

АНАТОМИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

ЧАСТЬ 1



Витебск 2004

АНАТОМИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

**Практикум
для студентов биологического факультета**

**ЧАСТЬ 1
ПРОМОРФОЛОГИЯ**

УДК 592(075.8)
ББК 28.691я73
А 64

Составитель: кандидат биологических наук, профессор кафедры зоологии УО «ВГУ им. П.М. Машерова» ***С.И. Денисова***

Рецензент: доктор биологических наук, профессор, заведующая кафедрой анатомии, физиологии и валеологии человека ***И.М. Прищеп***

В практикуме представлены сведения по архитектонике (часть 1) и морфологии систем органов беспозвоночных (часть 2) в сравнительно-эволюционном аспекте. При изучении систем органов вопросы строения и функций соответствующих структур рассматриваются одновременно.

УДК 592(075.8)
ББК 28.691я73

© УО «ВГУ им. П.М. Машерова», 2004

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	5
ТЕМА 1. ПРОСТЕЙШИЕ	6
1.1. ТИПЫ ОРГАНИЗАЦИИ ПРОСТЕЙШИХ И СРАВНЕНИЕ ИХ С ОРГАНИЗАЦИЕЙ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ	6
1.2. ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ ПРОСТЕЙШИХ И СРАВНЕНИЕ ИХ С ЦИКЛОМ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ	11
1.3. АРХИТЕКТОНИКА ПРОСТЕЙШИХ	18
1.4. ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ	22
ТЕМА 2. АРХИТЕКТОНИКА РАДИАЛЬНО-СИММЕТРИЧНЫХ ЖИВОТНЫХ	24
2.1. СИММЕТРИЯ В СТРОЕНИИ ГУБОК	24
2.2. СИММЕТРИЯ ГИДРОИДОВ	25
2.3. СИММЕТРИЯ СЦИФОМЕДУЗ	32
2.4. СИММЕТРИЯ КОРАЛЛОВЫХ ПОЛИПОВ	34
2.5. СИММЕТРИЯ ГРЕБНЕВИКОВ	36
2.6. ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ СИММЕТРИИ ГУБОК И КИШЕЧНОПОЛОСТНЫХ	40
2.7. ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ	41
ТЕМА 3. АРХИТЕКТОНИКА ПЛОСКИХ ЧЕРВЕЙ	43
3.1. СИММЕТРИЯ ТУРБЕЛЛЯРИЙ	43
3.2. АРХИТЕКТОНИКА ПАРАЗИТИЧЕСКИХ ПЛОСКИХ ЧЕРВЕЙ ...	48
3.3. АРХИТЕКТОНИКА КРУГЛЫХ ЧЕРВЕЙ	52
3.4. ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ	59
ТЕМА 4. МЕТАМЕРИЯ НИЗШИХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ, АННЕЛИД И МОЛЛЮСКОВ	60
4.1. МЕТАМЕРИЯ КАК ОСОБЫЙ ВИД СИММЕТРИИ	60
4.2. МЕТАМЕРИЯ У ПРОСТЕЙШИХ, КИШЕЧНОПОЛОСТНЫХ И НИЗШИХ ЧЕРВЕЙ	63
4.3. МЕТАМЕРИЯ ОЛИГОМЕРНЫХ АННЕЛИД И МОЛЛЮСКОВ ...	74
4.4. ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ	79
ТЕМА 5. МЕТАМЕРИЯ ПОЛИМЕРНЫХ АННЕЛИД	80
5.1. ЛАРВАЛЬНАЯ И ПОСТЛАРВАЛЬНАЯ МЕТАМЕРИЯ	80
5.2. ТЕОРИИ МЕТАМЕРИИ АННЕЛИД	86
5.3. ГЕТЕРОНОМНАЯ МЕТАМЕРИЯ АННЕЛИД	93
5.4. ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ	101

ТЕМА 6. МЕТАМЕРИЯ ТРИЛОБИТОВ И ХЕЛИЦЕРОВЫХ	103
6.1. ГЕТЕРОНОМНАЯ МЕТАМЕРИЯ И ОