеральных пластинках или трубочках. Для защиты нежные жабры прикрыты карапаксом и защищены щетинками, прикрывающими входные отверстия, от попадания взвешенных в воде частиц, которые могут загрязнить жаберные ламеллы. Кроме того, в жаберные полости вдаются разнообразные чистящие придатки, которые своими движениями очищают жабры.

Кровеносная система не замкнутая, представлена сердцем и сосудами. Сердце находится там же, где и органы дыхания и представлено мышечной трубкой, протянутой через всё туловище и снабжённой в каждом сегменте одной парой остий. Хорошо развитая мускулатура остаётся только в той части, которая расположена рядом с жабрами. В передних и задних отделах мускулатура редуцирована, и поскольку эти отделы являются, по сути, сосудами, их называют головной аортой и хвостовой аортой. Иногда есть дополнительные парные боковые артерии.

Гемолимфа (!) покидает сократившееся сердце через головную аорту и боковые артерии. В голове, обычно вблизи мозга, гемолимфа изливается в лакуны, затем собирается в синусе, омывает органы дыхания, откуда закачивается через жаберно-перикардальный синус в перикард – дорсальную камеру, отделённую от полости тела (геоцеля) соединительнотканной (перикардальной) перегородкой. Закачивание гемолимфы осуществляется благодаря понижению давления в перикарде за счёт сокращений сердца. В качестве дыхательных пигментов служат гемоцианин и гемоглобин.

Как все членистоногие, ракообразные, чтобы расти, должны периодически линять. Линька регулируется гормонами. Гормон линьки – экдистероид, синтезирующийся в Y-органе (парная эпителиальная эндокринная железа, расположенная в сегменте максилл II. Её клетки поглощают из гемолимфы холестерол и преобразуют его в экдизон, гормон линьки. Противоположное экдизону

действие оказывает сдерживающий линьку гормон МШ, который тормозит выделение, а, возможно, и синтез гормона линьки и регулирует чувствительность клеток эпидермиса, реагирующих на действие гормона линьки. МШ является нейрогормоном, его синтез идёт в X-органе, а накопление осуществляется в синусной железе – нейрогемальном органе, из которого гормон выделяется. Комплекс X-органа и синусной железы находится или в глазном стебельке (при его наличии), или в голове, непосредственно у мозга. У всех других ракообразных, кроме малакострак, синусных желёз не бывает.

Ракообразные, как правило, раздельнополые, некоторые – с сильно выраженным половым диморфизмом. Гермафродитизм встречается у цефалокарин и усоногих, а также изредка и в некоторых других группах. Гонады возникают из целомических мешков и являются первично парными органами, но затем могут частично или полностью сливаться. Они распространяются через несколько сегментов или по всему туловищу и находятся на таком же уровне, что и кишечник, но чаще несколько выше. У выходных отверстий гонад могут быть придаточные органы, которые обеспечивают у самцов, например, материалом для образования сперматофоров, а самок – клейким веществом для формирования яйценосных шаров или для прикрепления яиц к телу.

3 Размножение и развитие ракообразных

Сперматозоиды многих ракообразных лишены жгутиков и неподвижны. Самка откладывает оплодотворённые яйца во внешнюю среду или носит на теле. Некоторые из откладываемых яиц обладают толстой оболочкой и способны пережить длительные периоды засухи или холода. Наиболее часто наблюдается образование выводковых камер или прикрепление яиц к конечностям и их вынашивание до выхода личинок или молоди.

Развитие обычно с метаморфозом (!): яйцо → науплиус (планктонная личинка) → метанауплиус → зоеа (высшие раки) → мизидная стадия

4 Классификация ракообразных

Subphylum Branchiata – Подтип Жабродышащие (!)

Classis Crustacea – Класс Ракообразные

Subclassis Branchiopoda – Подкласс Жаброногие

Ordo Phyllopoda – Отряд Листоногие

Species *Triops cancriformes* – Щитень летний

Листоногие отличают наличием карапакса, который прикрывает большую часть тела. Грудные ножки листовидные. Фасеточ-

ные глаза на стебельках. Антеннулы и антенны слабо развиты; мандибулы крупные, две пары максилл маленькие. Грудной отдел включает от 10 до 40 сегментов. Личинки – науплиус и метанауплиус. Живут в лужах.

Ordo Cladocera – Отряд Ветвистоусые (!)

Species *Daphnia pulex* – Водяная блоха

Это мелкие планктонные рачки с карапаксом, напоминающим по форме двустворчатую раковину. Имеется один фасеточный глаз. Антеннулы рудиментарны, антенны очень крупные, двуветвистые и служат для движения.

Subclassis Maxillopoda – Подкласс Максиллоподы (!)

Ordo Copepoda – Отряд Веслоногие

Species *Cyclops strenuus* – Циклоп озёрный

Головогрудь и грудные сегменты образуют отдел просому, а брюшные сегменты – уросому. На головогрудь имеется один науплиусов глаз и шесть пар конечностей. Все грудные ножки двуветвистые плавательные; их движение подобно веслам – отсюда название веслоногие. Вилочка на конце брюшка обеспечивает парение в воде

Subclassis Malacostraca – Подкласс Высшие раки (!)

Ordo Decapoda – Отряд Десятиногие

Species *Astacus astacus* – Широкопалый речной рак

Species *Astacus leptodactylus* – Узкопалый речной рак

Характерный представитель ракообразных наших вод.

ЛЕКЦИЯ 24 ПОДТИП ХЕЛИЦЕРОВЫЕ (CHELICERATA), КЛАСС МЕЧЕХВОСТЫ (XIPHOSURA), КЛАСС ПАУКООБРАЗНЫЕ (ARACHNIDA)

1 Общая характеристика хелицеровых

2 План строения и биология мечехвостов

3 Характеристика и систематический обзор паукообразных

1 Общая характеристика хелицеровых (!)

Представители подтипа – это, преимущественно, наземные обитатели, за небольшим исключением (мечехвосты).

В качестве общих признаков хелицеровых можно выделить следующие (!):

1) Тело подразделяется на головогрудь и брюшко. Головогрудь слитная, состоит из акрона и семи сегментов. Брюшко сегментированное, реже слитное. Конечности одноветвистые.

2) Головогрудь несет 6 пар конечностей – хелицеры (клешневидные и служат для измельчения пищи), педипальпы (служат для захвата добычи) и 4 пары ходильных ног. Брюшной отдел большинства лишён конечностей, лишь у водных форм имеются жаберные ножки с жаберными придатками.

3) Антенны отсутствуют.

4) Кишечник с парной печенью.

5) Выделительные органы – видоизмененные целомодукты и представлены коксальными железами (почками), выводные отверстия которых расположены у основания ходильных ног. У пауков имеются дополнительно мальпигиевы сосуды.

6) Органы дыхания сухопутных – легкие и трахеи; водных – жабры.

7) Кровеносная система незамкнутая.

8) Головной мозг состоит из двух отделов – прото- и тритоцеребрума. Дейтоцеребрум отсутствует, так как нет антенн, которые им иннервируются.

9) Органы чувств состоят из отдельных или собранных в группы сенсилл.

10) Развитие обычно прямое, реже с примитивным метаморфозом.

11) В основном хелицеровые хищники, только среди клещей есть потребители мёртвой органики, а также паразиты животных и растений.

Самым большим по размеру ископаемым хелицеровым является (!) вымерший ракоскорпион эвриптерида (*Pterygotus rhenaniae*) 1,8 м длиной; крупнейшие современные виды – мечехвост *Limulus polyphemus* (60 см) и скорпион *Hadogenes troglodytes* (21 см). Самые маленькие виды – некоторые клещи, размер которых едва достигает 0,1 мм.

Подтип подразделяется на 3 класса: Класс Мечехвосты, Класс Ракоскорпионы (вымерли) и Класс Паукообразные.

2 План строения и биология мечехвостов (!)

Вымирающая группа морских хелицеровых (4 вида), обитающих в Атлантическом и Тихом океанах. Размеры крупные (до 60 см). Известны уже из третичного периода.

Тело подразделено на (!):

1) *просому* (покрыта широким подкововидным щитом)

2) *опистосому*:

- а) мезосома (7 слитых сегментов с плевротергитами);
- б) метасома (3 сегмента и хвостовой шип).

На просоме («головогрудь») расположены 6 пар конечностей: хелицеры и 5 пар ходильных ног, 4 пары которых снабжены клешнями. На опистосоме («брюшке») 6 пар листовидных ножек, первая из которых образует жаберные крышки, а остальные – жаберные ножки.

По дну передвигаются при помощи конечностей просомы, а плавают на спине, используя конечности опистосомы.

Кутикула толстая, твёрдая, от тёмно-красно-коричневой до чёрно-коричневой; в ней нет отложений извести. Внутри тела имеется развитый мезодермальный эндоскелет.

Рот находится в середине брюшной стороны просомы и окружён мощными тазиками ходильных ног.

Пища (мелкие ракообразные, черви, двусторчатые моллюски, падаль) опознаётся механо- и хеморецепторами конечностей и забирается в рот трёхчлениковыми хелицерами и клешневыми ходильными конечностями. Предротовая полость спереди ограничена верхней губой, а сзади хилиями, модифицированными конечностями I сегмента опистосомы. Пища далее измельчается в жевательном желудке. Твёрдые части выбрасываются обратно через рот.

Далее клапан ведёт в среднюю кишку, которая спереди расширена и принимает протоки двух пар объёмистых разветвлённых желёз средней кишки (печени). Здесь секретятся энзимы и происходит всасывание. Сзади средняя кишка переходит в короткую заднюю кишку, анус открывается на брюшной стороне основания хвостового шипа.

Дыхание жаберное. Жабры похожи на книгу, состоят из многочисленных (до 150) тесно прилегающих друг к другу ламелл на плоской наружной ветви конечностей III-VII сегментов опистосомы. Маленькие трёхчлениковые телоподиты этих конечностей служат для очистки жабр.

Сердце трубчатое, с восемью парами остий. От него отходят три передние аорты и четыре пары латеральных артерий.

Нервная система типа брюшной цепочки. Мозг не расчленен на отделы, расположен перед пищеводом и снабжён очень большими стебельчатыми телами, составляющими почти 80% всей массы мозга, и мощным центральным телом. К основному мозгу тесно прилегает тритоцеребрум. Подглоточный ганглий включает также ганглии I и II сегментов опистосомы.

Кутикулярные чувствительные органы, осязательные щетинки и ямки со щетинками неизвестной функции распределены по всему телу, особенно густо по боковым краям просомного щита и на хвостовом шипе.

Фасеточные глаза устроены проще, чем у других современных членистонгих и состоят из кучки круглых простых глазков (подобны шизохроическим глазам трилобитов). На заднем крае каждого сложного глаза имеется незаметный снаружи рудиментарный глаз, вероятно, имеющий нейросекреторную функцию.

Наряду с фасеточными есть также и медианные глаза, расположенные по средней линии просомы (илл. 614), состоят из одной линзы, которую подстилает слабо упорядоченная ретина.

Органы выделения – пара коксальных желез в просоме (!). Каждая железа соединена с саккулюсами (целомические мешочки) II-V сегментов и открывается между основаниями ног V и VI пар.

Мечехвосты раздельнополые, с парными гонадами в просоме и парными половыми отверстия в задней части тела под генитальной крышкой, придатком II сегмента опистосомы.

Развитие со слабым метаморфозом (личинка схожа со взрослой особью, но лишена мечевидного отростка на конце брюшка). Линьки сопровождают всю жизнь мечехвостов.

В начале лета животные поднимаются с нормальной глубины (10-40 м) своего обитания на литораль плоских морских побережий. Самцы крепко держатся на самках модифицированными ногами I пары. Яйца размером 2-4 мм в числе 200-1000 откладываются в неглубокую ямку, осеменяются и покрываются песком.

Первая свободноживущая стадия – трилобитная личинка, существует за счёт запаса желтка. Эта личинка имеет уже полное число сегментов, но только девять пар конечностей (илл. 614В,Г). Полное число придатков и длинный хвостовой шип появляются с первой постэмбриональной линькой. Половозрелыми становятся спустя девять-двенадцать лет.

Subphylum Chelicerata – Подтип Хелицероые (!)

Classis Xiphosura – Класс Мечехвосты

Species *Limulus polyphemus*

Длиной до 60 см, обычный вид на атлантическом побережье Америки от Нью-Йорка до Флориды на глубинах от 5 до 40 м. В начале лета массами выходит в приливно-отливную зону, где происходят спаривание и откладка яиц. Вид интенсивно используется в экспериментальных исследованиях физиологии нервной системы и обмена веществ. Азиатские виды используются в пищу.

3 Характеристика и систематический обзор паукообразных

Класс Паукообразные (!) (от греч Arachna – рукодельница Арахна, превращенная Афиной в паука) – это преимущественно наземные формы. Наиболее часто встречаются скорпионы, сольпу-

ги, пауки, сенокосцы и разнообразные клещи. Известно около 63 тыс. видов.

Для многих характерно выделение паутинных нитей.

Они характеризуются следующими особенностями: (!)

1) Тело – головогрудь (акрон и 7 сегментов) и брюшко (11-12 сегментов и тельсон).

2) Конечности одноветвистые. На головогрудь – 6 пар конечностей: хелицеры (органы размельчения пищи), педипальпы (захват и удержания добычи) и четыре пары ходильных ног. Антенны отсутствуют. Седьмой сегмент головогрудь без конечностей. Брюшной отдел – без конечностей (преобразовались в легочные мешки, половые крышечки и паутинные бородавки).

3) Более тонкие хитиновые покровы.

4) Имеется парная печень (!).

5) Выделение – коксальные железы (видоизмененные целомодукты) и мальпигиевы сосуды.

6) Органы дыхания – легкие или трахеи. У мелких форм – кожное дыхание.

7) Органы чувств развиты слабо.

8) Головной мозг – протоцеребрум и тритоцеребрум (дейтоцеребрум редуцирован – отсутствуют усики)

9) Оплодотворение у водных форм – наружное, а у сухопутных наружно-внутреннее (сперматофорное) или внутреннее.

10) Развитие, как правило, без метаморфоза.

Classis Arachnida – Класс Паукообразные (!)

Subclassis Dromopoda – Подкласс Дромоподы

Ordo Scorpiones – Отряд Скорпионы

Species *Buthus eupeus* – Скорпион пёстрый

Наиболее древние паукообразные. Известно около 600 видов. Характерно наибольшее расчленение тела: слитная головогрудь, 6 сегментов переднебрюшья и 6 заднебрюшья. Тельсон образует характерное вздутие с ядовитой иглой. Хелицеры клешневидные, смыкающиеся в горизонтальной плоскости. Педипальпы хватательные с крупными клешнями. Живут в странах с теплым климатом. Ночные хищники. Свойственно живорождение и забота о потомстве.

Ordo Solifugae – Отряд Сольпуги (!)

Species *Galeodes araneoides* – Сольпуга обыкновенная

Крупные паукообразные, обитающие в степях и пустынях. Всего известно около 600 видов. Головогрудь неслитная и состоит из протопельтидия – головного отдела (акрон и 4 сегмента) и трех свободных сегментов, из которых последний недоразвит. Брюшко 10-члениковое. Педипальпы похожи на ходильные ноги, участвуют в передвижении, а также выполняют чувствующую функцию. Ды-

шат при помощи трахей. Сольпуги не ядовиты. Питаются преимущественно насекомыми. Охотятся по ночам. Самка заботится о потомстве.

Ordo Pseudoscorpiones – Ложноскорпионы (!)

Species *Chelifer cancroides* – Ложноскорпион книжный

Мелкие паукообразные (1–7 мм) с крупными клешневидными педипальпами. Известно около 1300 видов. Головогрудь слитная, брюшко 11-члениковое. Живут в лесной подстилке, под корой, а также в жилище человека. Это хищники, питаются мелкими клещами, насекомыми. Оплодотворение сперматофорное.

Ordo Opiliones – Отряд Сенокосцы (!)

Species *Phalangium opilio* – Сенокосец обыкновенный

Сенокосцы не имеют перетяжки между головогрудью и брюшком. Брюшко 10 члениковое, хелицеры клешневидные. Всего известно 2500 видов.

Встречаются повсюду на поверхности почвы, в трещинах коры деревьев, на стенах домов и заборах. Питаются мелкими насекомыми, охотятся по ночам. Дыхание трахейное. Характерна способность к аутотомии.

Subclassis Micrura – Подкласс Микруры (!)

Ordo Uropygi – Отряд Жгутоногие, или Телефоны

Species *Telyphonus amurensis* – Телефон амурский

Тропическая группа паукообразных, включающая 70 видов. Это относительно крупные паукообразные – до 7,5 см длиной. Первая пара ходильных ног превратилась в длинные чувствующие придатки и у многих из них имеется особая длинная хвостовая нить. Брюшко не подразделено на передне- и заднебрюшье.

Телефоны – ночные хищники и ориентируются в пространстве в основном за счет органов осязания и сейсмического чувства. Дышат легкими (две пары на 8–9-м сегментах). Оплодотворение сперматофорное. Есть забота о потомстве.

Ordo Araneae – Отряд Пауки (!)

Species *Araneus diadematus* – Крестовик обыкновенный

Пауки – самый большой отряд паукообразных, включающий более 27 тыс. видов. Тело подразделяется на слитную головогрудь и слитное округлое брюшко, между которыми имеется перетяжка, образуемая седьмым члеником головогруды. Хелицеры крючковидные, с протоками ядовитых желез. Педипальпы короткие, в виде щупалец. На нижней стороне брюшка находятся паутинные бородавки. На головогруды расположены глазки (чаще 8). У большинства пауков имеется одна пара легких и пара трахей. Плетут ловчую паутину.

Infraclassis Acari – Инфракласс Клещи (!)
Ordo Oribatida – Отряд Панцирные клещи
Species *Galumna mucronata* – Панцирный клещ

Панцирные клещи орибатида – обитатели почвы, питающиеся разлагающимися органическими остатками и участвующие в почвообразовании. Встречаются в лесной подстилке во всех ландшафтных зонах.

Ordo Ixodida – Отряд Иксодовые (!)
Species *Ixodes ricinus* – Клещ собачий

Исключительно кровососущие паразиты позвоночных животных. Характерно образование сложного панциря. Все части тела слиты. Ротовой аппарат образует «головку» (гнатему) и состоит из режущих хелицер, к которым прилегают по бокам членистые педипальпы, образующие футляр. В состав ротового аппарата входит еще и гипостом – вырост глотки с хитиновыми зубчиками (заякорение).

Иксодовые клещи живут в почве и лазают по растениям. В процессе развития меняют хозяев: вылупившиеся из яиц молодые нимфы нападают на мелких грызунов, ящериц. После очередной линьки они нападают на другие жертвы тех же видов. Взрослые же клещи обычно питаются кровью крупных млекопитающих (копытных, собак) и человека.

ЛЕКЦИЯ 25. ПОДТИП ТРАХЕЙНОДЫШАЩИЕ (TRACHEATA). НАДКЛАСС МНОГОНОЖКИ (MYRIAPODA)

1 Общая характеристика трахейнодышащих

2 Надкласс Многоножки

2.1 Класс Губоногие (*Chilopoda*)

2.2 Класс Симфилы (*Symphyla*)

2.3 Класс Пауроподы (*Pauropoda*)

2.4 Класс Двупарноногие (*Diplopoda*)

1 Общая характеристика трахейнодышащих

Трахейнодышащие отличаются от других подтипов членистоногих следующими особенностями:

1 Имеют органы воздушного дыхания – трахеи (адаптация жизни на суше).

2 Тело подразделяется на голову и многочлениковое туловище (у многоножек) или на голову, трехчлениковую грудь и сегментированное брюшко (у насекомых). Ходильные ноги хорошо развиты (от 3 пар до множества).

3 Голова обычно слитная и состоит из акрона и четырех сегментов, иногда последний головной сегмент свободный. На голове имеются одна пара усиков (антенны I) и 2–3 пары челюстей. На 2–4-м головных сегментах имеются мандибулы и 1–2 пары максилл.

4 Конечности одноветвистые.

5 Включает в себя 2 надкласса (Многоножки и Шестиногие), 6 классов.

2 Надкласс Многоножки (!)

Надкласс объединяет почвообитающих и наземных членистоногих с множественными гомономными туловищными сегментами, несущими одноветвистые членистые конечности. Сохранились остатки кожно-мускульного мешка. Дыхательная система трахейная.

К надклассу относятся 4 класса: класс Симфилы (*Symphyla*), класс Пауроподы (*Pauropoda*), класс Двупарноногие, или Кивсяки (*Diplopoda*), класс Губоногие (*Chilopoda*).

2.1 Класс Губоногие (*Chilopoda*) (!)

Губоногие многоножки – наземные членистоногие с разными типами размножения и развития, сильно различающиеся по своей экологии. Среди них встречаются как быстро бегающие виды (*Scutigera coleoptrata*), так и медленно ползающие (*Geophilomorpha*). В настоящее время известно около 3000 видов губоногих. Это, преимущественно, небольшие беспозвоночные длиной 1-10 см, но тропические сколопендры достигают в длину 25 см. Число пар ног колеблется от 15 (скутигеры и косянки) до 191 пары (геофилы).

Все губоногие – активные хищники. Их основной добычей являются беспозвоночные (олигохеты, пауки, насекомые), а крупные сколопендры могут нападать и на мелких ящериц (!). Они схватывают и удерживают свою добычу с помощью первой пары туловищных ног, преобразованных в мощные ядовитые когти (*ногочелюсти*, или *максиллипеды*). Яд способен парализовать и убить добычу.

Голова у губоногих может быть как выпуклой (скутигеры) (!), так и плоской (остальные виды). Антенны также могут быть различны: либо имеют два основных членика и кольчатый жгут (скутигеры), либо членистые, где каждый из члеников обладает собственной мускулатурой (остальные виды).

Глаза у губоногих в зависимости от представителей могут быть разного строения:

а) фасеточные (два слоя ретинальных клеток расположены один над другим) – скутигеры;

б) группы точечных глазков (от 1 до множества) по бокам головы – косянки;

в) глаза отсутствуют – геофилы.

Имеются специальные постантеннальные органы (органы Тешвари), которые служат в качестве рецепторов влажности, а также, могут воспринимать звуки (скутигеры и костянки).

Мандибулы у губоногих мощные, способны перекусывать хитиновые покровы. Максиллы I помогают удерживать пойманную добычу и манипулировать ею, а максиллы II помогают удерживать добычу. Последний членик ногочелюстей (максиллипедов) представлен когтем, близ вершины которого открывается большая ядовитая железа.

Ходильные ноги сегментов одинаковы, за исключением последней пары, которые могут быть похожи либо на антенны (скутигеры), либо на щипцы (сколопендры). После последнего сегмента с ходильными ногами есть еще два редуцированных сегмента, которые у взрослых особей несут одну-две пары гоноподий в виде грифельков (!), способные поддерживать отложенные яйца.

У губоногих на коксах ног есть большие поры, которые открываются в полость со складчатыми стенками из эпителия, в клетках которого много митохондрий (поглощение водяного пара и источник феромонов).

У многих геофилов на стернитах имеются железы, выделяющие клейкий секрет для защиты от хищников. Секрет некоторых видов может светиться.

Кишечный тракт (!) прямой и только с одной парой мальпигиевых сосудов.

Кровеносная система. Сердце расположено на дорсальной стороне, снабжено сегментарными остиями и латеродорсальными артериями. От переднего конца сердца вперед отходит сильно ветвящаяся аорта. Две латеральные артерии образуют «дугу аорты» и на брюшной стороне входят в супраневральную артерию над нервной цепочкой, от которой ответвляются более мелкие артерии, ведущие в ходильные ноги, ногочелюсти и обе максиллы. В заднем конце тела брюшная артерия может образовывать ректальную дугу.

Дыхательная система представлена трахеями, которые могут либо вести в дыхательную камеру, от которой отходят короткие трахеи без спиралевидных утолщений на стенках, проникающие внутрь перикарда (прямое попадание кислорода в гемолимфу) – скутигеры, либо разветвлены и доходят до всех функционирующих органов (костянки, сколопендры и геофилы). Воздух в трахеи проникает через *дыхальца*, или *стигмы* на боках сегментов.

Органами выделения являются мальпигиевы сосуды и максиллярные нефридии (найжены только у скутигер и костянок). Они имеют только два выводных отверстия, что объясняется срастанием нефридиев сегментов I и II максилл. В голове также находятся слюнные и эндокринные железы.

Гонады лежат дорсально от кишки. Яичник непарный. Яйцевод разделяется на два отдельных канала, которые охватывают заднюю кишку и далее продолжаются до полового отверстия. В гонопор открываются также семяприёмники и придаточные железы. У самцов семенники (!) могут быть либо парными (скутигеры), либо непарным (костянки), от заострённых концов которых отходят семенные каналы. Непарное половое отверстие лежит на вентральной стороне перед терминальным анальным отверстием.

Для губоногих характерно оплодотворение самок с помощью сперматофоров (!) (либо при тесном контакте самца и самки, либо самка подбирает его самостоятельно).

Самки сколопендр и геофилов проявляют заботу о потомстве (!), охраняя кладку и интенсивно облизывают и предохраняют от появления плесени.

Постэмбриональное развитие губоногих включает метаморфоз различного типа:

а) *эпиморфоз* (личинки выходят с полным числом сегментов) – сколопендры и геофилы;

б) *гемианаморфоз* (число ног личинок меньше, чем у взрослых и с каждой линькой число конечностей увеличивается) – костянки и скутигеры.

Subphylum Tracheata – Подтип Трахейнодышащие (!)

Superclassis Myriapoda – Надкласс Многоножки

Classis Chilopoda – Класс Губоногие

Species *Lithobius forficatus* – *Костянка обыкновенная*

Длиной до 3 см, самый крупный из центральноевропейских видов. Часто встречается под корой, в подстилке, в сырых местах даже в городских условиях, довольно часто вместе с другими видами *костянок*.

2.2 Класс Симфилы (*Symphyla*) (!)

Симфилы образуют небольшую (около 150 видов) группу многоножек. Это мелкие (не более 8 мм) слепые наземные членистоногие, практически не окрашенные (белые или слегка желтоватые). Они обитают в подстилке, экскрементах и разлагающихся растительных остатках. Некоторые виды при массовом размножении могут вредить садовым и огородным культурам, особенно в парниках.

Голова плоская, ротовое отверстие – в углублении на переднем конце тела. Антенны длинные кольчатые, постоянно находятся в движении. Органы Темешвари расположены сразу за основаниями антенн. Мандибулы двучленистые. Максиллы I без щупиков. Максиллы II плоские, соединены друг с другом с образованием нижней губы. Одна пара стигм находится в голове, выше основания мандибул. Ветвящиеся трахеи, лишённые опорных спиральных лент, достигают четвёртого сегмента тела.

На туловище находятся 12 пар ходильных ног, которые практически одинаковы по своему строению, за исключением первой пары, которые могут иметь меньшее число члеников или быть совсем редуцированы. Число тергитов всегда превышает число пар ходильных ног (обычно 15 тергитов). На вентральной стороне тела у основания ног находятся выпячивающиеся коксальные мешочки и стили в виде грифельков. Непарное половое отверстие находится снизу на IV сегменте тела.

На заднем конце тела у симфил расположены две пары характерных только для них органов:

а) пара церок (рудименты конечностей), на которых открываются отверстия больших паутинных желёз;

б) пара трихоботрий.

Кишечный тракт проходит вдоль всего тела; от него отходит одна пара мальпигиевых сосудов.

Кровеносная система представлена сердцем на спинной стороне тела, которое имеет по одной паре остий в VI-XII сегментах тела. Передняя часть сердца переходит в аорту, от которой ответвляются две пары артерий, а также одна непарная стерральная артерия.

Выделительная система – мальпигиевы сосуды и 2 пары максиллярных нефридиев, из которых одна пара помещается в голове и имеет целомические мешочки, а вторая пара находится далеко в полости тела и имеет вид зернистой железы. В полости тела расположены также мешковидные паракардиальные нефроциты и железы, открывающиеся на мандибулах.

Семенники и яичники парные. Их выводные каналы соединяются только перед впадением в непарное половое отверстие.

Оплодотворение сперматофорное (!) (самец выделяет секрет, который застывает в виде столбика и на вершину которого он помещает каплю спермы). Семенная жидкость содержит микро- и макросперматозоидов, которые на момент выделения семенной капли отделяются друг от друга. Микросперматозоиды мигрируют на периферию и разрушаются, а секрет их акросом образует защитную оболочку семенной капли. Макросперматозоиды являются функциональными гаметами.

Самка забирает семенную каплю своими челюстями и сохраняет её в карманах преддверия рта. Яйца откладываются поодиночке на растеньица мха; при этом каждое яйцо увлажняется жидкостью из преддверия рта и заодно оплодотворяется.

Метаморфоз личинки – гемианаморфоз.

Classis Symphyla – Класс Симфилы (!)

Species *Scolopendrella immaculata*

Длиной 5 мм, массовый и широко распространённый вид, в тепличных хозяйствах может причинять существенный вред, по-

вреждая корешки всходов растений; взрослые особи с 15 тергитами (тергиты IV, VI и VIII сегментов разделённые).

2.3 Класс Пауроподы (*Paupoda*) (!)

Пауроподы – мелкие наземные членистоногие, максимальная длина тела которых достигает 2 мм. Достаточно широко распространены в Старом и Новом Свете, но их численность, как правило, не бывает высокой. В настоящее время известно примерно 540 видов пауропод. Их питание специализировано: животные откусывают мандибулами гифы плесневых грибов и высасывают их содержимое.

Голова у пауропод очень маленькая и мозг выдаётся в первый туловищный сегмент. Пауроподы – слепые животные. На боковых сторонах головы находится по одному ложному глазку (соответствует постантеннальному органу). У антенны от последнего членика отходят кольчатые боковые ветви, покрытые сильно скульптурированными волосками.

Мандибулы одночлениковые, заострённые. Максиллы I тонкие и находятся по бокам треугольной пластины, которая ограничивает сзади преддверие рта. Максиллы II отсутствуют, а соответствующий сегмент редуцирован (месте исчезнувшей пары ганглиев имеются коксальные мешочки). У основания ног, находятся вильчатые волоски.

Туловище у взрослых особей состоит из 9-10 сегментов с ходильными ногами. На II-VI пластинах находятся очень тонкие и длинные волоски трихоботрии (!). На конце тела находится анальная пластина.

Передняя кишка снабжена сильными мышцами (насосная функция). Клетки средней кишки накапливают продукты экскреции и отдают в полость кишки. Имеется одна пара мальпигиевых сосудов, у которых нет прямого сообщения с кишкой. Кровеносная система отсутствует. Движение гемолимфы обеспечивается перистальтикой кишечника.

У большинства видов трахеи отсутствуют. У остальных есть пара трахей у ходильных ног первой пары. Здесь у основания конечностей находятся стигмы, ведущие в трахейные мешочки (преддверия), которые также служат для прикрепления мышц (аподемы). От каждого трахейного преддверия отходят две неветвящиеся трахеи.

Яичник расположен вентрально от кишки; он продолжается вперёд в виде железистого тяжа. Яйцевод один, снабжённый семяприёмником. Есть 4 дорсально расположенных семенника, от каждого отходит по одному собственному семяпроводу с семенным пузырьком. Эти каналы соединяются вместе и потом снова раздваиваются в семявыносящие каналы, заканчивающиеся в парных копулятивных органах.

Оплодотворение сперматофорное, сперматозоиды длинные нитевидные, лишённые акросомы.

Вылупляется мелкая подвижная личинка с 3 парами ног (!); далее следуют стадии с 5, 6, 8 и 9 парами ног. У видов рода *Decapauropus* – есть ещё одна стадия, с 10 парами ног.

Classis Pauropoda – Класс Пауроподы (!)

Species *Pauropus silvaticus*

Очень мелкие (до 1,5 мм) многоножки с ветвистыми усиками, обитающие в лесной подстилке. Распространены в Европе, Америке, Южной Азии.

2.4 Класс Двупарноногие (*Diplopoda*) (!)

Отличаются от других многоножек попарным слиянием туловищных сегментов, отчего на сегменте имеется 2 пары ног. Размеры от нескольких миллиметров до 20 см. Тело в поперечном сечении круглое. Сапрофаги, реже растительноядные.

Голова (!) состоит из слившихся акрона и трех головных сегментов, четвертый сегмент свободный. Челюстей 2 пары – мандибулы и гнатохиларий, образовавшийся путем слияния первой пары максилл и конечностей 3-го сегмента. Первый сегмент головы без придатков.

Туловище состоит из трех передних сегментов с одной парой ног на каждом и последующих сдвоенных сегментов (*диплосомитов*) с двумя парами ног на каждом. Последний членик – тельсон – придатков не имеет. Хитиновый покров пропитан карбонатом кальция, твердый. На диплосомитах расположены отверстия пахучих желез, секрет которых ядовит.

Дыхательная система примитивная – в каждом диплосомите имеется изолированный пучок трахей. Сердечная трубка длинная. Нервная система типа брюшной нервной цепочки. Органы чувств развиты слабо. Органы зрения – простые глазки, расположенные в виде *стеммальных полей*. Раздельнополы. Оплодотворение сперматофорное.

Из яйца вылупляется *пупоид* (ложная куколка) – организм, напоминающий куколку, который остаётся между створками хориона (!). Из пупоида вылупляется первая личиночная стадия с 3 парами ног. Метамофроз различен:

а) *гемианаморфоз* – исходный для диплопод;

- *эуанаморфоз* (линьки с прибавлением сегментов и после достижения половой зрелости и без фиксированного окончательного числа сегментов);

- *телоанаморфоз* (прибавление сегментов и линьки прекращаются по достижении половой зрелости);

б) *периодоморфоз* (самец с нормально развитыми гоноподиями после линьки превращается в «потенциального самца» с руди-

ментарными гоноподиями, неспособного к спариванию. Из «потенциального самца» после линьки снова появляется нормальный самец или же стадии «потенциального самца» будут повторяться неоднократно от линьки к линьке). Отмечен у некоторых кивсяков.

Classis Diplopoda – Класс Двупарноногие, или Кивсяки (!)

Species *Rossiulus kessleri* – Кивсяк серый

Размер более 3 см. Обычен в лесах средней полосы Европы, в южных дубравах и лесопосадках, усиленно разрушает опавшие листья и способствует повышению плодородия почв под лесом. На 1 га встречается около 5 миллионов особей. Интересно, что они предпочитают питаться опадом древесных пород, листья которых богаты углекислым кальцием (ольха).

ЛЕКЦИЯ 26 ВНЕШНЕЕ СТРОЕНИЕ НАСЕКОМЫХ

1 Единство плана строения

2 Головной отдел: сегментный состав и придатки

3 Грудной отдел: сегментный состав и придатки

4 Брюшной отдел: сегментный состав и придатки

1 Единство плана строения

Насекомые (!) – это самая большая группа по числу видов. Число описанных видов насекомых достигает 1 миллиона. С учётом относительно слабой изученности многих групп насекомых и того, что постоянно появляются описания новых видов, реальное их число должно превышать указанное в несколько раз.

Размеры большинства насекомых составляют 1-20 мм. Самые длинные насекомые (!) – палочники – до 330 мм, а самые маленькие – перистокрылки длиной 0,25 мм и хальциды длиной 0,2 мм. Самое большое по объёму насекомое – жук-усач *Titanus giganteus* из Южной Америки, длиной 160 мм и шириной 60 мм.

Насекомые встречаются практически во всех континентальных экосистемах, которые есть на Земле. Исключение составляют лишь области вечных льдов, хотя некоторые виды обитают и по краям ледников. Практически отсутствуют насекомые и в морских экосистемах. Синантропные виды насекомых живут во всех тех местах, где живут люди. Связи человека с насекомыми чрезвычайно разнообразны.

Тело насекомого покрыто снаружи *кутикулой*, которая играет роль наружного скелета и обычно, образует твердый панцирь; этим насекомые резко отличаются от позвоночных, у которых скелет внутренний (!). Подвижность тела насекомых достигается путём подразделения его на серию члеников, или *сегментов*. Однако сег-

менты тела у насекомых утратили свою метамерность, и объединены в три отдела (!): *голову* (рецепторный отдел), *грудь* (локомоторный отдел) и *брюшко* (висцеральный отдел). Голова происходит из 5-6 сегментов, грудь состоит из 3 сегментов, брюшко в своем первоначальном состоянии имело 12 сегментов, обычно же их не более 10-11. В процессе эволюции произошла олигомеризация тела.

2 Головной отдел: сегментный состав и придатки

Голова состоит из акрона и 6 сегментов, которые вместе образуют головную капсулу с мозгом внутри. К акрональному отделу головы относятся крупные фасеточные глаза. Первым сегментом является *преантеннальный*. Второй сегмент несёт усики, или антенны. Третий сегмент лишён придатков и называется *интеркалярным*. Конечности четвёртого-шестого сегмента превращены в ротовой аппарат (мандибулы, максиллы и нижняя губа). На головной капсуле отчётливо видны швы, разделяющие отдельные участки: темя, лоб, наличник, щёки и др.

Форма головы у насекомых разнообразна, также различны и типы постановки головы (!): прогнатический, гипогнатический и опистогнатический.

Среди придатков головы в первую очередь выделяются усики, или антенны. Усики насекомых представляют собой парные членистые подвижные и хорошо развитые придатки. Усики по совокупности рецепторов могут считаться органами осязания и обоняния, а иногда и органами слуха, воспринимающими ультразвук.

Обычно усики располагаются в неглубокой антеннальной ямке на темени, вблизи глаз или мандибул насекомого и состоят (!) из основного членика, ножки и многочленикового жгута.

Существует несколько типов усиков наиболее распространённые среди которых: нитевидные, щетиковидные, чётковидные, пило-видные, гребенчатые, булавовидные, перистые, головчатые, веретеновидные, пластинчатые, перистые, коленчатые, щетинконосные, неправильные, а также особенные усики у блох.

В качестве придатков головы выступает также ротовой аппарат. У насекомых встречаются несколько типов ротовых аппаратов: грызущий, грызуще-лижущий, колюще-сосущий, сосущий, лижущий.

Грызущий ротовой аппарат (!) включает в себя следующие элементы:

- 1) Верхняя губа (складка кожи головы).
- 2) Верхние челюсти, или *мандибулы*, или жвалы.
- 3) Нижние челюсти, или *максиллы*:
 - а) основной членик, или *кардо*;
 - б) стволик, или *стипес*;

в) жевательные лопасти:

- наружная, или *галеа*;
- внутренняя, или *лациния*;

г) нижнечелюстной щупик (орган вкуса).

4) Нижняя губа, или *лабиум*:

- а) подподбородок, или *субментум*;
- б) подбородок, или *ментум*:
 - наружная лопасть, или *параглосса*;
 - внутренняя лопасть, или *глосса*;
- в) нижнегубной щупик

Грызуще-лижущий ротовой аппарат (!) включает в себя:

1) Верхняя губа.

2) Верхние челюсти, или *мандибулы*, или жвалы.

3) Нижние челюсти, или *максиллы*:

- а) кардо и стипес объединены в лабио-максиллярный комплекс с длинными галеями и маленькими лациниями;
- б) нижнечелюстной щупик (рудиментарен).

4) Нижняя губа, или *лабиум*:

- а) субментум с вилочкой, или *лорумом*
- б) ментум
- в) прементум (вытянутая пластинка):
 - параглоссы (короткие);
 - глоссы (длинные и сросшиеся);
 - нижнегубной щупик

Сосущий ротовой аппарат (!) включает в себя:

1) Верхняя губа (рудиментарна).

2) Мандибулы редуцированы.

3) Нижние челюсти, или *максиллы*:

- а) кардо;
- б) стипес;
- в) жевательные лопасти:
 - галеа длинные, вытянуты в хоботок;
 - лацинии рудиментарны;

г) нижнечелюстной щупик (рудиментарен).

4) Нижняя губа сильно редуцирована за исключением нижнегубного щупика.

Колюще-сосущий аппарат комаров в виде 6 стилетов (!):

1) Верхняя губа (напоминает косо срезанную иглу шприца и очень прочна, опора для других стилетов и проведение пищи).

2) Мандибулы (тонкие стилеты, прокалывают покровы).

3) Максиллы (зазубренные тонкие стилеты, прокалывают покровы)

4) Нижняя губа (футляр для стилета). Гипофаринкс проводит слюну с гепарином.

Лижущий ротовой аппарат (!):

1) Верхняя губа (входит в гаустеллум).

- 2) Мандибулы редуцированы.
- 3) Максиллы рудиментарны, щупик хорошо развит
- 4) Нижняя губа видоизменилась в:
 - а) *рострум* (разросшиеся края головной капсулы с наличником, нижнечелюстным щупиком и максиллярным склеритом);
 - б) *гаустеллум* (верхняя губа, прементум и гипофаринкс);
 - в) *лабеллум* (две полукруглые присоски с расположенным по центру отверстием для приема пищи).

3 Грудной отдел: сегментный состав и придатки

Скелетной основой сегментов груди является кутикулярное кольцо из 4 склеритов: спинной, или дорсальный (спинка) – *тергит*; брюшной, или вентральный (грудка) – *стернит*; и пара первоначально мягких боковых стенок – *плейритов*.

Грудь насекомых состоит из трех сегментов: передне-, средне- и заднегруди. Соответственно и склериты: передне-, средне- и заднеспинка и передне-, средне- и заднегрудка.

Среди придатков груди выделяют ходильные конечности и крылья. Нога у насекомых (!) состоит из *тазика, вертлуга, бедра, голени* и *лапки* (1-5 члеников, заканчивается коготками). У двукрылых (!) между коготками расположена пара лопостевидных подушечек, или *пульвилл*, и иногда развит непарный *эмподий*.

Соответственно образу жизни и уровню специализации отдельных групп насекомых у них встречаются различные типы конечностей: бегательные; плавательные; прыгательные; копательные; хватательные; присасывательные; собирательные; ходильные.

Крылья насекомых обычно представлены двумя парами и являются придатками средне- и заднегруди. Реже бывает развита лишь пара передних крыльев (некоторые виды поденок, самцы кокцид, двукрылые, или мухи), а иногда только пара задних крыльев (самцы веерокрылых). У многих насекомых крылья недоразвиты или отсутствуют (первичнобескрылые, вши, блохи и др.).

Крыло (!) представляет собой двухслойную складку покровов тела, которые сближаются и затвердевают, образуя эластичную пластинку. Между складками расположены жилки. Жилкование крыла, т.е. форма, число и расположение жилок, очень разнообразно у различных групп насекомых и служит важным признаком при их определении.

К основным продольным жилкам относятся:

- костальная, или *коста* (*costa*, сокращенно C);
- субкостальная, или *субкоста* (*subcosta*, Sc);
- радиальная, или *радиус* (*radius*, R);
- медиальная, или *медиа* (*media*, M);
- кубитальная, или *кубитус* (*cubitus*, Cu);

- анальная, или *аналис* (*analis*, А).

Многие из этих жилок делятся, образуя от 2 до 5 ветвей. Кроме продольных встречаются и поперечные (дисканальные) жилки. Их называют по прилегающим продольным жилкам.

На пластинке крыла различают три угла: основание, задний угол и вершину. Стороны треугольника, образованные краями крыла, также имеют свои названия. Передний, или костальный, край расположен между основанием и вершиной крыла, наружный край – между вершиной и задним углом, задний, или внутренний, край – между основанием и задним углом крыла.

Строение крыла – один из основных признаков, характеризующих такую крупную систематическую единицу, как отряд насекомых.

Все многообразие встречающихся крыльев классифицируют по трем признакам:

1 По консистенции (!):

а) однородные;

б) разнородные (передняя пара):

- кожистые (жилкование хорошо заметно - прямокрылые, богомолы, тараканы);

- полунадкрылья, или полуэлитры (кожистая или роговая консистенция имеется лишь у основания передних крыльев – клопы);

- надкрылья, или элитры (жилкование практически незаметно – жесткокрылые).

2 По количеству замкнутых ячеек (!):

а) сетчатые (поперечных жилок много – стрекозы, сетчатокрылые, прямокрылые и др.);

б) перепончатые (поперечных жилок и замкнутых ячеек менее 20 – равнокрылые, перепончатокрылые, чешуекрылые).

3 По степени опушения пластинки крыла чешуйками и волосками:

а) голые (волосков или чешуек мало или их нет совсем);

б) покрытые (пластинка крыла почти сплошь покрыта чешуйками (бабочки, или чешуекрылые) или короткими многочисленными волосками (ручейники)).

Полет насекомого (!) складывается из двух движений крыльев: *пропеллирующего* – по направлению вперед и *элеваторного* – вверх. Большая часть взмахов обеспечивает слияние элеваторного и пропеллирующего эффекта в единый аэродинамический эффект, что позволяет насекомому лететь вперед, устойчиво удерживаясь в воздухе.

4 Брюшной отдел: сегментный состав и придатки

Брюшко, или абдомен является третьим отделом тела, состоит из ряда более или менее сходных сегментов и у взрослых насеко-

мых лишено ног. Сегменты состоят только из тергита и стернита, соединенных мембраной.

Максимальное число сегментов брюшка равно 12, включая и тельсон, который несет анальное отверстие и лишен придатков. В таком виде брюшко сохранилось лишь у представителей отряда бессяжковые (Protura) и у зародышей. У других насекомых в связи с олигомеризацией брюшка число видимых сегментов сокращается до 9-10 (прямокрылые), а у более эволюционно продвинутых (некоторые перепончатокрылые, двукрылые) – до 4-6.

Нередко в брюшке утрачивается соответствие между числом тергитов и стернитов, которых может быть меньше.

У некоторых групп перепончатокрылых (пчелы, осы, наездники) первый сегмент брюшка вошел в состав груди, образуя промежуточный сегмент, или *проподеум*. У муравьев в состав стебелька, кроме 2-го сегмента брюшка, входит и 3-й сегмент.

По характеру сочленения с грудью различают три типа брюшка (!):

- *сидячее* (прикреплено к заднегруди всем своим основанием, не образуя перетяжки – характерно для большинства насекомых);

- *висячее* (имеет короткую перетяжку за счет проподеума – пчелиные);

- *стебельчатое* (имеет длинную перетяжку – роющие осы, наездники, муравьи).

На 8-м и 9-м сегментах брюшка расположены наружные половые придатки, или *гениталии*. В связи с этим указанные сегменты называют *генитальными*, предшествующие им 1–7-й сегменты – *прегенитальными*, а последние два сегмента 10-й и 11-й – *постгенитальными*.

На прегенитальных сегментах брюшка придатки (грифельки) встречаются лишь у наиболее примитивных энтогнат (протуры, подуры, диплуры).

Из придатков постгенитальных сегментов у энтогнат, кроме указанных выше, можно обнаружить пару *церков* на 10-м и 11-м сегментах брюшка. У эктогнат встречаются и грифельки, и церкви (!). Грифельки в числе одной пары сохранились у самцов тараканов и кузнечиков. Длинные членистые церкви имеются у поденок, короткие – у таракановых. У уховерток церкви превратились в крупные нечленистые клещи. Кроме этого тергит 11-го сегмента образует анальную пластинку (*эпипрокт*), лежащую над анальным отверстием, а остатки стернита – лежащие по бокам *парапрокты*.

К придаткам генитальных сегментов относятся *яйцеклад* у самки и *гениталии* у самца. Яйцеклад состоит из нескольких створок у представителей разных отрядов различен у кузнечика имеет саблевидную форму, у сверчков – копьевидную, у наездников в несколько раз превышает размер тела и т.д. У других насекомых (жесткокрылые, двукрылые) возникает вторичный, или ложный,

яйцеклад (телескопический) и образуется из уменьшенных в диаметре последних сегментов брюшка, вдвигающихся друг в друга.

Гениталии у самцов представлены весьма разнообразными деталями и широко используется в систематике для распознавания близких видов. Почти всегда выражен копулятивный орган, или *фаллус*, его срединная, обычно непарная, склеротизованная часть называется *пенисом*, или *эдеагусом*, окружённым парой боковых лопастевидных образований – *парамер*. Встречаются также парные створки 9-го сегмента – *вальвы*, служащие для захвата конца брюшка самки при спаривании.

ЛЕКЦИЯ 27 ВНУТРЕННЕЕ СТРОЕНИЕ НАСЕКОМЫХ

1 Покровы и мышечная система

2 Полость тела и жировое тело

3 Пищеварительная система

4 Циркуляция

4.1 Кровеносная система

4.2 Дыхательная система

5 Нервная система и органы чувств

6 Выделительная система

7 Половая система

1 Покровы и мышечная система

Покровы насекомых представляют собой наружный скелет и обладают различными свойствами, которые позволяют им наряду с опорной (механической) функцией наружного скелета выполнять и другие сложные функции:

- барьерные (регулируют взаимодействие организма с внешним миром и обеспечивающие постоянство его собственной внутренней среды);

- носители окраски тела;

- место отложения резервных веществ и некоторых конечных продуктов метаболизма;

- средоточие рецепторов и желез.

Основу покровов составляет гиподерма – однослойный эпителий, подотсланный изнутри базальной мембраной и покрытый снаружи кутикулой (!). Кутикула состоит из нескольких слоев, которые обеспечивают ее прочность и эластичность, а также химическую стойкость и непроницаемость:

- а) *прокутикула* (представлена связанным с белками *хитином* – высокомолекулярным азотсодержащим полисахаридом (поли-N-

ацетил-α-глюкозамин), близким по структуре к гликогену и целлюлозе)

- эндокутикула (эластична и прозрачна, образована тончайшими слоями, перекрывающиеся фибриллы которых придают ей прочность и гибкость);

- экзокутикула (тоньше и очень прочна, в местах сочленений она сильно утончена или совсем редуцируется);

б) *эпикутикула* (у водных и почвообитающих форм развита слабо или отсутствует).

Кутикула имеет различные выросты и производные в виде элементов внутреннего скелета (аподемы, фрагмы, тенторий и др.), щетинок, шпор, чешуек и желёз.

Окраска тела у насекомых разнообразна и подразделяется на два типа:

а) *пигментная, или химическая* (зависит от наличия соответствующего пигмента – меланины (от желтых и светло-бурых до черных), каротиноиды (желтый и красный), инсектовердин (зеленый), птерины (от белой и желтой до оранжевой и красной)):

- кутикулярная (очень стойкая);

- гиподермальная (посмертно очень изменяется)

б) *структурная, или физическая* (зависит от строения кутикулы и расположения на ней чешуек; обусловлена явлениями дифракции или интерференции света. Отсюда переливчатые и металлические окраски тела ряда жуков, крыльев бабочек и других насекомых).

Мышечная система насекомых состоит из следующих поперечнополосатых мышц:

а) *соматические, или скелетные*:

- головные;

- грудные;

- брюшные;

б) *внутренностные, или висцеральные*.

2 Полость тела и жировое тело

Полость тела насекомых (!) заполнена внутренними органами и подразделена двумя тонкостенными горизонтальными перегородками – *диафрагмами* – на три расположенные друг под другом отдела, или синуса. Верхняя диафрагма отделяет верхний, или *перикардальный* (т. е. околосердечный), отдел; в нем располагается орган кровообращения – спинной сосуд. Нижняя диафрагма отделяет лежащий под ней нижний, или *перинеуральный* (т. е. околонервный), отдел; в нем расположена часть центральной нервной системы – брюшная нервная цепочка. Между верхней и нижней диафрагмами расположен наиболее обширный средний, или *висцеральный* (т. е. внутренностный), отдел; в нем заключены органы

обмена, именно пищеварительная и выделительная системы и жировое тело, а также органы размножения.

Жировое тело представляет собой рыхлую ткань, обильно пронизанную трахеями и заполняет промежутки между внутренними органами преимущественно в висцеральном синусе полости тела. Клетки богаты жировыми включениями и очень близки к гемоглобину.

Функции:

а) *накопление питательных материалов* (на стадии личинки, реже – имаго клетки жирового тела обогащаются питательными резервами и эти запасы затем расходуются, особенно в период зимовки насекомого);

б) *поглощение продуктов обмена* (в сущности – выделительная: клетки жирового тела накапливают соли мочевой кислоты и другие экскреты, дополняя тем самым работу мальпигиевых сосудов).

3 Пищеварительная система

Пищеварительная система (!) представлена 3 отделами (передней и задней эктодермальными кишками и средней энтодермальной кишкой). Анальное отверстие находится на последнем сегменте брюшка.

Передняя кишка подразделяется на *глотку, пищевод* (проведение пищи), *зоб* (накопление пищи), мышечный желудок, или *проventрикул* (механическая переработка пищи путем ее измельчения и проталкивания в среднюю кишку). На границе передней и средней кишки имеется *кардиальный клапан*, препятствующий движению пищи назад из средней кишки в переднюю.

Средняя кишка не подразделяется на отделы, может иметь несколько слепых отростков, или *дивертикул* для увеличения объема эпителия. Функции средней кишки – выделение ферментов и всасывание продуктов пищеварения.

Задняя кишка подразделяется на тонкую, толстую и прямую кишку. Начинается задняя кишка *пилорическим клапаном* (аналог кардиального передней кишки); сюда впадают мальпигиевы сосуды. Важнейшая ее функция – реабсорбция воды из остатков пищевой массы и вывод экскрементов наружу через анальное отверстие.

4 Циркуляция

4.1 Кровеносная система

Незамкнута, кровь заполняет полость тела и промежутки между органами, омывает их и только частью заключена в особый орган кровообращения – *спинной сосуд*. Спинной сосуд подразделяется на задний отдел – *сердце*, состоящее из серии способных

пульсировать камер, и передний отдел – *аорту*, лишенную камер и имеющую вид простой трубки. Каждая камера имеет пару боковых входных отверстий – *остий*, снабженных клапанами (всасывание крови из полости тела внутрь камер).

Задний конец сердца замкнут. Непосредственно под сердцем располагается метамерная серия парных крыловидных мышц. Кровообращение происходит вследствие пульсации камер сердца и работы верхней и нижней диафрагм. Пульсация обеспечивает продвижение крови по спинному сосуду сзади наперед.

Кровь насекомых, или *гемолимфа*, состоит из жидкой плазмы и клеточных элементов – *гемоцитов*. Плазма обычно окрашена в желтоватый или зеленоватый цвета либо бесцветная и содержит катионы (Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+}) и анионы (соляная, фосфорная, угольная кислоты), питательные вещества, а также мочевую кислоту, ферменты, гормоны и пигменты. Количество воды колеблется в пределах 75-90%. Реакция – слабокислая или нейтральная (рН 6-7).

Функции гемолимфы:

- транспорт питательных веществ и вредных продуктов обмена;
- механическая (тургор);
- защитная (яд, отпугивание);
- иммунная;
- дыхательная (незначительна).

4.2 Дыхательная система

Характеризуется тем, что снабжение тканей и клеток тела кислородом происходит непосредственно. Она состоит из очень большого числа разветвленных воздухоносных трубок – *трахей*, пронизывающих все тело. Они открываются наружу особыми отверстиями – *дыхальцами*, или *стигмами*, а мельчайшие разветвления трахей образуют трахейные капилляры – *трахеолы*. Помимо того, у ряда насекомых отдельные крупные трахейные стволы образуют сильные расширения – *воздушные мешки*. Дыхательную систему насекомых нередко называют трахейной системой.

Дыхальца помимо отверстия состоят обычно из кольцеобразного склерита – рамы, или *перитремы*; за отверстием следует особая камера – атриум (имеет фильтрующий аппарат, предохраняющим дыхательную систему от засорения), затем – замыкательный аппарат, который может быть наружным или внутренним.

5 Нервная система и органы чувств

У насекомых нервная система подразделена на центральную, периферическую и симпатическую, или висцеральную.

Центральная нервная система (!) представлена головным мозгом и брюшной нервной цепочкой.

Головной мозг в виде надглоточного узла состоит из трех вполне слившихся ганглиев:

а) *протоцеребрум* (развит сильнее остальных):

- грибовидные тела (скопления ассоциативных нейронов – высший ассоциативный и координирующий центр нервной системы);

- зрительные доли (иннервируют сложные глаза).

б) *дейтоцеребрум* (срединный отдел, иннервирует усики; происхождение – ганглий антеннального сегмента);

в) *тритоцеребрум* (задний отдел, иннервирует верхнюю губу, связан с симпатической нервной системой – от него начинается ее возвратный нерв; по происхождению – ганглий второго антеннального сегмента).

Брюшная нервная цепочка у примитивных насекомых состоит из 3 грудных ганглиев и 8 брюшных, но по мере эволюционного усовершенствования происходит сокращение числа ганглиев вплоть до того, что все узлы брюшной нервной цепочки оказываются объединенными в 2-3 и даже в 1 крупный узел.

Периферическая нервная система образована из нервов, отходящих от ганглиев центральной и симпатической нервных систем. К ней также относятся разбросанные по телу чувствительные нейроны, часто со многими свободными нервными окончаниями.

Симпатическая или висцеральная нервная система, регулирует работу внутренних органов и мышечной системы насекомых.

У насекомых следующие чувства и их рецепторы:

- механическое (!) (сенсиллы, хордотональные органы, Джонстов орган);

- слух (тимпанальные органы);

- химическое (волоски, конусы, пластинки, вкуса);

- гигротермическое (сенсиллы на голове, усиках, лапках и других органах);

- зрение (фасеточные глаза и простые глазки).

Каждый фасеточный глаз состоит из сотен и даже тысяч *омматидиев* (!). Омматидий снаружи образует на поверхности глаза округлую или шестигранную *фасетку* и состоит из 3 видов клеток:

- *оптическая часть* (прозрачный *хрусталик* и лежащий под ним прозрачный *хрустальный конус*);

- *чувствительная часть* (располагается под оптической и образует воспринимающую *сетчатку*, или *ретину*, клетки которой вытянуты вдоль омматидия и образуют обкладку центрального стержня омматидия – зрительной палочки, или *рабдома*);

- пигментная часть (образована пигментными клетками, которые составляют обкладку предыдущих частей, изолируя каждый омматидий друг от друга).

Насекомые обладают 2 видами зрения:

- *аппозиционное* (дневные насекомые);
- *суперпозиционное* (ночные и сумеречные).

Простые глаза, или *глазки*, располагаются между сложными глазами на лбу и темени либо только на темени. Они малы, обычно в числе трех, и расположены треугольником.

6 Выделительная система

Выделительная система подразделяется на три отдельные группы: экскреторную, секреторную и эндокринную систему.

Экскреторная, или собственно выделительная, система. Органами выделения насекомых являются:

а) *мальпигиевы сосуды (!)*. Это слепые на свободном конце трубочки, прикрепленные своим основанием к кишечнику на границе между средней и задней кишкой. Стенки состоят из одного слоя эпителиаля, а снаружи одеты базальной перепонкой. Число колеблется от 2 до 200.

Основные экскреты – продукты азотистого обмена (мочевая кислота), а также катионы калия, натрия, кальция, магния и анионы фосфорной, соляной, угольной кислот и др.

б) *нижнегубные, или лабиальные, железы* (энтогнаты);

в) *жировое тело*;

г) *нефроциты, или перикардимальные клетки* (накапливают вредные вещества в полости тела)

Экзокринная система. Это совокупность желез как кожного (эктодермального), так и другого происхождения. Одни из них участвуют в пищеварении (слюнные и железы средней кишки), другие выделяют вещества механической защиты (восковые, лаковые, шелкоотделительные), третьи образуют биологически активные вещества – *телергоны*.

Эндокринная система. Регулирует обменные процессы и развитие (личиночный рост, линьку, диапаузу, половое созревание, поведение, изменение окраски тела и пр.):

- *нейросекреторные клетки* (синтезируется в клетках и затем транспортируется по аксонам в прилежащие и кардимальные тела, здесь накапливается и выделяется в гемолимфу);

- *прилежащие тела* (секретируют *ювенильный гормон*, или *неотенин* у личинок – развитие личиночных органов и препятствует превращению во взрослую фазу. У имаго стимулирует овогенез у самок и деятельность кардимальных тел);

- *кардимальные тела* (регулируют дыхательный обмен, стимулируют образование липидов в жировом теле и пр);

- переднегрудные железы (есть только у личинок и куколок, выделяют личинный гормон *экдизон*, стимулирующий линьки у личинок и рост их тела).

7 Половая система (!)

Мужская половая система состоит из пары семенников, пары семяпроводов, непарного семяизвергательного канала, придаточных половых желез и копулятивного органа – *эдеагуса*.

Придаточные половые служат для образования сперматофора – мягкой капсулы с порцией сперматозоидов. Он вводится самцом при спаривании в половое отверстие самки или прикрепляется к нему.

Женская половая система состоит из пары яичников, пары яйцеводов, непарного яйцевода, придаточных половых желез, семяприемника и нередко яйцеклада.

Созревшие яйца из яйцевых трубок поступают в парные яйцеводы, затем в непарный яйцевод и оттуда через половое отверстие выходят наружу. В непарный яйцевод впадает тонкий проток семяприемника, или *сперматеки*, который служит для хранения сперматозоидов, попадающих в него при спаривании. Придаточные железы открывают свой проток также в непарный яйцевод и выделяют секрет для приклеивания яйца к субстрату, для обволакивания группы яиц и образования оотеки (тараканы, богомолы) или кубышки (саранчовые) и пр.

ЛЕКЦИЯ 28 НАСЕКОМЫЕ С НЕПОЛНЫМ ПРЕВРАЩЕНИЕМ

1 Способы размножения и типы метаморфоза насекомых

1.1 Способы размножения насекомых

1.2 Эмбриональное развитие

1.3 Постэмбриональное развитие

2 Основные отряды насекомых с неполным превращением

1 Способы размножения и типы метаморфоза насекомых

1.1 Способы размножения насекомых

Размножение у большинства насекомых сопровождается спариванием и оплодотворением, т.е. связано с участием двух полов – поэтому называется обоеполым, или *гамогенетическим*. Большинство насекомых откладывают яйца, но есть и другие способы размножения (!):

а) *живорождение* (эмбриональное развитие завершается в теле матери, вылупление личинок происходит в яйцевых трубках или в процессе прохождения по яйцеводам и вместо откладки яиц на свет производятся личинки – тли, оводы, мухи-кровососки);

б) *партеногенез* (девственное размножение характеризуется отсутствием оплодотворения и наблюдается как у яйцекладущих, так и живородящих насекомых); есть несколько форм:

- *аррентокия* (из неоплодотворённых яиц развиваются только самцы);

- *телитокия* (из неоплодотворённых яиц развиваются только самки);

- *амфитокия* (из неоплодотворённых яиц развиваются самцы и самки).

Кроме того бывает:

- *факультативный, или спорадический* (проявляется непостоянно, возникает при внешних воздействиях или при определённом физиологическом состоянии яйцекладущей самки – непарный шелкопряд, тополёвый бражник);

- *циклический* (правильное чередование гамогенетического и партеногенетического размножения в годичном цикле – тля);

- *постоянный* (общественные насекомые, пилильщики);

в) *педогенез* (размножение на стадии личинки – отдельные жуки и клопы);

г) *полиэмбриония, или многозародышевое размножение* (размножение в фазе яйца – паразитические перепончатокрылые).

Индивидуальное развитие насекомого, или онтогенез можно разделить на 2 периода – развитие внутри яйца, или *эмбриональное*, и развитие после выхода из яйца, или *постэмбриональное*.

1.2 Эмбриональное развитие

Большинство насекомых откладывает яйца (!). Яйцо насекомого – это клетка с ядром, протоплазмой и дейтоплазмой (желтком, необходимым для питания и развития зародыша). Яйцо снаружи покрыто оболочкой – *хорионом*. Под хорионом лежит истинная или желточная оболочка. При образовании хориона остаётся отверстие *микропиле*, служащее для

прохождения сперматозоида при оплодотворении. Размеры и внешний вид яйца разнообразны.

Форма яиц:

- *овальные* (жуки);
- *удлинённые полушаровидные* (совки);
- *бутылковидные* (дневные бабочки);
- *бочковидные* (клопы);
- *со стебельком* (златоглазки, медяницы).

Откладка яиц: по одному, группами, открыто или в субстрат, могут быть защищены, покрыты выделениями половых желез.

Эмбриональное развитие начинается с дробления ядра и передвижения образовавшихся дочерних ядер с небольшими участками протоплазмы к периферии яйца.

Развитие зародыша сопровождается бластокинезом (!): образуются зародышевые оболочки, отчленяются головные сегменты, грудные, брюшные. Основы внутреннего строения начинают закладываться с образованием мезодермы. Из эктодермы происходят все наружные покровы – затем ротовые и анальные отверстия, передняя и задняя кишки. Мезодерма даёт начало мышечной системе, жировому телу, спинному сосуду, оболочке половых желез.

Зародыш начинает совершать движения, захватывает воздух, жидкость из яйца, идёт разрыв хориона и зародыш, превратившийся в личинку, выходит наружу.

1.3 Постэмбриональное развитие

Начинается после выхода из яйца. Этот период характеризуется переходом организма из одной фазы в другую. Такой тип индивидуального развития получил название *метаморфоз*, или *развитие с превращением*.

Сущность метаморфоза – развивающаяся особь претерпевает в течение жизни существенную перестройку своей морфологической организации и особенностей биологии. В связи с этим возникает дифференциация постэмбрионального развития на 2 фазы – личиночную (рост и развитие особей) и взрослую (размножение и расселение). В других случаях между этими фазами возникает промежуточная фаза – куколка. Различают 2 основных типа метаморфоза:

а) *неполное превращение или гемиметаморфоз (!)*. Содержит 3 фазы: яйцо, личинка, имаго. Личинки похожи на

взрослых (сложные глаза, ротовые органы, зачатки крыльев, сходный образ жизни) имагообразные.

Видоизменения неполного превращения:

- *гипоморфоз* (упрощённое неполное превращение – вши, пухоеды, бескрылые саранчовые, кузнечиковые, сверчки, тараканы, палочники, сеноеды, клопы);

- *гиперморфоз* (появление в конце фазы личинки покоящегося состояния – алейродиды, трипсы, самцы кокцид);

б) *полный, или голометаморфоз*. (!). Включает 4 фазы (есть куколка). Личинки не похожи на взрослых, нет сложных глаз, крыльев, живут в разных условиях. У одних есть брюшные ноги, иной ротовой аппарат, у других имеются шелкоотделительные или паутинные железы. Как один из видов встречается *гиперметаморфоз* – усложнение полного превращения (присутствие 2-х форм личинок, а иногда куколок – нарывники).

Кроме этого встречается:

1 *Анаморфоз* – личинки схожи с взрослыми, но имеют меньшее число брюшных сегментов, по мере развития личинки происходит нарастание дополнительных сегментов на вершине брюшка, но полное число достигает только в фазе имаго (бессяжковые).

2 *Протоморфоз* – линька во взрослом состоянии, некоторое сходство личинки со взрослой фазой, но отсутствие разделения личинки на грудь и брюшко (подуры, двуххвостки, щетинохвостки).

2 Основные отряды насекомых с неполным превращением

Надкласс Шестиногие подразделяется на 2 класса: Entognatha (Скрыточелюстные) и Ectognatha (Открыточелюстные).

2.1 Класс Entognatha – Скрыточелюстные

Характеризуются срастанием проксимальной части верхней губы с боковыми участками щёк, что приводит к образованию в голове специальной капсулы – энтогнатного ротового аппарата (!). Глубоко в капсуле находятся мандибулы и максиллы. Подобный ротовой аппарат сочетает возможности сосания и измельчения или перетирания пищи мандибулами и максиллами. Сложные фасеточные глаза редуцированы (сохраняются лишь 6-8 отдельных омматидиев), мальпигиевы сосуды сокращаются до коротких сосочков.

Усики кольчатые с мускулатурой во всех члениках, кроме последнего, а также сохраняются рудименты парных членистых конечностей на брюшке.

Classis Entognatha – Класс Скрыточелюстные

Ordo Protura – Отряд Бессяжковые
Species *Eosentomon transitorium* – Бессяжечник

Ordo Podura (= Collembola) – Отряд Ногохвостки
Species *Podura aquatica* – Подура водяная

Ordo Diplura – Отряд Двуххвостки
Species *Campodea plusiochaeta* – Двуххвостка щетинковая

2.2 Класс Ectognatha – Открыточелюстные

Для них характерно то, что только 1 и 2 членики усиков имеют мускулатуру. На 2 членике расположен джонстонов орган. Предлапка несёт парные коготки, может сохраняться рудимент непарного коготка (эмподий). Между коготками у многих насекомых есть *аролий* (подушечка) или пара лопастевидных придатков – пульвилл. Лапка разделена на членики.

Ротовые органы свободно причленены к головной капсуле.

Тергиты груди вытянуты в боковые лопасти (паранотумы), из которых у Pterygota развились крылья.

Subclassis Pterigota – Подкласс Крылатые (!)

Infraclassis Paleoptera – Инфракласс Древнекрылые

Ordo Ephemeroptera – Отряд Подёнки

Species *Ephemera vulgaris* – Подёнка обыкновенная

Известно примерно 2500 видов. Длина тела без придатков 3-38 мм, максимально – 50 мм; размах крыльев – до 80 мм.

Фасеточные глаза большие, а у самцов некоторых видов глаза двойные, турбановидные, есть 3 простых глазка. Жгутик усиков короткий, в виде щетинки. Ротовые органы имаго редуцированы и имаго не питаются. Передние ноги самцов особенно длинные и служат для удержания самки при копуляции. Крылья с частым жилкованием, передние крылья значительно крупнее задних, в покое складываются над спиной.

Брюшко с 8 парами стигм. Средняя кишка имаго не сообщается с передней и задней кишкой, наполнена воздухом и выполняет функцию тургорного скелета. Мальпигиевых сосудов 40-100. На конце брюшка две членистые церки и парацерк (терминальная нить).

Продолжительность жизни имаго от нескольких часов до десяти дней. За это время происходит спаривание и откладка яиц. Копуляция происходит в полёте. Откладывают яйца в воздухе или прикрепляя их к субстрату в воде.

Личинки имеют трахейные жабры, живут и развиваются в воде, питаются детритом, обрастаниями, мелкими водорослями, частями растений; есть фильтраторы; хищные – крайне редки. Когда

развитие заканчивается, личинка последней стадии выбирается на выступающие из воды растения или предметы и линяют на стадию субимаго (сохранилась только у подёнок); затем, через несколько минут вплоть до одного дня линяют в имаго.

Ordo Odonata – Отряд Стрекозы (!)

Species *Sympetrum flaveolum* – Стрекоза жёлтая

Всего известно около 5600 видов. Это крупные насекомые с размахом крыльев 20-110 мм.

Голова крупная, шире груди, подвижно сочленена с переднегрудью. Большие фасеточные глаза (до 30000 омматидиев на один глаз) играют важнейшую роль при воздушной охоте, для нахождения половых партнёров и при патрулировании индивидуальной территории. Имеются простые глазки. Антенны очень маленькие. Ротовые органы грызущие.

Среднегрудь и заднегрудь сильно развиты, соединены вместе в цельное образование. Ноги выдвинуты вперёд и образуют «ловчую корзину». Крылья большие, почти одинаковые, почти полностью прозрачные с густым сетчатым жилкованием, с *птеростигмой* и *нодусом* (узелком). В покое распростёрты в стороны либо сложены над брюшком.

Брюшко длинное. Ярко окрашенное и состоит из 11 члеников. Мальпигиевых сосудов 50-200.

Откладывают яйца в ткани околородных растений, в воду, на дно водоёмов. Из яйца выходит предличинка, которая быстро линяет в личинку 1 возраста. Личинки всегда хищные. Нижняя губа преобразована в ловчую маску – высоко специализированный хватательный орган, состоящий из удлинённых и подвижно соединённых подподбородка и подбородка, на конце с хватательными образованиями из нижнегубных щупиков. На конце брюшка есть трахейные жабры. Для последней линьки на имаго личинка выползает на торчащий из воды стебель.

Infraclassis Neoptera – Инфракласс Новокрылые (!)

Группа Hemimetabola – Насекомые с неполным превращением

Ordo Blattoptera – Отряд Тараканы

Species *Blatella germanica* – Таркан рыжий, или прусак

Известно около 4000 видов. Размеры составляют 5-100 мм. Пища – растительная и животная. Есть виды, обитающие в муравейниках. Большинство не любят света и прячутся в тёмных укрытиях, образуя скопления (используют феромоны агрегации).

Тело дорсо-вентрально уплощено. Усики длинные, щетинковидные. Фасеточные глаза большие, есть 2-3 простых глазка. Переднеспинка дисковидной формы, полностью или частично покрывает голову. Передние крылья более узкие и сильнее склеротизи-

рованы, чем задние. Крылья в покое лежат плоско на брюшке; у многих крылья редуцированы или отсутствуют.

Ноги бегательные, утраченные ноги личинок могут восстанавливаться. Брюшко – из 10 сегментов. Имеется 80-100 мальпигиевых сосудов. В жировом теле много симбиотических бактерий. Есть брюшные пахучие железы. На конце брюшка развиты церки с волосковидными сенсиллами (воспринимают вибрации и звуковые колебания).

Самки привлекают самцов с помощью феромонов. Яйца расположены в оотеке. У тараканов встречается откладка яиц, яйцеживорождение и живорождение (личинки выходят из оотеки, остающейся в матке или генитальной камере).

Ordo Mantoptera – Отряд Богомолы (!)

Species *Mantis religiosa* – Богомол обыкновенный

Известно около 2300 видов. Размеры 25-170 мм. Голова свободная, подвижная. Большие сложные глаза широко раздвинуты (стереоскопическое зрение). Есть 3 простых глазка. Усики щетинковидные. Ротовые органы грызущие.

Переднегрудь сильно вытянута. Крылья в покое сложены плоско на брюшке. Передние ноги хватательные, средние и задние – ходильные. Это дневные подстерегающие хищники. Брюшко – из 11 сегментов. Мальпигиевых сосудов около 100. У некоторых между задними бёдрами есть непарный слуховой орган.

Самка после или во время копуляции может пожирать самца. Яйца откладываются в оотеку. Некоторые размножаются партеногенетически. Отдельные особи доживают до 8 лет.

Ordo Isoptera – Отряд Термиты (!)

Species *Reticulitermes lucifugus* – Термит обыкновенный

Известно около 3000 видов. Длина тела 2-88 мм. Общественные насекомые с хорошо выраженным половым диморфизмом и развитым полиэтизмом (касты). Питаются растительными материалами (прежде всего, древесиной), переваривая их с помощью симбиотических протистов и бактерий в прямой кишке (ферментационная камера). Некоторые выращивают грибы на растительных остатках в «грибных садах». Рабочие особи обеспечивают питанием всю колонию, заботятся о потомстве и состоянии термитника. Гнёзда устраивают под землёй в мёртвой древесине или возводят масштабные постройки из почвы, глины и собственных выделений.

Тело беловатого или коричневатого цвета. Фасеточные глаза и 2 простых глазка есть только у половых особей; у рабочих и солдат глаза редуцированы. Усики нитевидные. Ротовой аппарат грызущий. Крылья плоско складываются на спине. Переднее и заднее крылья сходны по размерам и жилкованию. У основания крыльев

имеется шов, по которому крылья обламываются после брачного полёта. Брюшко – из 10 члеников, мальпигиевых сосудов – 2-8.

После роения и брачного полёта следуют копуляция, строительство первой брачной камеры и основание новой семьи. Основатели гнезда могут жить до 50 лет.

Ordo Orthoptera – Отряд Прямокрылые (!)

Species *Tettigonia viridissima* – Кузнечик зелёный

Всего известно более 20000 видов. Насекомые средних и крупных размеров. Ротовой аппарат грызущий. Усики нитевидные. Передние крылья кожистые, с прямым жилкованием, образуют надкрылья. Вторая пара крыльев – перепончатая, складывается веером. Задние ноги прыгательные. Самки с яйцекладом. У многих имеются органы звука и слуха.

К прямокрылым относится несколько семейств: семейство Кузнечики (*Tettigonidae*), семейство Сверчки (*Gryllidae*), семейство Медведки (*Gryllotalpidae*), семейство Саранчовые (*Acrididae*).

Яйца откладывают в почву в вырытые яйцекладом ямки. Яйцекладка имеет форму мешочка с земляными стенками и называется *кубышкой*.

Ordo Anoplura – Отряд Вши (!)

Species *Pediculus humanus capitis* – Вошь человеческая головная

Всего известно около 150 видов, паразитирующих на млекопитающих. Питаются кровью хозяев, высасывая её. Тело сплющенное, глаза не развиты, антенны укорочены (3-5 члеников). Ротовой аппарат колюще-сосущий. Ноги цепляющиеся: коготок лапок загибается и вкладывается в промежуток между двумя шпорами голени, и при этом образуется кольцо, охватывающее волос хозяина.

У человека паразитирует человеческая вошь (*Pediculus humanus*), которая образует 2 формы: головную (паразитирует и откладывает яйца – *гниды* – на волосах головы) и платяную (паразитирует на теле и откладывает яйца в складках одежды). Реже встречается лобковая вошь (*Phthirus pubis*).

Ordo Dermaptera – Отряд Кожистокрылые, или Уховёртки (!)

Species *Forficula auricularia* – Уховёртка обыкновенная

Отряд включает около 2000 видов. Длина тела 5-20 мм. Питаются детритом, иногда живыми тканями растений; могут вредить в ульях; некоторые виды хищничают. Активны в сумерках и ночью, а в дневное время прячутся в тесных убежищах.

Фасеточные глаза хорошо развиты, усики нитевидные; ротовые органы грызущие. Передние крылья лишены жилок и превращены в короткие кожистые надкрылья. Задние крылья ухооб-

разные, перепончатые, с хорошо развитым жилкованием. Брюшко – из 10 сегментов, развиты крупные клешневидные церки.

Откладывают яйца в виде отдельных кладок. Широко распространена забота о потомстве (самки остаются в гнезде и охраняют потомство и расплод от хищников и от грибковых заболеваний). Некоторые кормят личинок. Отдельные особи могут доживать до 7 лет.

Ordo Homoptera – Отряд Равнокрылые хоботные (!)

Species *Philaenius sputarius* – Пенница слюнявая

Голова мембранизирована, крылья перепончатые и в покое складываются крышеобразно над брюшком.

Все Homoptera – фитофаги. Ротовой аппарат колюще-сосущий. На заднем конце передней кишки имеется фильтрационная камера, напрямую соединённая со средней кишкой и одновременно сросшаяся с задней кишкой. Избыток всосанной при питании воды из фильтрационной камеры через зону контакта проходит прямо в заднюю кишку, а пищевой материал поступает в сгущённом состоянии в среднюю кишку.

Выделяют 2 группы – Auchenorrhyncha (цикадовые) и Sternorrhyncha (листоблошки, алейродиды, тли и кокциды).

Ordo Hemiptera – Отряд Полужесткокрылые, или Клопы (!)

Species *Dolycoris baccarum* – Клоп ягодный

Всего 40500 видов. Длина тела от 1,5 до 110 мм. Клопы высасывают соки растений, есть также хищники и кровососы. Фильтрационного органа нет; в слепых отростках средней кишки часто живут симбионты. Клопы встречаются на суше и в пресных водоёмах.

Голова прогнатическая, ротовой аппарат – колюще-сосущий. Фасеточные глаза большие, есть 2 простых глазка. Антенны 4-5-члениковые, редко 3-члениковые. Снизу, на боках заднегруди находятся отверстия пахучих желёз («запах клопа»). Передние крылья (полунадкрылья), подразделены на три основные части – кориум, клавус и перепонку. Задние крылья перепончатые. Довольно часто крылья в разной степени редуцированы. Часто имеются звуковые органы.

Яйца клопов часто с хорошо выраженной скульптурой хориона. У некоторых отмечена забота о потомстве.

ЛЕКЦИЯ 29 НАСЕКОМЫЕ С ПОЛНЫМ ПРЕВРАЩЕНИЕМ

1 Голометаболия, типы личинок и куколок

2 Основные отряды насекомых с полным превращением

1 Голометаболия, типы личинок и куколок

Голометаболия, или развитие с полным превращением, кроме стадии яйца, личинки и имаго включает в себя ещё стадию куколки (!).

Фаза личинки начинается сразу после выхода из яйца. Вначале светлая, после отрождения личинка бесцветная, имеет мягкие покровы. У открыто живущих насекомых личинка быстро темнеет и твердеет. После переваривания остатков эмбрионального желтка и вывода экскрементов, личинка вступает в пору усиленного питания, роста и развития. Рост и развитие сопровождаются у них периодическими линьками.

После каждой линьки личинка вступает в следующую стадию, или *возраст*, следовательно, линьки разделяют между собой возраста личинок. В соответствии с числом линек находится и число личиночных возрастов.

Личинки бывают 2 типов:

а) *имагообразные, или нимфы* (насекомые с неполным превращением). Как форма таких личинок – *наяды* (личинки, имеющие жабры, живут в воде – стрекозы, подёнки, веснянки);

б) *истинные* (насекомые с полным превращением).
Классифицируются по (!):

1) внешнему виду:

- камподеовидные (подвижные, темноокрашенные с плотными покровами и с 3 парами грудных ног, хорошо обособленной прогнатической головой – жужелицы, плавунцы, златоглазки);

- червеобразные (малоподвижные, светлоокрашенные, лишены брюшных ног.

- эруковидные, или гусеницеобразные (имеют хорошо обособленную головную капсулу, 3 пары грудных ног, 2-8 пар брюшных).

2) количеству ног:

- *полиподные* (гусеницеобразные);

- *олигоподные* (брюшные ноги отсутствуют – камподеовидные и скарабеевидные);

- *аподные* (безногие);

- *протоподные* (без ног, недоразвиты ротовой аппарат и сегментация брюшка).

Фаза куколки. Особенность куколки – неспособность питаться и очень часто пребывание в неподвижном состоянии. Она живёт за счёт запасов накопленных личинкой, и часто рассматривается как фаза покоя.

В фазе куколки происходит *гистолиз* (распад внутренних органов личинки, не затрагивающий нервную и половую систему, а также спинной сосуд) и *гистогенез* (создание тканей и органов имагинальной жизни).

Гормон линьки – экзидон (необходим для нормального развития личинок).

Существуют следующие типы куколок (!):

а) *открытые* (свободные, лишь прижатые к телу имагинальные придатки (усики, ноги, крылья), характерны для жуков). Поразделяются на:

- *куколки с подвижными жвалами* (используют подвижные верхние челюсти для выхода из кокона, и сами могут совершать движения – сетчатокрылые, ручейники, зубатые моли).

- *куколки с неподвижными жвалами* (жуки, перепончатокрылые, веерокрылые, многие двукрылые).

б) *покрытые* (имеют тесно прижатые и спаянные с телом имагинальные придатки вследствие того, что при последней линьке личинка выделяет секрет, который при затвердевании покрывает куколку твёрдой оболочкой – бабочки, божьи коровки).

в) *скрытые куколки* (покрыты затвердевшей не сброшенной личиночной шкуркой, которая играет роль оболочки или ложнокона – *пупарий* (мухи)).

Перед окукливанием некоторые личинки окружают себя коконом (шёлк, паутина). Иногда место окукливания - стебли растений, земляная колыбелька, открытое окукливание.

2 Основные отряды насекомых с полным превращением

Группа Holometabola – Насекомые с полным превращением (!)

Ordo Coleoptera – Отряд Жесткокрылые, или Жуки

Species *Melolontha melolontha* – *Майский жук западный*

Видовое разнообразие жуков оценивается примерно в 360000 видов. Размеры тела от 0,2 до 160 мм.

Тело жуков сильно склеротизовано. Голова подвижная, у большей части жуков прогнатическая или гипогнатическая. Головная капсула у имаго и большей части личинок закрыта горлом с вентральной стороны; в ряде семейств голова вытянута в головотрубку в виде хоботка. Фасеточные глаза обычно большие, в некоторых группах подразделённые. Простые глазки (один или два) известны только у некоторых видов. Ротовые органы грызущие (редко сосущие), антенны разнообразного строения (нитевидные, четковидные, пиловидные, гребенчатые, булавовидные, пластинчатые, коленчатые, перистые и т.п.).

Крылья передней пары, иначе надкрылья или элитры, сильно склеротизированы. Жилкование (остатки жилкования) надкрылий сохраняется только у немногих жуков; боковые края надкрылий обычно подогнуты на нижнюю сторону и образуют эпиплевры, отделённые от основной части отчётливым перегибом. У летающих видов линия соприкосновения надкрылий называется швом, по ко-

торому у большинства видов происходит плотное смыкание надкрылий. Прочность надкрылий обуславливает защиту не только задних перепончатых крыльев, которые в норме всегда скрыты под надкрыльями, но и позволяет уменьшить склеротизацию тергитов брюшка, в то же время обеспечивая им защиту. Задние крылья жуков, если они имеются, характеризуются сильно модифицированным и упрощённым жилкованием и обычно сложены под надкрыльями. Характер складывания крыльев определяется структурой жилкования. Задние крылья – единственные органы движения в воздухе.

Жуки встречаются практически во всех континентальных экосистемах, биология и морфология удивительно разнообразны.

Ordo Neuroptera – Отряд Сетчатокрылые (!)

Species *Chrysopa perla* – Златоглазка обыкновенная

Около 6000 видов. Длина передних крыльев от 2 до 80 мм. Голова прогнатическая с большими фасеточными глазами, простые глазки, как правило, отсутствуют, антенны многочлениковые, расположены между глазами, ротовые органы грызущие. Крылья более или менее прозрачные, с многочисленными поперечными жилками (сетчатые) и с характерными разветвлениями на концах продольных жилок; в покое крылья складываются крышеобразно над брюшком. Имаго, ведущие хищный образ жизни, питаются довольно часто тлями; у некоторых видов развиты хватательные передние ноги.

Личинки хищные, ротовое отверстие уменьшено до узкой щели. Удлиненные мандибулы и лацинии складываются вместе, образуя канал, по которому личинка способна вводить в тело жертвы пищеварительный сок, а потом всасывать переваренную пищу. Максиллярные щупики у личинок отсутствуют, лапки одночлениковые. Средняя и задняя кишка личинок не имеют прямого сообщения друг с другом, и поэтому непереваренные остатки пищи накапливаются в течение всего развития и выводятся только у имаго. Концы мальпигиевых сосудов лежат под перитонеальной мембраной кишечника (криптонефридий), и только два мальпигиевых сосуда располагаются свободно в полости тела. Экскреты накапливаются и освобождаются только у имаго.

Превращение в куколку происходит в коконе, который строится из секрета мальпигиевых сосудов, выходящего из задней кишки личинки.

Ordo Lepidoptera – Отряд Чешуекрылые, или Бабочки (!)

Species *Vanessa atalanta* – Адмирал

Всего примерно 150000 видов. Размах крыльев от 4 до 320 мм; максимальная площадь крыльев 300 см^2 , а самая длинная гусеница достигает в длину 150 мм.

Усики нитевидные, щетинковидные, булавовидные, веретеновидные или перистые. Фасеточные глаза голые или покрыты волосками, непарный передний глазок отсутствует. Ротовой аппарат сосущий. Крылья бабочек покрыты чешуйками. Чешуйки имеются также и на теле. Во время полёта переднее и заднее крылья сцеплены между собой. У самок некоторых видов наблюдается значительная редукция крыльев, вплоть до полной утраты. Средние и задние ноги служат для сидения на субстрате. Голени передних ног с отростком для чистки антенн. У некоторых видов в конце заднегруди или на I брюшном сегменте есть органы слуха, с помощью которых бабочки могут определять источники ультразвука, посылаемого летучими мышами, которые часто охотятся на ночных бабочек. Для защиты от летучих мышей некоторые виды способны сами генерировать ультразвук, мешающий летучим мышам нападать и дезорганизуящий систему навигации хищников. Среди взрослых бабочек есть виды с дневным и ночным образом жизни; последние охотно летят на источники света. Среди бабочек есть виды, совершающие дальние перелёты; у ряда видов есть сезонные миграции, как у перелётных птиц.

Яйца бабочек часто с хорошо скульптурированным хорионом, есть микропиле. Яйца откладываются поодиночке или большими группами вблизи источника питания гусениц.

Ordo Hymenoptera – Перепончатокрылые (!)

Species *Apis mellifera* – Пчела медоносная

Известно примерно 132000 видов. Размеры, без яйцеклада, от 0,2 до 80 мм и размах крыльев 110 мм.

Ротовые органы разнообразного строения, чаще – грызущелижущие. Переднегрудь тесно связана со среднегрудью. Жилкование крыльев сильно модифицировано и упрощено; и может почти полностью отсутствовать. К особенностям жилкования относятся ланцетовидная ячейка на переднем крыле, а также невозможность чёткого разделения продольных и поперечных жилок. Во время полёта передние крылья соединяются с меньшими задними крыльями крючковидными щетинками на переднем крае заднего крыла, которые фиксируются на подогнутом заднем крае переднего крыла. Нередко крылья отсутствуют.

Hymenoptera – единственные Holometabola, имеющие ортоптероидный яйцеклад. Помимо того, что в него происходит откладка яиц, яйцеклад может быть модифицирован для парализации добычи и оборонительной функции.

Самцы развиваются из неоплодотворённых гаплоидных яиц; самки – из оплодотворённых диплоидных яиц. Биология перепончатокрылых, а также строение имаго и личинок очень разнообразны. В ряде групп перепончатокрылых известна настоящая социальность, связанная с организацией семьи.

Ordo Siphonaptera – Отряд Блохи (!)

Species *Ctenocephalides felis* – Блоха кошачья

Всего известно примерно 2200 видов. Длина тела 0,5–6 мм. Имаго – кровососы, живут на хозяине или в его жилище (в гнезде, норе), что обеспечивает им возможность постоянного контакта с хозяином. Большинство блох более тесно связаны именно с типом жилища, чем с конкретным хозяином.

Тело покрыто твёрдой, гладкой кутикулой, сильно сжато с боков, от светло-коричневого до чёрного цвета. Тергиты и стерниты блох чешуйчато налегают друг на друга.

Все волоски и щетинки направлены назад, что позволяет быстро передвигаться в волосах или перьях хозяина. На заднем крае головы есть ряды зубцов, направленных назад – *ктенидии*; могут быть также на переднегруди и абдомене.

У большинства блох есть пара атипичных однолинзовых глазков на месте фасеточных глаз; однако эти глазки, как и теменные глазки, могут отсутствовать. Усики лежат в углублениях, которые связаны бороздой между собой. У самцов усики могут играть определённую роль при фиксации самок во время спаривания. Ротовой аппарат колюще-сосущий, с четырёхчлениковыми максиллярными щупиками. Колющими частями являются верхняя губа, а также эпифаринкс и лацинии. Четырёхчлениковые нижнегубные щупики образуют ножны хоботка; мандибулы отсутствуют.

Крылья всегда отсутствуют. Задние ноги прыгательные, с сильно увеличенными бёдрами и голеньями.

Относительно большие яйца (0,5 мм) откладываются самкой по 8-10 штук. После этого самка может отложить яйца, лишь напившись крови; за время жизни самка может отложить до 400 яиц. Червеобразные жёлто-белые личинки длиной 4-7 мм безногие и безглазые. Личиночное развитие проходит в гнезде хозяина и продолжается 2-4 недели. Личинки питаются органическим мусором, остатками волос, эпидермиса, а также кровесодержащими экскрементами взрослых блох. Куколка свободная, лежит в спряденном личинкой шелковистом коконе.

Ordo Diptera – Отряд Двукрылые, или Комары и мухи (!)

Species *Musca domestica* – Муха комнатная

Всего 134000 видов. Длина тела в среднем 0,5-60 мм; размах крыльев до 100 мм.

Практически у всех видов крупные фасеточные глаза, обычно 3 глазка, иногда простые глазки частично или полностью отсутствуют. Ротовые органы лижущие и колюще-сосущие.

Передние крылья хорошо развиты у подавляющего числа видов; задние крылья, напротив, редуцированы и превращены в жужжальца. Часть жилок переднего крыла редуцирована, это три анальные жилки и задняя часть кубитальной жилки. Лапки обычно

с парой коготков, под каждым из которых находится пульвилла; между коготками часто развит эмподий.

Двукрылые живут практически во всех наземных сообществах (сухопутных и водных). Личинки питаются практически всеми органическими веществами; более того, двукрылые могут жить в тех местообитаниях, где нет никаких других насекомых (нефтяные лужи). Имаго двукрылых также ведут самый разнообразный образ жизни: они могут хищничать, паразитировать, посещать цветы из-за нектара, сосать кровь, сосать соки растений или могут вообще не питаться.

Большинство видов откладывает яйца, однако встречается яйцеживорождение (*ововивипария*), рождение личинок (*ларвипария*) и даже рождение куколок (*пупипария*).

Некоторые виды – вредители сельского хозяйства, повреждающие культурные растения или переносящие инфекции животных. Многие виды являются переносчиками опасных болезней человека. Двукрылые являются существенным компонентом естественных сообществ (фитофаги, сапрофаги, хищники и паразиты); в частности, они играют важную роль в утилизации мёртвого органического вещества (падаль, экскременты, растительный опад) в детритных пищевых цепях.

ЛЕКЦИЯ 30 ТИП ОНИХОФОРЫ (ОНЫСНОРНОРА) [СУРС]

1 Общая характеристика онихофор

2 Классификация онихофор

1 Общая характеристика онихофор

Онихофоры (от греч. *onychos* – коготки; *phoros* – носитель) – сухопутные животные с чертами промежуточного сходства между червями и членистоногими. Это напочвенные обитатели влажных тропических лесов южного полушария. Толщина их проницаемой для воды кутикулы всего 1 мкм (меньше, чем у тонкой эпикутикулы членистоногих), дыхальца без замыкающего механизма. Потерянная влага восполняется благодаря выпячиванию через щели в кутикуле тонкостенных пузырьков, соприкасающихся с влажными поверхностями. Онихофоры в основном ночные хищники, обнаруживающие добычу с помощью антенн и охотящиеся даже на достаточно подвижных животных типа кузнечиков, разбрызгивая на расстояние до 0,5 м слизеподобное вещество из желез, открывающихся на парных ротовых сосочках по бокам рта. Эта слизь почти мгновенно застывает на воздухе, образуя очень клейкую ловчую

сеть, в которой запутывается потенциальная добыча. Она же используется с целью защиты.

Всего известно около 70 видов онихофор.

Ранее их относили к членистоногим к подтипу трахейных (Tracheata). Позднее выяснилось, что онихофор с трахейными членистоногими сближает лишь конвергентное сходство в приспособлениях к жизни на суше. Было доказано, что онихофоры представляют самостоятельный тип низших целомических животных, который характеризуется основными особенностями:

1 Билатерально симметричные животные с удлинено-цилиндрической, червеобразной формой тела.

2 Тело более чем из двух слоев клеток в толщину, с тканями и органами.

3 Кишечник сквозной, прямой. Перед ним пара ротовых придатков, каждый из которых несет две когтевидные мандибулы (образуют внутреннюю и внешнюю челюстные пластинки). Передняя и задняя кишка с кутикулярной выстилкой; выпячивания (*дивертикулы*) пищеварительного тракта отсутствуют.

4 Тело с 14-43 парами коротких, нечленистых, мясистых ног по всей своей длине. Каждая нога – полое выпячивание стенки тела с терминальной подушечкой, парой коготков и внутренней мускулатурой (хотя движение ноги вызывается сокращением внешних, т. е. лежащих вне ее мышц); каждой паре ног соответствует пара остий сердца и пара выделительных органов.

5 В роли гидростатического скелета хорошо развитый гемоцель; сердце трубчатое, других циркуляторных сосудов нет.

6 Тело покрыто очень тонкой, гибкой, хитинизированной кутикулой. Под эпителием расположены слои кольцевой, косой и продольной гладкой мускулатуры.

7 Органы выделения – сериально повторяющиеся пары мешковидных желез; передняя пара образует слюнные железы, задняя – половые протоки.

8 Органы газообмена – просто устроенные трубчатые трахеи, подходящие пучками к многочисленным мелким дыхальцам.

9 Нервная система с головным мозгом и парой очень широко расставленных вентральных нервных тяжей, соединенных 9-10 комиссурами в каждом из несущих конечности «сегментов», но без отчетливых ганглиев.

Органы чувств – пара кольчатых антенн с небольшим простым глазом в основании каждой.

10 Раздельнополые животные, гонады парные, оплодотворение внутреннее с помощью сперматофоров. Развитие прямое.

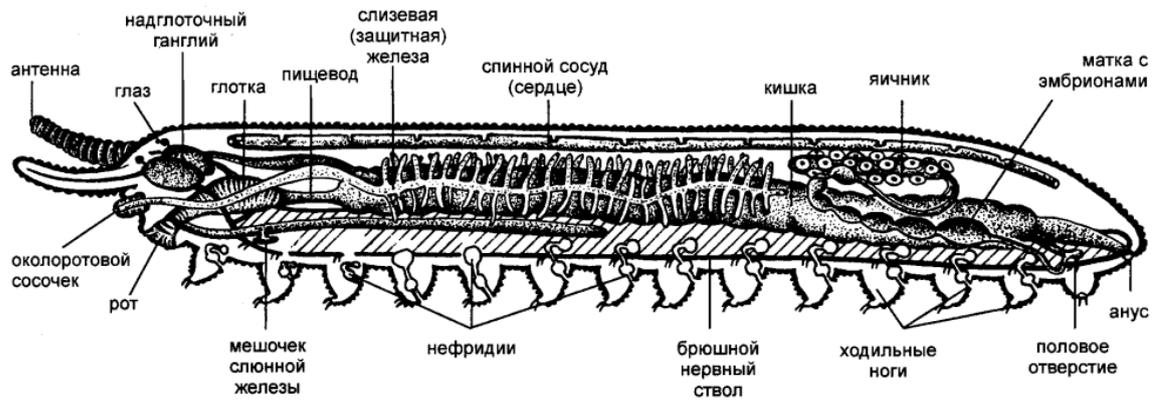


Рис. 1 – Анатомия самки Onychophora

Длительное время онихофоры вызывали интерес исследователей главным образом как живой пример промежуточной стадии между уровнями организации червей и членистоногих. Как и у червей, у онихофор мягкое тело, гидростатический скелет, ресничные выделительные каналы и слой гладкой мускулатуры под эпителием. С членистоногими их сближает наличие конечностей, трахей, сердца с остиями, продольно разделенных кровеносных синусов и челюстей – производных придатков, в данном случае коготков, которыми оканчиваются ходильные ноги. Однако тонкая структура их общих для артропод особенностей явно указывает на независимую эволюцию онихофор и всех известных групп членистоногих. Если они и напоминают внешне, например, древних одноветвистых, то предками их считаться никак не могут. Трахеи онихофор, в частности, – это просто устроенные в основном неразветвленные трубочки, открывающиеся пучками через многочисленные (до 75) дыхальца, разбросанные по поверхности каждого «сегмента» с конечностями. Челюсти онихофор, движущиеся в переднезадней плоскости, действуют независимо друг от друга как разрывающие пищу приспособления (благодаря своим заостренным концам), а не в качестве жующих придатков. К другим особенностям относится строение вентральных нервных тяжей с их многочисленными комиссурами, но без «сегментарных» ганглиев.

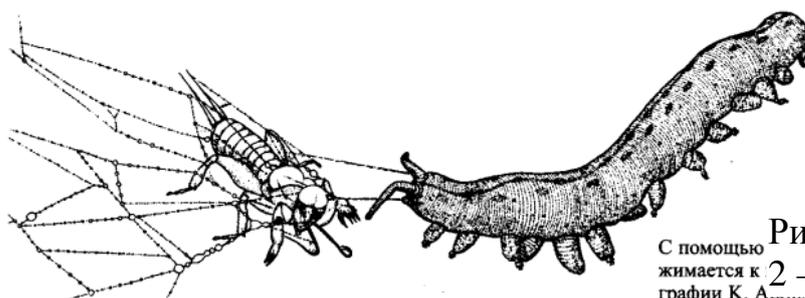


Рис. 2. Onychophora. Ловля добычи. Секрета слюнной железы сверчок прочно прижимается к сетке паутины. По фотографии К. А. ... изменениями С. Brockmann, Гамбург.

2 Классификация онихофор

Phylum Onychophora – Тип Онихофоры

Classis Protracheata – Класс Первичнотрахеальные

Familia Peripatidae – Семейство Перипатиды

Species *Peripatus torquatus*

Достигают 15 см длины, обитают в тропических районах Мексики, Центральной и севера Южной Америки, экваториальной Западной Африке и на юго-востоке Азии.

Familia Peripatopsidae – Семейство Перипатопсиды

Species *Peripatoides novae-zealandiae*

Обитают в Чили, Южной Африке, Австралии и Новой Зеландии.

ЛЕКЦИЯ 31 ТИП МОЛЛЮСКИ (MOLLUSCA), КЛАССЫ: БОРОЗДЧАТОБРЮХИЕ (SOLENOGASTRES), ПАНЦИРНЫЕ, ИЛИ ХИТОНЫ (POLYPLACOPHORA), МОНОПЛАКОФОРЫ (MONOPLACOPHORA)

1 Общая характеристика моллюсков

2 Краткий обзор биологии и классификации некоторых примитивных классов моллюсков

2.1 Класс Бороздчатобрюхие (*Solenogastres*)

2.2 Класс Панцирные, или Хитоны (*Polyplacophora*)

2.3 Класс Моноплакофоры (*Monoplacophora*)

1 Общая характеристика моллюсков (!)

Моллюски (от лат. *molluscus* – мягкий) – это тип целомических животных со спиральным дроблением. На сегодняшний день в составе типа насчитывают более 150000 видов. Моллюски освоили практически все среды обитания: морские и пресноводные водоемы, сушу. В основном это свободноживущие организмы, но также в их составе есть некоторое количество паразитических форм.

Имеют ряд специфических свойств (!):

1 Билатерально симметричные трехслойные животные со сквозным кишечником.

2 Полости тела нет, за исключением кровеносных синусов.

3 Тело несегментировано и весьма изменчиво по форме, но в основном закрученное и часто коническое, обычно вытянутое в дорсовентральном направлении, так что образуется «внутренний мешок». Как правило, спереди располагается голова, несущая

глаза и сенсорные щупальца. В большинстве случаев с вентральной стороны имеется массивная с уплощенной подошвой нога, а сзади – мантийная полость, но все это бывает сильно модифицировано.

4 Защитная наружная дорсальная раковина вырабатывается кожной складкой тела – *мантией* и представлена или несколькими подвижными щитками, или имеет форму колпачка, спирали, или состоит из двух створок. Раковина состоит из 3 слоев:

- *периостракум* – наружный тонкий слой, состоящий исключительно из белка конхолина. Фактически, он представлен двумя плотно прилегающими друг к другу слоями.

- *остракум* – средний слой раковины, состоит из кристаллических призм углекислого кальция (CaCO_3) в обёртке из конхиолина. Структура его может быть весьма разнообразной

- *гипостракум*, или перламутровый слой – внутренний слой раковины, состоит из пластин CaCO_3 , также обёрнутых конхиолином.

В некоторых случаях раковина редуцируется.

5 Пищеварительная система моллюсков состоит из трех отделов. У моллюсков появляются слюнные железы, связанные с глоткой. В глотке у них имеется развита хитиновая, языковидная терка (*радула*), несущая зубы, и способная выдвигаться из ротовой полости наружу. К среднему отделу кишки относятся желудок и связанная с ним пищеварительная железа – «печень».

6 Газообмен у водных осуществляется одной или несколькими парами *ктенидиальных* жабр, расположенных в мантийной полости (иногда они редуцированы). У сухопутных и ряда водных моллюсков есть мантийное «легкое».

7 Кровеносная система незамкнута; сердце окружено перикардиальной полостью мезодермального происхождения, сквозь которую проходит кишка.

8 Имеется пара мешковидных «почек», открывающихся проксимально в перикардиальную полость и впадающих в мантийную полость.

9 Нервная система разбросанно-узлового типа.

10 Типична одна пара гонад с протоками, впадающими в мантийную полость. У примитивных форм половые продукты выводятся через перикардиальную полость и почки.

11 Дробление яиц спиральное.

Развитие не прямое, с личиночными стадиями трохофоры и вेलлигера. Наблюдаются случаи вторичного прямого развития.

2 Краткий обзор биологии и классификации некоторых примитивных классов моллюсков

2.1 Класс Бороздчатобрюхие (*Solenogastres*) (!)

Бороздчатобрюхие представлены примерно 180 видами. Это медлительные животные либо ползают по выделяемой слизи, либо роются в осадке. Многие из них обитают на колониях коралловых и гидроидных полипов. Встречаются на глубинах от сублиторали до 4 км. Географическое распространение слабо изучено.

Длина тела от нескольких миллиметров до 30 см. Тело продолговатое, круглое в поперечнике, с продольной брюшной бороздой, несущей реснички. У некоторых из них в борозде есть рудимент ноги (продольная складка). Мантийная полость расположена на конце тела. Настоящих жабр нет, но у некоторых представителей в мантийной полости имеются складки, участвующие в дыхании. В кутикуле размещены известковые шипы и чешуи. Под кутикулой развит слабый кожно-мускульный мешок, который с брюшной стороны часто полностью редуцирован. В брюшной борозде открываются многочисленные железы, секретирующие слизь, по которой животное скользит с помощью ресничек.

Большое количество желёз имеется также в области передней кишки. У некоторых она преобразована в помпу для высасывания гидроидных полипов или для сбора объектов с субстрата. Радула у многих видов двурядная, её зубы могут схватывать жертву, как щипцы. Примерно у одной трети известных видов радула полностью редуцирована.

Пищеварение происходит в средней кишке. Нет ни желёз средней кишки, ни выделительных органов. Экскреты (мочевая кислота и пигментные гранулы) выводятся наружу нефроцитами через анус.

Кровеносная система незамкнутая. Сердце как бы впячено в перикард с дорсальной стороны и состоит из желудочка и предсердия. Гемолимфа по аорте проталкивается в головную область, далее протекает по лакунам, в основном брюшной стороны, к жабрам и оттуда возвращается к сердцу.

Бороздчатобрюхие – гермафродиты с парными гонадами, расположенными над кишкой. Половые клетки попадают в перикард, а оттуда по гонодуктам – в мантийную полость. Обычна протерандрия; у молодых особей (функциональных самцов) гонодукты могут выворачиваться и использоваться как копулятивные органы. В боковых стенках мантийной полости имеются стилеты, которые действуют для стимуляции полового партнёра, подобно любовным стрелам лёгочных моллюсков.

Оплодотворение внутреннее. Личинка – *перикалимма* или *трохофорообразная*.

Phylum Mollusca – Тип Моллюски, или Мягкотелые (!)
Subphylum Amphineura – Подтип Боконервные
Classis Solenogastres – Класс Бороздчатобрюхие
Ordo Cavibelonia – Отряд Кавибелёнии

Species *Rhopalomenia aglaopheniae* – Ропаломения

Червеобразный моллюск длиной 1-3,5 см. Черты строения типичны для бороздчатобрюхих. Радула редуцирована.

2.2 Класс Панцирные, или Хитоны (*Polyplacophora*)

Исключительно морские животные, живут на твёрдых каменистых и скалистых грунтах мелководий; но некоторые виды могут обитать и на больших глубинах (до 4 км). Известно около 900 видов. Наибольшее широко представлены в районе Австралии. Активны в сумерках. Ползают при помощи волнообразного сокращения мышц широкой подошвы ноги, что облегчается выделением слизи.

Тело овальное или удлинённо-овальное, длиной 0,45-43 см и покрыто на спине 8 пластинами раковины, которые налегают друг на друга, как черепица, и подвижно соединены между собой мягкими связками. 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.

Голова на брюшной стороне под раковиной и отделена бороздой от ноги. Снизу голова и нога окружены мантийным жёлобом, где по бокам имеется до 88 двуперистых жабр. Самые большие жабры – у выделительных отверстий, вперёд и назад от которых они становятся меньше. Число жабр слева и справа может различаться.

Пластины раковины состоят из нескольких кальцинированных слоев: *тегментума*, *артикуламентума* и *гипостракума* (в местах прикрепления мускулов-ретракторов). Тегментум пронизан ветвящимися каналами, внутри которых мантийный эпителий и нервы. У наружных отверстий этих каналов на поверхности раковины находятся чувствительные органы – *эстеты*. В маленьких отверстиях (порах) имеются одиночные сенсорные клетки (микроэстеты), в больших – макроэстеты, состоящие из многих рецепторных клеток, или микро- и макроэстеты вместе. У тропических видов, в первую очередь, макроэстеты дифференцированы в раковинные глаза с линзой и сетчаткой.

Каждая из 8 раковинных пластин соединена с ногой двумя дорсовентральными парами мышц, сокращение которых в основном и превращает ползательную подошву в присоску. Хитоны сворачиваются подобно мокрицам, если их отделить от субстрата.

Питаются обрастаниями, в основном растительными, с добавкой животных (гидроиды, мшанки, усконогие ракообразные). Ротовое отверстие расположено на ротовом поле перед ползательной подошвой; в ротовую полость открываются буккальные или слюнные железы; в выпячивании ротовой полости, под радулой, имеется *субрадулярный орган*, по-видимому, действующий как хеморе-

цептор.

Радула большая, до трети длины тела. В базальной основе радулы укреплено 17 продольных рядов зубов. Поперечных зубных рядов более 40. Радульными зубами пища соскабливается и направляется в глотку. В примыкающую часть передней кишки открываются большие сахарные железы, где секретуется несколько видов энзимов. Пища далее транспортируется в мешковидный или грушевидный желудок, к которому присоединены неравные по величине доли печени, где запасаются пищевые вещества. Средняя и задняя кишка длинные, уложены петлями. Анальное отверстие на вершине сосочка позади ноги в мантийном жёлобе.

Нервная система в виде нервных тяжей, представленных окологлоточным кольцом, парными боковыми и брюшными коннективами, которые соединены многочисленными коннективами. У нескольких видов выражены церебральные ганглии. Другие ганглии могут быть в буккальной области и под радулой.

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 эстетах, иннервируемых от боковых тяжей.

Кровеносная система незамкнутая. Сердце лежит под VII и VIII пластинами в уплощённом перикарде и состоит из трубковидного срединного желудочка и двух боковых предсердий. Желудочек спереди переходит в аорту, от которой ответвляются меньшие артерии. Гемолимфа далее течёт по лакунам и синусам к жабрам и оттуда снова к предсердиям. В гемолимфе растворён гемоцианин; кроме того, пигменты содержатся в отдельных гранулах и в амёбocyтах.

Двуперистые жабры прикреплены к своду мантийного жёлоба.

Экскреция осуществляется при просачивании жидкости сквозь стенку предсердий в перикард, далее в его карманы, от которых начинаются реноперикардальные каналы к продольно вытянутым боковым почечным мешочкам. Выделительные отверстия в мантийном жёлобе слева и справа от ноги.

Половая система проста. Известно несколько гермафродитных видов, но большинство раздельнополые. Исходно парные гонады слиты друг с другом в одну, которая располагается ближе к спинной стороне, на уровне III-VI раковинных пластин. Парные гонодукты выводят гаметы из гонады наружу через правое и левое генитальные отверстия в мантийном жёлобе. Сперматозоиды обычно устроены просто, а ооциты окружены тремя оболочками (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.

Яйцо развивается в воде. Личинка – трохофора (!).

Classis Polyplacophora – Класс Панцирные, или Хитоны
Ordo Neoloricata – Отряд Неолорикаты
Species *Lepidozona retiporosa*

2.3 Класс Моноплакофоры (*Monoplacophora*) (!)

Считалось, что вымерли в девоне, однако в 1952 г. живые их экземпляры были обнаружены в одном из океанических желобов Тихого океана. На сегодняшний момент известно только 20 видов, обитающих на дне Атлантического, Тихого и Индийского океанов на глубинах от 170 до 6500 м. В ископаемом состоянии известны от кембрия до девона и затем – в плейстоцене.

Раковина колпачковидная, 0,9-40 мм длиной, с направленной вперёд макушкой. Восемью парами дорсовентральных мускулов раковина связана с широкой и плоской ползательной ногой.

Нога окружена мантийным жёлобом, в котором помещаются 3-6 пар жабр (*ктенидиев*). Лепестки жабр на дорсальной стороне рудиментарные. Спереди от ноги находится ротовое отверстие, окружённое губами. По бокам ото рта находятся удлинённые отростки – щупальца. Буккальный аппарат с радулой напоминает таковой у хитонов. Пищевод, снабжённый большими карманами, переходит в желудок. Печень парная, каждая разветвлённая доля открывается каналом в желудок слева и справа. Кроме того, в желудке имеется кристаллический стебелёк, несущий энзимы (как у двустворчатых, у некоторых брюхоногих и наутилуса). Далее кишка делает несколько петель и заканчивается анусом на маленькой папилле сзади в мантийном жёлобе.

Нервная система состоит из околоротового кольца с церебральными, буккальными и субрадулярными ганглиями, одной пары боковых и одной пары брюшных тяжей.

Для моноплакофор характерно наличие множества парных органов. Перикард также парный. Каждая околосоудочная сумка содержит 1 желудочек и 2 предсердия. Желудочки находятся по бокам от ректума, вперёд от каждого из них отходит по аорте, которые быстро сливаются в одну непарную переднюю аорту. Далее кровь по синусам и афферентным сосудам попадает к жабрам, а оттуда снова к предсердиям. Для экскреции служат несколько (3-5) пар нефридиальных мешочков, которые открываются в мантийном жёлобе – последняя пара отверстий у последней пары жабр. Средние пары нефридиев служат также для вывода гамет и потому являются «миксонефридиями» – они связаны с 2-4 парами гонад, залегающими вентрально от средней кишки.

Моноплакофоры в основном раздельнополые.

Subphylum Conchifera – Подтип Раковинные (!)
Classis Monoplacophora – Класс Моноплакофоры
Ordo Tryblidiida – Отряд Триблидииды

Species *Neopilina starobogatovi* – Неопилина Старобогатова
Обитает на ветвях горгониевого коралла в периферийной зоне подводного вулкана в юго-западной части Берингова моря на глубине 1200 м.

ЛЕКЦИЯ 32 КЛАСС БРЮХОНОГИЕ (GASTROPODA), КЛАСС ЛОПАТОНОГИЕ (SCAPHOPODA)

1 Общая характеристика брюхоногих моллюсков

2 Строение и особенности лопатоногих моллюсков

1 Общая характеристика брюхоногих моллюсков

Брюхоногие, или гастроподы (!) – обширная и разнообразная группа. Обитают на почве, растениях, в водоемах различного типа. Есть как свободноживущие виды, так и паразиты. В целом брюхоногие моллюски включают около 77000 улитко- и слизнеподобных видов, достигающих 60 см высоты. Их можно разделить на 23 отряда.

Внешнее строение (!). Тело разделено на голову, ногу и туловище. Известковая раковина хорошо развита и достаточно прочна. Она цельная, спирально закрученна либо вправо (*дексиотропная*), либо влево (*лейотропная*). У некоторых (слизни) редуцирована. Отверстие раковины – *устье*, а заостренный край раковины – *вершина*.

С правой стороны края мантии открывается крупное дыхательное отверстие, ведущее в мантийную полость, выполняющую у легочных гастропод функцию своеобразного «лёгкого».

На переднем конце тела различима голова с двумя парами щупалец. Граница отдела совпадает с глубокой бороздой, отделяющей голову от ноги. Передняя пара щупалец – губные. Глазные щупальца заметно длиннее и несут на вершинах вздутия с черными точками глаз (у прудовиков, принадлежащих к отряду сидячеглазых *Vasommatophora*, глаза размещаются у оснований щупалец). Щупальца могут втягиваться в соответствующие пазухи. Будучи утраченными, легко регенерируют. Под правым глазным щупальцем расположено наружное половое отверстие. У отдельных экземпляров из него может высываться наружу мужской копулятивный орган – *пенис*.

В глубине щели между головой и передним краем ноги расположено ротовое отверстие.

Ротовой аппарат гастропод обычно имеет в своем составе жесткую роговую (конхиолиновую) челюсть, имеющую форму дугообразной кутикулярной пластинки с 6–7 поперечными гребнями. Челюсть расположена на границе ротовой полости и глотки. Для

брюхоногих моллюсков также весьма характерно наличие радулы.

Внутреннее строение (!). В составе *мантийного комплекса органов* представлены элементы кровеносной, выделительной и дыхательной систем. В мантийной полости нелёгочных моллюсков расположены их органы дыхания – жабры (*ктенидии*). У лёгочных моллюсков мантийная полость выполняет функции лёгкого, обеспечивающего дыхание в воздушной среде. Стенки мантийной полости пронизаны множеством кровеносных сосудов, образующих на внутренней стороне мантийной складки рельефную сеть. Среди них выделяется ствол собирающей их легочной вены, впадающей в предсердие. Сердце располагается рядом с крупной желтоватой областью залегания почки. Размещается она в мешкоподобном перикарде, который представляет собой остаток целома.

Выделительная система у моллюсков нефридиального типа. Воронка нефридия («почки») открывается в перикард. От «почки» к мантийной полости идет мочеточник. Там он открывается наружным выделительным отверстием.

Остальные внутренние органы виноградной улитки залегают внутри туловищного (висцерального) мешка и составляют так называемый *висцеральный комплекс органов*. В состав этого комплекса входят элементы главным образом пищеварительной, нервной и половой систем.

Пищеварительная система. На границе ротовой полости и глотки расположена дугообразно изогнутая роговая челюсть с радулой (!). Глотка отличается мощными мускулистыми стенками. Далее она переходит в тонкий пищевод, а тот – в длинный широкий зоб. Дольчатые наросты на стенках зоба – слюнные железы, протоки которых идут вдоль пищевода и открываются в глотку. Сужаясь, зоб переходит в энтодермальный желудок. Далее следует средняя кишка, окруженная петлями мощно развитой «печени». В ней осуществляется переваривание поступающей из желудка и средней кишки пищи. Непереваренные остатки направляются в заднюю кишку и удаляются через анальное отверстие, расположенное около дыхательного.

Нервная система (!) брюхоногих моллюсков разбросанно-узлового типа и состоит из 5 пар нервных узлов, или ганглиев:

- 1) *церебральные*, или *головные*, расположены в голове над глоткой и иннервируют органы чувств (щупальца, глаза);
- 2) *педальные*, или *ножные* (иннервируют ногу);
- 3) *плевральные* (иннервируют мантию);
- 4) *париетальные* (иннервируют ктенидии и осфрадии);
- 5) *висцеральные* (иннервируют внутренние органы).

Половая система (!). Гастроподы гермафродитны, женские и мужские половые продукты попеременно вырабатываются *гермафродитной железой*. Она располагается между лопастями печени. От железы отходит единый гермафродитный проток, идущий к бел-

ковой железе. Залегают она вблизи печени, имеет различные размеры, в зависимости от состояния репродуктивной системы. Белковой железой вырабатываются идущие на развитие зародыша пластические вещества. Далее следует семяйцепровод в виде широкой гофрированной трубки, он четко разделяется на два протока:

- а) толстый трубчатый яйцевод;
- б) тонкий семяпровод.

Таким образом, протоки женской и мужской половых систем здесь разделяются. Яйцевод вскоре переходит в расширенное влагалище с упругими мускулистыми стенками. Во влагалище открывается канал семяприемника. Во влагалище впадает проток пальцевидных желез. Рядом находится продолговатый мешок «любовной стрелы», имеющий упругие мускулистые стенки. Залегающая в них «любовная стрела» имеет вид толстой известковой иглы. Во время копуляции она выдвигается из половых путей и вонзается в покровы тела полового партнера.

Семяпровод переходит в семяизвергательный канал, пронизывающий трубчатый копулятивный орган – пенис, находящийся в мешке пениса. Мешок пениса открывается в половую клоаку. Также у основания мешка семяпровод принимает длинный нитевидный бич. Это придаточная железа, принимающая участие в формировании сперматофоров – упакованных порций семенной жидкости. В пакетированном виде сперма поступает во влагалище и канал семяприемника полового партнера. В семяприемнике оболочки сперматофоров разрушаются, освобождая содержимое.

Наружное половое отверстие у легочных моллюсков располагается под правым глазным щупальцем.

У морских брюхоногих развитие происходит с метаморфозом, личинка – велигер (!). У пресноводных и сухопутных – прямое.

Classis Gastropoda – Класс Брюхоногие (!)

Subclassis Pulmonata – Подкласс Лёгочные

Ordo Stylommatophora – Отряд Стебельчатоглазые

Species *Helix pomatia* – *Виноградная улитка*

Вид расселился во всех, кроме северных, частях Европы и на побережье Балтийского моря. Обитает в зарослях кустарника, на светлых лесных опушках, в садах, парках. Улитка находится в активном состоянии с весны до первых холодов, после чего зарывается в почву на глубину до 30 см и впадает в анабиоз. Как правило, зимует в одних и тех же убежищах. Во время анабиоза устье раковины закрывается известковой пробкой – *эпифрагмой*.

В природе виноградная улитка живет в среднем 7-8 лет, но нередко может дожить и до 20 лет, если не будет съедена хищником.

Ordo Basommatophora – Отряд Сидячеглазые (!)

Species Limnaea stagnalis – Большой прудовик

Самый обычный и крупный из европейских прудовиков, до 6 см в высоту и 3 см в ширину. Окраска изменчива благодаря различным налётам. Предпочитает спокойные, богатые растительностью водоёмы. Форма раковины может меняться в зависимости от условий обитания. Питается водными растениями и падалью.

2 Строение и особенности лопатоногих моллюсков

Лопатоногие, или скафоподы (!) – исключительно морские, удлинённые, билатерально симметричные раковинные моллюски, обитающие во всём Мировом океане, от эулиторали до глубины 7 км. В ископаемом состоянии известны с ордовика, а в современной фауне представлены 350 видами. Мантия и раковина срастаются в трубку. Раковина открыта с двух концов, обычно слегка изогнутая и коническая. Через большее отверстие, где находится главная часть мантийной полости, может высовываться нога со своими придатками. Меньшее противоположное отверстие позволяет обитающей в осадке скафопode контактировать с поверхностью грунта и проводить воду через мантийную полость.

Голова состоит из ротового конуса с ротовым отверстием и кожных лопастей, расположенных в виде розетки. У основания ротового конуса берёт начало пучок длинных растяжимых *каптакул* (ловчих нитей), которые на конце утолщены в виде колбочек и полые. Каптакулы ресничные, они пронизывают осадок в поисках фораминифер и интерстициальных организмов. Жертвы приклеиваются к колбочкам секретом двойных желёз и при сокращении продольных ретракторов в каптакулах подтягиваются в мантийную полость к ротовому конусу.

Нога цилиндрическая, на конце конически заострённая или дисковидно плоская с папиллами по окружности. С помощью ноги животное закапывается. Мускульными сокращениями нога утончается и заостряется; на ноге могут быть боковые эпиподиальные лопасти.

При перекачке гемолимфы в ногу, она вытягивается и глубже проникает в песчаный или илисто-песчаный грунт. Затем, при повышении давления гемолимфы и одновременном расслаблении кольцевой мускулатуры нога утолщается, а эпиподиальные лопасти расширяются и заякоривают ногу в грунте. При сокращении обоих ретракторов ноги подтягивается остальное тело с раковинной. Время от времени, с помощью сокращения ноги вода с силой выбрасывается из мантийной полости. Нормальный же поток воды через мантийную полость организуют ресничные поля мантийного эпителия.

Мантия сначала закладывается в виде двух лопастей, затем срастающихся в сквозную трубку, которая на обоих концах может

закрываются сфинктерами. Мантийная полость простирается по всей длине раковины и тела. Раковина построена из призматических и перекрёстно-ламеллярных слоев извести, которые по микроструктуре те же, что у двустворчатых моллюсков.

Нервная система билатерально симметрична, с парными церебральными, плевральными, педальными и висцеральными ганглиями. Кроме того, есть маленькие субрадулярные ганглии и периферические ганглии в каптакулах. В ноге находится парастатоцистов с многочисленными, очень мелкими статолитами. Чувствительные клетки в основном локализованы в каптакулах. О наличии осфрадий, пока точно неизвестно; глаз нет. Имеется субрадулярный орган – хеморецептор.

Жабры отсутствуют, дыхание осуществляется всем мантийным эпителием. Пищеварительная система устроена просто. Рот и анус на противоположных концах тела, в области желудка кишечный тракт поворачивает, средняя кишка сначала направляется ко рту, потом назад и, наконец, заканчивается анальным отверстием медианно в мантийной полости. Пища доставляется в рот, раздавливается и далее проталкивается относительно большой радулой (5 зубов в поперечном ряду). В желудке осуществляется внеклеточное пищеварение, а в прилегающих железах средней кишки – всасывание. Средняя кишка делает 3 петли.

Кровеносная система очень проста и состоит из лакун.

Выделительная система имеет примитивные черты. Пара лопастных почечных мешочков, которые не имеют связи ни друг с другом, ни с перикардом; они открываются короткими каналами в мантийную полость около анального отверстия. Правый почечный мешочек соединён с гонадой и выводит гаметы.

Скафоподы раздельнополы; гонада расположена в верхней части внутренностного мешка. Оплодотворение происходит в воде. Развитие эмбриона идёт под защитой яичевой оболочки до стадии гастролы, после чего личинка вылупляется и живёт в планктоне за счёт запаса желтка. У личинки позади рта закладываются две мантийные складки, которые затем срастаются. Таким же образом объединяются две части раковинного зачатка с образованием единой трубки.

Classis Scaphopoda – Класс Лопатоногие (!)

Ordo Dentaliida – Отряд Денталииды

Species *Dentalium entails*

Живет в Баренцевом море, образуя значительные скопления на песчаных грунтах с примесью ракушки. Встречается преимущественно на глубинах 50-110 м, где он наиболее многочислен. Окраска ее напоминает цвет слоновой кости, иногда раковина бывает молочно-белого цвета.

ЛЕКЦИЯ 33 КЛАСС ДВУСТВОРЧАТЫЕ (BIVALVIA), КЛАСС ГОЛОВОНОГИЕ (CERHALOPODA)

1 *Общая характеристика представителей класса Двустворчатые*

2 *Краткое описание строения и биологии класса Головоногие*

1 **Общая характеристика представителей класса Двустворчатые (!)**

1.1 *Внешнее строение*

Тело моллюска заключено в овальной формы двустворчатую раковину. Передний конец тела несколько расширен, задний – сужен. Створки раковины могут быть как симметричны, так и нет. Наиболее выпуклый участок каждой створки носит название макушки (верхушки, пупка). Внутренне строение раковины типично для моллюсков.

У отдельных экземпляров створки раковины могут быть открыты, между ними высовывается участок желтовато-белой килевидной ноги. Створки раковины подложены складчатой беловатой пленчатой тканью – мантией.

В составе запирающего аппарата присутствует лигамент (гибкая связка), краевые, или латеральные зубцы (замок) и мускулы-замыкатели (*аддукторы*).

Существует несколько видов замков:

- 1) *таксодонтный*: много мелких равных зубцов;
- 2) *гетеродонтный*: ограниченное число разных по форме зубов;
- 3) *десмодонтный*: на одной створке два зуба слиты в ложковидное образование;
- 4) *дизодонтный*: без зубов;
- 5) *изодонтный*: несколько симметричных зубов;
- 6) *гемидапедонтный*: маловыдающиеся зубы.

Лигамент и мускулы-аддукторы функционируют как антагонисты.

1.2 *Внутреннее строение (!)*

Тело моллюска укрыто складками мантии. Сзади с брюшной стороны заднебрюшной край мантии пигментирован и может нести чувствительные сосочки. Здесь располагаются два сифональных отверстия. Нижнее соответствует вводному (жаберному) сифону, через него вода поступает к жабрам, лежащим в мантийной полости. Верхнее – выводному (клоакальному) сифону.

Тело двустворчатых моллюсков подразделяется на два отдела: ногу и туловище, головной отдел редуцирован. Лопастевидная нога выдается между мантийными складками с брюшной стороны.

Она отличается особой упругостью, поскольку ее внешняя часть практически полностью состоит из мышечной ткани. Благодаря сокращениям ее мускулатуры моллюск движется по дну водоема, прочерчивая в грунте неглубокую борозду.

В мантийной полости расположены две мелко исчерченные желтовато-коричневые пластинки – левая наружная и внутренняя полужабры.

Ротовое отверстие располагается у переднего края основания ноги ниже переднего мускула-аддуктора. Оно окружено двумя парными удлинено-треугольными листовидными ротовыми лопастями (парусами), покрытыми мерцательным эпителием. По желобкам, образованным лопастями каждой стороны тела, отфильтрованные пищевые частицы направляются в ротовое отверстие.

Пищеварительная система (!). Отфильтрованные частицы (детрит, микроорганизмы и минеральные взвеси) поступают ко рту. За ротовым отверстием следует короткий трубчатый пищевод, переходящий в желудок. Глотка и ее вооружение (челюсть, радула) у двустворчатых моллюсков редуцированы. В желудок открываются протоки «печени», которая занимает основание ноги и некоторую часть туловища. В ней не только вырабатываются пищеварительные ферменты, но и в значительной мере осуществляется процесс пищеварения. Ткани печени имеют губчатое строение. От желудка отходит длинная и тонкая средняя кишка, которая делает многочисленные петли в основании ноги. Задняя кишка начинается у места вхождения кишечной трубки в перикардальную сумку, над задним мускулом-аддуктором она открывается в клоакальную камеру.

Органами дыхания двустворчатых являются ктенидиальные жабры. У настоящих пластинчатожаберных моллюсков они состоят из нитей, соединенных мостиками и образующих пористые решетчатые пластинки. Обращенный к мантии листок называется наружным, или латеральным, тогда как второй – внутренним, или медианным. Каждый листок образован парой сросшихся по брюшному краю перфорированных пластинок, между которыми имеется внутрижаберное пространство. Жабры и внутренняя поверхность мантийных складок покрыты мерцательным эпителием. Благодаря его активному функционированию вода с растворенным в ней кислородом и взвешенными пищевыми частицами поступает в мантийную полость и прогоняется через жаберные ходы. Далее вода поступает в наджаберную полость и, унося экскреты (а в период размножения и половые продукты), удаляется через выводной (клоакальный) сифон.

В зависимости от степени эволюционного преобразования двустворчатые имеют несколько видов жабр (!):

1) *протобранхии* (одна пара ктенидиев расположена в мантийной полости таким образом, что создаваемый ресничками поток

входящей воды сначала проходит через жабры и далее через верхнюю часть мантийной полости к выводному отверстию);

2) *септибранхии* (горизонтальная септа разделяет мантийную полость; через отверстия в септе вода течёт в дорсальный отсек мантийной полости и далее выходит наружу);

3) *филибранхии* (многочисленные жаберные нити свисают с крыши мантийной полости и внизу загибаются вверх, наподобие шпильки для волос; между собой нити скреплены и стабилизированы, как минимум, группами ресничек);

4) *эуламеллибранхии* (соседние нити, а также нисходящие и восходящие ветви одной нити связаны тканевыми мостиками, что сильно увеличивает активную поверхность жабры).

Кровеносная система. Жабры пронизаны сетью кровеносных сосудов. По ним кровь поступает от жабр к предсердиям. Сердце находится в перикардиальной сумке, представляющей собой участок целомической полости и располагающейся позади переднего мускула-аддуктора, ближе к центральной части туловища. По бокам к продолговатому желудочку сердца примыкает пара предсердий, имеющих тонкие пленчатые стенки. Сквозь всю перикардиальную полость проходит кишечная трубка. При сокращении желудочка кровь нагнетается в переднюю и заднюю аорты и далее в более мелкие сосуды и лакуны полости тела.

Нервная система (!) разбросанно-узлового типа. Парные церебро-плевральные ганглии размещаются по бокам от ротового отверстия там, где оканчиваются ротовые лопасти, висцеропариетальные – внутрь от заднего мускула-аддуктора и немного вперед от анального отверстия. Педальные ганглии залегают в основании ноги среди лопастей гонады.

Выделительная система представлена парными почками, или *Боянусовыми органами*, которые залегают ниже перикардия. Мерцательные воронки (нефростомы) метанефридиев обращены в перикардиальную полость моллюска. Выделительные отверстия открываются в мантийную полость. Функции органов выделения выполняют также парные перикардиальные железы, или *Кеберовы органы*. Они расположены сбоку и впереди от сердца, прилегая к внутренней стенке перикардия. Экскреты поступают сначала в перикардиальную полость, а затем выводятся почками.

Половая система. Двустворчатые раздельнополы, однако половой диморфизм не выражен. В отдельных популяциях присутствует та или иная доля гермафродитных особей. Парная гонада залегает в задней части основания ноги и многократно пронизывается петляющей средней кишкой. Парные половые протоки открываются в наджаберную полость моллюска.

Развитие с метаморфозом (!): личинка – *велигер* (морские), *глохидий* (пресноводные) или прямое (перловицы, горошинки и др.).

Classis Bivalvia (= Lamellibranchia) – Класс Двустворчатые, или Пластинчатожаберные (!)

Superordo Palaeoheterodonta – Надотряд Настоящие пластинчатожаберные

Ordo Unionoida – Отряд Униониды, или Перловицы

Species *Anodonta cygnea* – Беззубка

Species *Unio pictorum* – Перловица

Беззубка – это пресноводный двустворчатый моллюск, постоянный обитатель стоячих или медленно текучих вод – прудов, озёр и рек в Европе, Передней и Средней Азии, в Сибири. Беззубка перемещается по дну со скоростью 20–30 см/ч. Питаются, отфильтровывая из воды частицы органических веществ. Оплодотворённые яйца самки вынашивают в наружных жабрах в течение осени и зимы. Весной из яиц выходят личинки (глохидии).

2 Краткое описание строения и биологии класса Головоногие (!)

Наиболее высокоорганизованный класс моллюсков. Большинство ныне живущих представителей не имеет наружной раковины, которая превратилась у них во внутреннее, опорное образование. У некоторых форм скелет совершенно отсутствует. Исключительно морские животные. Ныне живущих головоногих известно всего около 200 видов, ископаемых – несколько тысяч.

2.1 Внешнее строение

Основная группа современных головоногих не имеет наружного скелета. Тело состоит из сложно устроенной головы с венцом щупалец или рук, окружающих ротовое отверстие, и туловища, различного по форме. Щупалец может быть восемь, десять или множество (наутилусы). Щупальцы несут присоски, а иногда и роговые крючки для захвата добычи. Кроме щупалец на голове имеется два глаза, по одному с каждого бока. Глаза обычно ярко окрашены, чаще всего они изумрудно-зеленые.

Туловище может быть или стройное, удлиненное, имеющее торпедообразную форму (кальмары), или более массивное, несколько сплюснутое в спинно-брюшном направлении (каракатицы), или, наконец, округлое мешковатое (осьминоги).

На брюшной стороне тела у всех головоногих имеется – воронка, открывающаяся в полость мантии и играющая роль при движении головоногих.

Окраска головоногих очень разнообразна.

2.2 Внутреннее строение (!)

Раковина у большинства ныне живущих форм состоит из бо-

лее или менее хорошо развитой спинной пластинки. В некоторых случаях (у каракатиц) она массивная, известковая (так называемая «кость» каракатицы), в других (у кальмаров) – тонкая, роговая.

Кроме спинной пластинки у большинства двужаберных имеются головные хрящи, защищающие, подобно черепу позвоночных головной мозг. Состоят эти хрящи действительно из хрящевой ткани, что является единственным случаем наличия хрящевой ткани у беспозвоночных.

Полость тела находится у головоногих в различной степени редукции. Сравнительно хорошо развит целом у корабликов. У десятиногих он редуцирован сильнее, а у осьминогов еще больше, даже сердце лежит у них вне целома, что является единственным исключением среди всех моллюсков.

Пищеварительная система начинается ротовым отверстием, расположенным на голове внутри венца щупалец. В ротовой полости находится пара мощных роговых челюстей в виде птичьего клюва, и радула с острыми зубами. В ротовую полость впадает одна или две пары слюнных желез. Далее идет пищевод, переходящий в желудок. В желудок открываются протоки объемистой, иногда сложно устроенной, печени. От желудка отходит кишка, образующая более или менее сложную петлю и открывающаяся в мантийную полость. Недалеко от анального отверстия в кишечник у многих головоногих впадает чернильная железа, в которой вырабатывается особый черный секрет.

Дыхательная система представлена двумя или четырьмя типичными жабрами, расположенными в мантийной полости.

Кровеносная система почти замкнутая. Сердце состоит из желудочка и двух или четырех предсердий. Венозная кровь поступает в жабры, причем у некоторых форм под каждой жаброй имеется особое расширение – *жаберное сердце*. Из жабр окисленная кровь направляется в предсердия, оттуда в желудочек и далее разносится по всему телу, изливаясь местами в кровеносные синусы.

Выделительная система представлена нефридиями, у большинства, соединяющихся с полостью тела или ее рудиментом и открывающихся в мантийную полость. Характерна тесная связь между почками и кровеносной системой. Некоторые сосуды образуют слепые выпячивания, вдающиеся в почки, благодаря чему значительно увеличивается поверхность соприкосновения эпителия почки со стенкой сосуда.

Нервная система (!) наиболее сложно устроенная среди беспозвоночных. Состоит она из центральной части или головного мозга и периферической части. Головной мозг представляет собой мощное скопление нервных ганглиев, расположенное вокруг пищевода и состоит из 14 отделов. Верхнюю часть мозга составляют два головных ганглия, от которых отходят слуховые, обонятельные и зрительные нервы. Последние образуют при своем основании два

больших глазных или оптических ганглия. По бокам головного мозга расположены два плевральных ганглия, от них нервы отходят к мантии. Нижняя часть мозга образована в передней своей части двумя педальными ганглиями, а в задней – двумя туловищными.

Периферическая нервная система состоит из нервов и немногих ганглиев.

Половая система (!). Все головоногие раздельнополые организмы, причем иногда половой диморфизм выражен очень резко. Примером такого случая может служить аргонавт Половая железа, обычно непарная, занимает самый задний конец тела. Женская система представлена яичником, обычно парными яйцеводами и рядом дополнительных желез. Мужская система состоит из семенника и сложно устроенных выводных протоков. Имеется особый орган, где происходит формирование сперматофоров, т.е. пачек сперматозоидов. Сперматофоры различны по форме, они могут иметь вид длинных бутылочек или просто трубочек, в которых помещается сперма.

Classis Cephalopoda – Класс Головоногие (!)

Subclassis Nautiloidea – Подкласс Наутилиды

Ordo Nautilida – Отряд Наутилусы

Species *Nautilus pompilius* – Наутилус

Единственные среди современных головоногих моллюсков, имеющие наружную спиральнозакрученную раковину. Спиральная раковина диаметром 15-23 см разделена на 35-38 камер, последовательно соединенных длинным сифоном. Сам моллюск живет в передней, самой большой камере. Раковина используется как плавков и балласт. Число щупалец – до 90, все гладкие, без присосок. Парных органов 4 (предсердия, почки, жабры). Воронка состоит из двух несросшихся лопастей. Живут в Индийском и Тихом океанах на глубинах 50-650 м, активны ночью. Питаются живыми ракообразными, а также их экзuviaми и, возможно, экскрементами.

Subclassis Coleoidea – Подкласс Колеоидеи (!)

Ordo Sepiida – Отряд Каракатицы

Species *Sepia officinalis* – Каракатица

Обитает в в Восточной Атлантике, Средиземном море, Северном море, длиной до 65 см, из которой 30 см приходится на ловчие щупальца. Руки имеют 4 ряда присосок. Цвет изменчивый – на спине обыкновенно буроватый со светлыми пятнами и полосами, на брюхе немного светлее, на руках зеленоватый, на плавниках фиолетовый, но окраска быстро меняется в зависимости от настроения и обстоятельств. Слегка зарывшись в песок, подстерегает добычу, в основном, раков и крабов, которых умерщвляет укусом челюстей. Уходя от преследователей (рыб, птиц, морских млекопитающих), опорожняет содержимое чернильного мешка. Брачные партнёры

долгое время живут вместе; в весеннее время самка откладывает примерно 550 яиц одной гроздевидной массой. Употребляется в пищу. Из жидкости чернильного мешка готовится коричневая краска (сепия).

ЛЕКЦИЯ 34 ТИП ЩУПАЛЬЦЕВЫЕ (LOPHOPHORATA, = TENTACULATA)

- 1 *Общая характеристика лофофоровых (щупальцевых)*
- 2 *Класс Форониды (Phoronida)*
- 3 *Класс Плеченогие (Brachiopoda)*
- 4 *Класс Мшанки (Bryozoa)*

1 Общая характеристика лофофоровых (щупальцевых)

Лофофоровые (!) – это прикрепленные или сидячие животные, и их тело защищено секретлируемым наружным покровом. Он бывает в виде хитиновых трубок, внутри которых животные свободно двигаются, или же студенистых, хитиновых или известковых раковин или домиков, постоянно соединенных с эпидермисом.

Обычно к лофофоровым относят три группы организмов: форониды (Phoronida), плеченогие (Brachiopoda) и мшанки (Bryozoa). Ряд исследователей указывают их как отдельные типы, остальные – лишь как классы типа Щупальцевые (Tentaculata), или Лофофоровые (Lophophorata). Имеют ряд общих признаков:

1 Имеют *лофофор* – циклический, подковообразный, в виде сложного завитка или складчатого кольца орган с покрытыми ресничками полыми щупальцами, функционирующий как аппарат для фильтрации пищевых частиц из толщи воды. Лофофор, окружающий рот (но не анус), гидростатически поддерживается собственной полостью тела.

2 Тело лофофоровых состоит из трех отделов:

- просома (мелкая преоральная часть);
- мезосома (несет рот и лофофор);
- метасома (включает остальные системы органов, а также анус у основания лофофора).

У большинства лофофоровых просома утрачена и, даже если присутствует, крайне мала.

3 Стенка тела – однослойный эпителий, который выделяет наружный скелет из органического вещества (может быть пропитан CaCO₃). Эпителий подстилается кольцевыми и продольными мышцами.

4 Полость тела – целом, состоящий из трех отделов в соответствии с сегментацией тела. Имеются 1-2 пары целомодуктов, выполняющих функцию органов выделения.

5 Кровеносная система у некоторых развита, а у других реду-

цирована.

6 Нервная система базиэпидермальная.

7 Большинство – гермарфодиты. Имеют т.н. «гонады», которые представляют собой не оформленные органы, а просто рыхлые перитонеальные скопления половых клеток.

8 Дробление радиальное и недетерминированное.

9 Развитие с метаморфозом. Дробление яйца полное, не спирального типа. Личинка трохофорообразная.

2 Класс Форониды (Phoronida) (!)

Форониды (от родового названия *Phoronis*, одного из эпитетов египетского божества Изиды) – это морские сидячие черви, постоянно обитающие в секретлируемых ими хитиновых трубках, частично погруженных в мягкий осадок или, реже, прикрепленных к твердому субстрату. Достигают в длину 50 см, но обычно – менее 20 см, причем большую часть длины тела занимает метасома, или туловище. Единственная заметная внешне часть тела – крупный и топографически терминальный лофофор – аппарат для фильтрационного питания, который может нести до 1500 образованных мезосомой щупалец, расположенных в совокупности подковой; у видов с особенно большим числом щупалец свободные концы «подковы» закручиваются в спирали.

Специфические признаки:

1 Билатерально симметричные, червеобразные животные.

2 Кишечник сквозной, U-образной формы.

3 Олигомерное тело из трех отделов, каждый со своим единым целомом. Просома и мезосома очень мелкие, вторая с крупным лофофором, поддерживаемым мезоцелом; метасома крупная и удлиненная.

4 Стенка тела без кутикулы, с мышечными слоями.

5 Замкнутая кровеносная система с гемоглобином, заключенным в форменные элементы.

6 Одна пара эмунокториев, напоминающих метанефридии (у личинок – протонефридии).

7 Нервная система диффузная, базиэпидермальная.

8 Дробление яиц радиального типа.

9 Развитие не прямое, обычно с личиночной стадией – *актинотрохой*.

10 Большинство форонид – гермафродиты, некоторые – раздельнополые. Половые клетки образуются в перитонеуме, а затем попадают в метацель, откуда выводятся во внешнюю среду через нефридии. Оплодотворение наружное, хотя яйца и личинки могут «инкубироваться» в полости, образованной лофофором, или внутри трубки в течение 40–50% периода развития. Один вид способен размножаться бесполом способом путем поперечного деления и

почкования, другой – только поперечным делением.

Известно только десять видов, помещаемых в два рода одного семейства.

Phylum Tentaculata (=Lophophorata) – Тип Щупальцевые, или Лофофоровые (!)

Classis Phoronida – Класс Форониды

Familia Phoronidae – Семейство Форониды

Species *Phoronis hippocrepia*

3 Класс Плеченогие (Brachiopoda) (!)

Все ныне живущие брахиоподы (от греч. *brachion* – плечо; *podos* – нога) – относительно мелкие (раковина менее 10 см в длину и ширину) морские бентосные животные.

Специфические признаки:

1 Билатерально симметричные животные.

2 Кишечник либо сквозной, U-образной формы, либо вторично замкнутый на конце.

3 Олигомерное, состоящее из двух отделов тело, каждый отдел с единым, в основном энтероцельным по происхождению целомом. Просома отсутствует, мезосома мелкая, но с крупным лофофоральным комплексом, который поддерживается мезоцелом, а у некоторых видов – известковыми выростами раковины; метасома мелкая.

4 Тело целиком, за исключением стебелька, заключено внутри двустворчатой раковины, которая может быть сцементирована с субстратом, прикреплена к камню, заякорена в мягком осадке с помощью стебелька или вообще не прикреплена. Мелкое тело животного располагается в задней части раковины, большая часть внутреннего пространства которой занята лофофором.

5 Незамкнутая кровеносная система с сердцем или сердцами.

6 Одна или две пары метанефридиеподобных органов.

7 Нервная система из околопищеводного нервного кольца с ганглиями, от которого отходят отдельные нервы.

8 Большею частью раздельнополые, без оформленных гонад, но с четырьмя скоплениями половых клеток. Гаметы поступают в метацель и выводятся во внешнюю среду через нефридии.

9 Дробление яиц радиальное.

Современные брахиоподы, являющиеся остатком некогда очень крупного типа (335 ныне живущих видов – 26000 вымерших), по своему внешнему виду и образу жизни удивительно схожи с двустворчатыми моллюсками. Обе группы – прикрепленные или в основном неподвижные животные-фильтраторы, помещающиеся внутри двустворчатой раковины, секретлируемой эпидермальной

мантией и покрытой органическим периостракумом. Однако фильтрационный аппарат плеченогих – циклический, петлевидный или спиральный лофофор (а не ктенидиальные жабры), а две створки их раковины – дорсальная и вентральная (а не латеральные, как у бивальвий). Следующая точка конвергенции – редукция имевшегося у предков головного отдела (у брахиопод – утрата просомы) как следствие полного заключения тела внутрь толстой наружной раковины.

В эволюционном смысле они, вероятно, эквивалентны раковинным форонидам.

Classis Brachiopoda – Класс Плеченогие (!)

Subclassis Inarticulata – Подкласс Беззамковые

Ordo Terebratuliformes – Отряд Теребратулиформы

Species *Coptothyris adamsi*

Беззамковые брахиоподы, характеризуются створками раковины, состоящими из фосфата кальция и хитина и соединенными друг с другом только с помощью мышц. В задней части тела между створками выходит стебелек, формирующийся как часть тела животного из личиночной мантии. Он содержит вырост метацеля и собственные мышцы; в некоторых группах, где стебелек отсутствует, вентральная створка сцементирована с субстратом. В отличие от других брахиопод анус есть, лофофор относительно простой, поддерживающих его скелетных элементов (выростов раковины) нет. Личинка – уменьшенное свободноплавающее подобие взрослых животных с раковиной и лофофором, реснички которого обеспечивают движение в толще воды. Метаморфоза при оседании на дно не происходит. В ходе развития мезодерма формируется из архентерона энтероцельным способом, а полости тела – схизоцельно внутри образовавшихся энтероцельно мезодермальных клеточных масс.

Subclassis Articulata – Подкласс Замковые (!)

Ordo Rhynchonelliformes – Ринхонеллиформы

Species *Onniella meeki*

У замковых раковины из карбоната кальция, створки которых сочленяются с помощью зубов на вентральной створке, входящих в углубление на дорсальной. В вентральной створке находится также вырез или отверстие, через которое выходит стебелек (если он есть). Дорсальная створка часто несет направленные внутрь выросты, поддерживающие крупный, уложенный сложными петлями или спиральный лофофор. Ни собственных мышц, ни выроста метацеля в стебельке нет. Он образуется не из мантии, а за счет одного из трех отделов тела личинки. Эта личиночная стадия сильно отличается от взрослых животных и развивается с метаморфозом. В отличие от беззамковых кишечник на конце замкнут; как мезодерма,

так и полости тела образуются энтероцельно.

Замковые формы появились в процессе эволюции брахиопод относительно поздно (в ордовике); сохранилось почти 300 их видов, помещаемых в три отряда на основе структуры лофофора и поддерживающих его известковых образований.

4 Класс Мшанки (Bryozoa)

Мшанки (от греч. *bryon* – мох; *zoon* – животное) похожи на крохотных (до 0,5 мм) форонид, формирующих за счет бесполого размножения (почкования) обширные столонообразующие, ковро-, древо- или листовидные колонии. Как группа, мшанки – весьма преуспевающая линия фильтраторов, причем на сегодняшний день более, чем какие-либо иные лофофоровые. За несколькими исключениями, колонии неподвижные, покрывающие относительно твердый субстрат или прикрепленные к нему. Исключения – пресноводная форма *Cristatella*, способная медленно ползать (около 10 см в день) с помощью мускулистой «ноги», и быстро передвигающаяся морская форма *Selenaria maculate*.

Специфические признаки:

1 Модульные, колониальные животные; каждая колония состоит из отдельных особей (*зооидов*), число которых может достигать до миллиона и формируются за счет почкования особи-основательницы. Ткани каждого зооида контактируют с тканями его непосредственных соседей. Зооиды часто полиморфны – различают их питающие, защитные, репродуктивные и др. типы.

2 Колонии в целом гермафродитные, хотя зооиды могут быть гермафродитными или раздельнополыми.

Приводимые ниже особенности относятся к отдельным зооидам.

3 Билатерально симметричные формы.

4 Кишечник сквозной, U-образной формы.

5 Тело олигомерное, из двух или трех отделов, каждый – со своей полостью тела, формирующейся *de novo* в ходе метаморфоза; некоторые с дополнительной метасомальной полостью тела.

6 Просома есть только у одной группы, мелкая; мезосома тоже мелкая, с относительно мелким циклическим или подковообразным лофофором, который поддерживается гидростатически мезоцелом. Метасома крупная, мешковидная.

7 Тело замкнуто или погружено в хитиновую, студенистую или известковую трубку, в домик или общий матрикс; сквозь отверстие в этой оболочке может выдвигаться (за счет гидростатического давления) или втягиваться (с помощью мышц-ретракторов) лофофор.

8 Циркуляторной и экскреторной систем нет.

9 Нервная система в виде ганглия между ртом и анусом и отходящих от него околопищеводного нервного кольца и отдельных

нервов.

10 Гонады «перитонеальные», гаметы попадают в метацель и выходят во внешнюю среду через «целомопоры», связанные с лофофором.

11 Дробление яиц радиальное, обычно они развиваются под защитой родительского организма.

12 Развитие обычно непрямое, личинка – *цифонаутес*.

Сходство с другими типами лофофоровых – в наличии лофофора для фильтрационного питания, олигомерного плана строения тела, радиального дробления, внешне аналогичной гонадной системы с половыми клетками, развивающимися из клеток эпителиальной выстилки полости тела. Вопрос о происхождении последней до сих пор дебатруется, что связано с отсутствием как ее эмбриологических предшественников, так и преемственности между зародышевыми листками и тканями взрослого животного. В ходе метаморфоза ткани личинок подвергаются гистолизу, а затем полностью реорганизуются в тело взрослой особи. Мезодерма и полость тела остальных лофофоровых в основном энте роцельные и образуются из зародышевой кишки; однако у мшанок, если она и имеется, то исчезает в процессе метаморфоза. Поэтому прямых свидетельств мезодермального происхождения полостей взрослых животных нет и целомический статус, который им обычно приписывают, базируется в основном на аналогии с форонидами и брахиоподами. Единства взглядов здесь нет: альтернативная школа предлагает рассматривать полости тела мшанок как эквивалент предположительно псевдоцеломической полости энтопроктов.

Classis Bryozoa – Класс Мшанки (!)

Subclassis Phylactolaemata – Подкласс Филактолематы

Ordo Plumatellida – Отряд Плюмателлиды

Species *Fredericella sultana*

Это относительно неспециализированные мшанки. Тело зооидов сохраняет деление на три отдела. В стенке тела хорошо развиты слои продольной и кольцевой мускулатуры. Сокращение кольцевых мышц создает давление, приводящее к выдвиганию крупного лофофора, несущего до 120 щупалец, расположенных в форме подковообразного гребня. Зооиды мономорфные, цилиндрические, одни из наиболее крупных у мшанок. Полости тела соседних особей часто связаны между собой. Все виды пресноводные

Subclassis Stenolaemata – Подкласс Стенолематы (!)

Ordo Cyclostomata – Циклостоматы

Species *Disporella hispida*

Зооиды также цилиндрические, но лишены просомы и мышечных слоев в стенке тела. Их цилиндрические трубки с округлым терминальным отверстием сильно обызвествлены под наружной ги-

алиновой кутикулой или клеточным слоем. Отверстие трубки после втягивания лофофора закрывается мембраной, но не крышечкой (оперкулумом). Давление, требуемое для выдвигания циклического, несущего не более 30 щупалец лофофора, создается мышцами-дилататорами (расширителями). Зооиды в небольшой степени полиморфны.

Особенность размножения – полиэмбриония.

Subclassis Gymnolaemata – Подкласс Гимнолематы

Ordo Cheilostomata – Отряд Хелостоматы

Species *Selenaria maculata*

В настоящее время гимнолематы – наиболее многочисленные и преуспевающие среди мшанок, обитающих в основном в море, но также и в солоноватых и пресных водоемах. Их зооиды лишены просомы и мышечных слоев в стенке тела и несут относительно мелкий циклический лофофор. Однако эти зооиды создают давление, необходимое для выдвигания лофофора, за счет мускульной; деформации стенки тела с участием париетальных мышц, действующих на особый мембранный отдел. После втягивания лофофора отверстие у большинства видов закрывается оперкулумом. Полиморфизм зооидов в пределах этой группы хорошо развит. Различают питающие *автозооиды*, уплотняющие *кенозооиды*, захватывающие *авикуларии*, очищающие *вибракулы* и *оэции* – выводковые камеры.

S. maculata обитает на мелководьях коралловых рифов; имеет положительный гелиотаксис, передвигается со скоростью до 1 м/ч на длинных щетинках своих авикулярных зооидов. Колония зеленого цвета, поэтому возможно, что такое поведение связано с присутствием в ее тканях симбиотических зооксантелл, как и у многих других рифовых беспозвоночных.

РЕЦИП ЛЕКЦИЯ 35 НАДТИП DEUTEROSTOMIA. ТИП ИГЛОКОЖИЕ (ECHINODERMATA), ТИП ПОЛУХОРДОВЫЕ (HEMICHORDATA)

1 Общая характеристика надтипа Вторичноротые

2 Характеристика и классификация иглокожих

3 Характеристика полухордовых

1 Общая характеристика надтипа Вторичноротые

Вторичноротые – это целомические животные. К ним относятся несколько типов (!): тип Иглокожие (Echinodermata), тип Полухордовые (Hemichordata) и тип Хордовые (Chordata).

Вторичноротые имеют ряд общих черт организации:

1 Кожа двуслойная и состоит из эктодермального эпителия и мезодермального соединительнотканного слоя (кутиса).

2 Скелет известковый мезодермального происхождения и образуется в соединительнотканном слое кожи.

3 В эмбриогенезе рот закладывается вторично.

4 Характерна энтероцельная закладка мезодермы (из первичной кишки).

5 Для ранних фаз развития характерна закладка 3 пар целомических мешков.

2 Характеристика и классификация иглокожих

Иглокожие (!) – древняя группа морских животных, ведущие прикрепленный или малоподвижный образ жизни. Размеры колеблются от нескольких миллиметров до 2 м (голотурии). Форма тела разнообразна: шаровидная, дискообразная, звездообразная, червеобразная или чашевидная с ветвистыми лучами. Известно около 6000 видов иглокожих. Иглокожие имеют общий план строения и характеризуются следующими особенностями.

1 Исходная билатеральная симметрия сочетается со вторичной – радиальной (чаще всего пятилучевой). Через их тело можно провести только одну плоскость симметрии, проходящую через рот, анус и особую мадрепоровую пластинку.

В процессе онтогенеза наблюдается переход от билатеральной симметрии к лучевой. 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.

2 Стенка тела состоит из поверхностного ресничного эпителия, лежащего под ним соединительнотканного слоя кожи со скелетными элементами, мышц и подстилающего слоя целомического эпителия. Имеется внутренний известковый скелет, который защищает от хищников, механических повреждений, а также служит опорой для прикрепления внутренних органов. К скелетным образованиям относятся:

- мадрепоровая пластинка с мелкими порами, ведущими в каменистый канал амбулакральной системы;

- педицеллярии (!) – «щипчики», которыми они очищают тело.

3 Целом иглокожих представлен рядом систем органов, выполняющих разные функции. Производные целома:

- внутренняя полость тела (гомеостаз, частично опора, транспорт);

- амбулакральная система (!) (обеспечивает гидравлическое движение иглокожих на амбулакральных ножках, которые служат и для дыхания и подачи пищи ко рту). От кольцевого канала амбула-

кральной системы в одном из промежутков между радиальными каналами (интеррадиусе) отходит непарный каменистый канал, открывающийся наружу мелкопористой мадрепоровой пластинкой;

- псевдогемальная система (сопровождает нервную систему и обеспечивает транспорт питательных веществ к нервным клеткам). Состоит из околоротового (циркуморального) кольцевого канала, от которого отходят радиальные каналы. На аборальном полюсе также имеется кольцо псевдогемальной системы с радиальными каналами. Оральное и аборальное кольца связаны между собой осевым органом, который расположен рядом с каменистым каналом амбулакральной системы;

- половой синус;

- полость гонад.

4 Пищеварительная система представлена кишечником из 3 отделов (у некоторых офиур – замкнутый). У морских ежей имеется уникальный в животном мире жевательный аппарат – *аристотелев фонарь (!)*, который представляет собой сложное скелетное радиально-симметричное образование, состоящее из 25 известковых пластинок, и по форме он напоминает китайский фонарик. В его состав входят пять вертикальных пластинок, которые заканчиваются зубами, выступающими из рта.

В зависимости от вида потребляемой пищи иглокожие имеют ряд трофических специализаций (!):

- *зоофаги* (морские звезды, питающиеся главным образом моллюсками и другими малоподвижными беспозвоночными);

- *фитофаги* (большинство морских ежей, соскабливающих водоросли со скал);

- *детритофаги* (голотурии и офиуры);

- *сестонофаги* (морские лилии используют в пищу «дождь трупов» (сестон), т. е. оседающих из толщи воды мелких организмов, и частично ловят планктон).

4 Кровеносная система (!) лакунарного типа и у большинства иглокожих слабо развита. Лакуны – это остатки первичной полости тела.

5 Дыхание осуществляется преимущественно всей поверхностью кожи или кожными жабрами, амбулакральными ножками, щупальцами. У голотурий имеются еще особые «водные» легкие – производные задней кишки.

6 Специальных органов выделения нет. Особые клетки – амебоциты, продуцируемые железой осевого органа, поглощают из целома экскреты, которые затем удаляются через кожу. Возобновление амебоидных клеток происходит в осевом органе и в особых тидемановых железах, которые располагаются на амбулакральном кольце по бокам от полиевых пузырей.

7 Нервная система представлена тремя отделами, каждый из которых состоит из нервного кольца и отходящих от него радиаль-

ных нервных стволов:

- *эктоневральная* (околоротовое нервное кольцо, залегающее в наружном эпителии, регулирует движение лучей, амбулакральных ножек);

- *гипоневральная* (глубже эктоневральной, регулирует функции внутренних органов);

- *периневральная* (на аборальной стороне, регулирует органы чувств).

Органы чувств многообразны, но примитивны.

8 Большинство раздельнополые. Половой диморфизм выражен слабо. Оплодотворение наружное.

9 Развитие с метаморфозом. Ранняя личинка – *диплеврула* с двусторонней симметрией. Имеются живородящие виды (развитие зародышей без личинки происходит в выводковых камерах самок).

10 Хорошо выражена способность к регенерации и свойственно явление аутоотомии (самокалечение) с последующей регенерацией.

Тип подразделяется на два подтипа, которые включают пять современных классов.

Phylum Echinodermata – Тип Иглокожие (!)

Subphylum Pelmatozoa – Подтип Стебельчатые

Classis Crinoidea – Класс Морские лилии

Species *Heliometra gracialis* – *Морская лилия обыкновенная*

Морские лилии – наиболее древняя группа иглокожих со многими примитивными признаками. В современных морях обитает 540 видов. По форме и окраске напоминают цветы. Их тело обращено оральной стороной вверх и на ней расположены рот и анус, что связано с сестонофагией. Мадрепоровой пластинки обычно нет, и ее заменяет пористость стенки тела. Амбулакральные ножки без присосок (дыхание, осязание и передача пищи ко рту). Радиальная симметрия выражена наиболее полно.

Subphylum Eleutherozoa – Подтип Подвижные (!)

Classis Asteroidea – Класс Морские звезды

Species *Asterias rubens* – *Астериас красный*

Имеют характерную звездообразную форму тела. Чаще всего звезды бывают пятилучевыми или имеют вид правильного пятиугольника. Всего известно 1500 видов морских звезд. Их размеры варьируют от 1,0–1,5 см в размахе лучей до 60 см. Большинство звезд ярко окрашены. По форме тела они могут быть уплощенными, выпуклыми или даже округлыми без лучей. Характерно передвижение при помощи амбулакральных ножек. Рот расположен в центре диска с оральной стороны, обращен к субстрату, а анус и madrepor находятся на аборальной поверхности.

Большинство – хищники, питающиеся главным образом двусторчатными моллюсками, а также гастроподами, ракообразными,

морскими ежами, коралловыми полипами.

Classis Ophiuroidea – Класс Офиуры, или Змеехвостки (!)

Species *Gorgonocephalus caryi* – «Голова горгоны»

Офиуры по внешнему виду и организации близки к морским звездам, но отличаются тем, что у них лучи узкие, длинные и подвижные; в них не заходят полость тела и внутренние органы. Тело уплощенное, обычно с 5, реже с 6, 7, 9 лучами. Двигаются при помощи изгибающихся лучей, а амбулакральные ножки служат для дыхания и осязания.

Внутренние органы сосредоточены в диске. Рот и мадрепоровая пластинка – на оральной стороне тела. Задняя кишка и анус отсутствуют.

Большинство офиур – детритофаги. Развитие с метаморфозом. Поздняя личинка офиур – офиоплутеус с длинными радиальными отростками. Некоторые – живородящие.

Classis Echinoidea – Класс Морские ежи (!)

Subclassis Regularia – Правильные морские ежи

Species *Arbacia punctulata*

Представители класса – малоподвижные донные иглокожие без лучей, преимущественно шаровидной, реже яйцевидной формы или уплощенные. У большинства из них хорошо развит скелет, образующий сплошной панцирь. Морские ежи покрыты многочисленными иглами, которые прилегают к телу подвижно при помощи особых шарнирных суставов. Ежи движутся на амбулакральных ножках с присосками, а некоторые виды могут передвигаться на иглах, как на ходулях. Всего известно около 800 видов морских ежей.

Classis Holothurioidea – Класс Голотурии (!)

Ordo Aspidochirota – Отряд Аспидохироты

Species *Stichopus japonicus* – Трепанг дальневосточный

Голотурии, или морские огурцы, представляют группу иглокожих с мягкими покровами и слаборазвитым скелетом. Всего известно около 900 видов голотурий. Размеры колеблются от нескольких миллиметров до 1–2 м. Голотурии – медленно ползающие по дну животные с продолговатым телом, на переднем конце которого расположен рот, окруженный щупальцами. Движение – амбулакральные ножки с присосками. У большинства голотурий преобладает билатеральная симметрия.

Голотурии – детритофаги. Голотурии с древовидными щупальцами – сестонофаги. А плавающие виды питаются планктоном.

При опасности голотурии «выстреливают» из задней кишки

особые липкие нити кювьеровой железы, проток которой открывается в кишечник или выбрасывают все содержимое полости тела. Некоторые виды отрывают заднюю часть тела на съедение врагу. Но в последующем все недостающие части тела регенерируют.

В основном голотурии раздельнополые, но имеются отдельные гермафродитные виды, особи которых вначале функционируют как самцы, а позднее – как самки. Развитие с метаморфозом. Поздние личинки – аурикулярии выполняют функцию расселения. Встречаются живородящие виды, вынашивающие молодь на спине в выводковой камере.

3 Характеристика полухордовых (!)

Известно около 100 современных видов. Все они обитают в морях, где ведут роющий или прикрепленный образ жизни; часть гемихордовых образует колонии.

Для гемихордовых характерны следующие особенности.

1 Это двусторонне-симметричные целомические животные, состоящие из трех сегментов.

2 Тело делится на три отдела – хоботок (называемый у части гемихордовых головным щитком), воротничок и туловище. В каждом из них имеются свои целомические мешки: непарный в хоботке (головном щитке) и по паре в воротничке и туловище. Передний и средний целомы открываются наружу посредством целомодуктов, задние – замкнутые.

3 Характерная черта – развитие *нотохорда*, т. е. небольшого слепого выпячивания кишки, которое поддерживает основание хоботка.

4 Имеются парные метамерные жаберные щели, через которые кишечник сообщается с внешней средой.

5 Нервная система представлена брюшным и спинным тяжами, главная ее часть помещается на спинной стороне в воротничке.

6 Кровеносная система в основном состоит из продольных спинного и брюшного сосудов. Особое расширение спинного сосуда в основании хоботка образует центральную лакуну, к которой прилежит пульсирующий мешочек перикардия.

7 Гемихордовые раздельнополы. Половые железы развиваются в туловище.

К Hemichordata относятся два класса: кишечнодышащие (Enteropneusta) и крыложаберные (Pterobranchia).

ЛЕКЦИЯ 36 ТИП ЩЕТИНКОЧЕЛЮСТНЫЕ, ИЛИ МОРСКИЕ СТРЕЛКИ (СНАЕТОГНАТНА) [СУРС]

1 Внешнее строение щетинкочелюстных

2 Внутреннее строение морских стрелок

1 Внешнее строение щетинкочелюстных

Хетогнаты, или морские стрелки (от греч. chaetae – щетинки и gnathos – челюсть) своё название получили по хватательным крючьям на голове, а «морскими стрелками» они названы из-за стреловидной формы тела и характерных резких бросков вперёд. Это исключительно морские организмы, большинство из которых живут в пелагиали, и лишь немногие – в составе бентоса. Обитают во всех океанах. Всего известно около 120 видов. Хищники, играют очень важную роль в морских трофических сетях и составляют в 5-10% биомассы морского планктона. Питаются ракообразными и другими организмами того же размера. Сами они поедаются более крупными хищниками, например рыбами. Развитие Chaetognatha проходит без личинки.

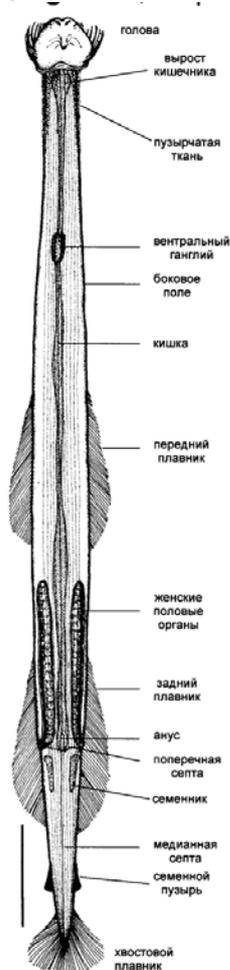


Рис. 1 – Внешнее строение морской стрелки

Chaetognatha – билатерально-симметричные животные, вытянутые в длину (2-120 мм), округлые или овальные в поперечном сечении. Тело подразделяется на голову и туловище (рис. 1). Поперечная септа отделяет переднюю часть туловища с кишечником и женскими половыми органами, от задней, содержащей мужские гонады. Внешние контуры определяются одной или двумя парами боковых плавников и одним хвостовым плавником.

Боковые плавники придают телу прочность, необходимую для движения в воде. Как и хвостовой плавник, они неподвижны, состоят из эпидермиса и внеклеточного материала и усилены верхним и нижним рядами «плавниковых лучей».

2 Внутреннее строение морских стрелок

Покровы и полость тела. Эпидермис многослойный (sic!); однослойный лишь на вентральной стороне головы, на плавниках, глазах и внутренней стороне головного капюшона. Верхний слой выделяет секрет, который покрывает поверхность тела, образуя защитную плёнку, снижающую сопротивление воды. Под ним расположено несколько слоев клеток, содержащих много тонофиламентов. Отростки клеток, плотно контактирующие друг с другом, обеспечивают прочное, но эластичное соединение эпидермальных клеток.

Между эпидермисом и лежащими под ним тканями находится тонкий базальный матрикс (0,2-0,3 мкм), состоящий из основного

вещества с коллагеновыми волокнами, расположенными в несколько слоев.

Тонкая кутикула (1-2,5 мкм) покрывает лишь однослойный эпидермис нижней части головы, защищая эту область от повреждений твёрдыми покровами поедаемых животных.

Латеральные и вентральные пряжки представляют собой скелетные элементы эпидермиса. Морские стрелки имеют уникальное для животных образование – головной капюшон, возникший из складки кожи. Он снабжён мускулами-протракторами и ретракторами и может очень широко растягиваться над головой – непокрытым остаётся только отверстие надо ртом. Его гладкая поверхность способствует быстрому движению в воде. Он также может очень быстро сворачиваться, освобождая место хватательным крючьям для ловли добычи.

Обширная полость тела разделена поперечной септой на туловищный и хвостовой отсеки. Они выстланы эпителием и представляют собой настоящие целомические полости. В продольном направлении они разделены кишечными мезентериями и поперечной мускулатурой.

По паре более или менее сильно развитых лент продольной мускулатуры (рис. 1) тянутся дорсально и вентрально от «шеи» до конца хвостового отдела. С каждой стороны тела между ними находится так называемое латеральное поле – слой секреторных клеток, некоторые из которых несут реснички (рис. 1). Голова очень подвижная, она представляет как бы единую массу мышц, скреплённых на вентральной стороне крупным поперечным мускулом, и включающую, кроме того, разнообразные крупные, тонкие и плоские мышцы.

Пищеварительная система. По обеим сторонам головы расположена серия очень подвижных хватательных крючьев (рис. 2). Они захватывают добычу и отправляют её в рот. У верхушки головы находится ротовое поле, ограниченное одной или двумя парами рядов зубов. Зубы и крючья имеют сходную структуру. Они состоят из двух концентрических хитиновых трубок, суживающихся кверху, которые соединяются косо идущими ламеллами. Отростки базальных клеток заполняют полость «пульпы».

Зубы и крючья находятся в кутикулярных сумках, связанных с мускулатурой через клетки соединительной ткани. Их количество возрастает вплоть до наступления половой зрелости и снова сокращается у старых животных.

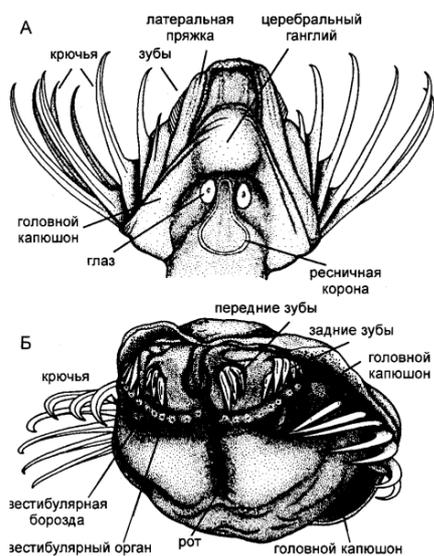


Рис. 2 – Голова хетогнат

Секреты желёз пищевода и головы быстро парализуют добычу сильным нервным ядом тетродотоксином.

Пищеварительный тракт представляет собой сквозную трубку, гистологически и функционально разделённую на различные отделы. Он не имеет придатков, кроме коротких кишечных дивертикулов у некоторых видов. Бульбовидный пищевод окружён тонкими кольцевыми и продольными мускулами, и обладает различными типами клеток, продуцирующими разные секреты. Дорсально и вентрально кишечник поддерживается мезентериями и окружён тонким миоэпителием. В передней части находятся секреторные, а в задней – всасывающие клетки.



Рис. 3 – Нервная система хетогнат

Нервная система и органы чувств. Хорошо развита. Центральные элементы представлены 6 ганглиями в замкнутом нервном кольце вокруг передней кишки вместе с крупным вентральным ганглием в туловище (рис. 3). Церебральный ганглий соединён оптическими нервами с глазами, корональными нервами – с ресничной короной, а через длинные коннективы – с вентральным ганглием. В задней части церебрального ганглия заключены парный ретроцеребральный орган с крупными клетками и непарным выводным протоком. Парные вестибулярные и эзофагеальные ганглии обеспечивают иннервацию головных мускулов, в то время как от субэзофагеального ганглия берёт начало кишечный нерв.

От вентрального ганглия отходят 12 пар боковых (латеральных) и одна пара хвостовых (каудальных) нервов, которые разделяются на более тонкую нервную сеть в основании эпидермиса, распространяясь через неё на всё тело.

Органы чувств разнообразны и представлены ресничными рецепторами (механорецепторы), состоящими из групп клеток, которые расположены на эпидермисе или погружены в него. Расположены продольными и поперечными рядами по всему телу, демонстрируя функциональное сходство с органами боковой линии первичноводных позвоночных.

Хетогнаты определяют положение только движущейся жертвы на небольшом расстоянии (несколько миллиметров). Они реагируют на колебания воды; эти вибрационные раздражения и принимаются ресничными рецепторами.

Вокруг ротового поля (вестибулюма) находятся многочисленные (отчасти парные) железы и органы чувств. Вестибулярный орган, расположенный под зубами, состоит из ряда папилл с порами, либо из утолщения с папиллами или без них, но всегда с порами. Этот орган продуцирует секрет, но ему приписывают также и сенсорную функцию. Под вестибулярным органом расположено отверстие маленького секреторного органа – вестибулярной борозды. Ещё дальше вниз находится поле из трансвестибулярных пор с ресничками или без них (хемотрецепторы).

В парных глазах у видов *Sagitta* и *Spadella* находится по одной крупной пигментной клетке и нескольких сотен чувствительных клеток, частично заключённых в ней; их ресничные палочковидные фоторецепторные области содержат многочисленные ламеллярные мембраны, упакованные послойно. Глубоководные виды лишены глаз.

Половая система и размножение. Хетогнаты – это протерандрические гермафродиты. Их семенники в хвостовом отделе производят группы сперматогониев, которые плавают в полости тела и развиваются здесь в сперматозоиды.

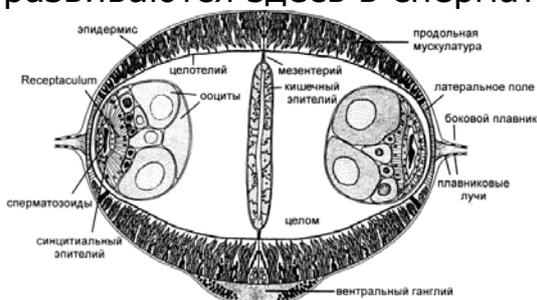


Рис. 4 – Поперечный разрез тела щетинкочелюстных

Зрелые нитевидные сперматозоиды транспортируются через семяпроводы в семенные пузыри. Тонкий железистый эпителий внутри пузырей продуцирует секрет, который долгое время скрепляет освобожденные сперматозоиды.

Парные женские половые органы находятся в задней части туловищного отдела (рис. 4-5) и могут протягиваться до области шеи. На стороне, прилегающей к кишечнику, гонады содержат половые клетки на различных стадиях развития, а на стороне, обращенной к стенке тела, расположен семяприёмник, принимающий и сохраняющий сперматозоиды, а позже служащий яйцеводом. Впереди септы, разделяющей туловище и хвостовой отдел, каждый яйцевод открывается наружу на вершине дорсолатеральной папиллы.

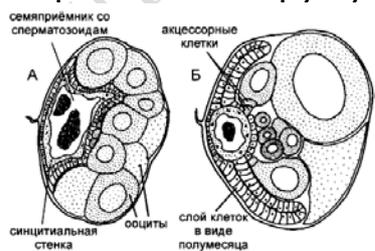


Рис. 5 – Женские половые органы

Семяприёмник – орган с двойными стенками, имеющий внутренний синцитиальный эпителий.

Сперматозоиды, связанные в массу, переносятся на поверхность тела к гонопорам и в семяприёмники. Затем они, чтобы достичь яйцеклеток, должны пройти через синцитий и две акцессорные клетки. Затем яйца выводятся в воду через семяприёмники, функционирующие как яйцеводы.

Развитие прямое.

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф. СКОРИНЫ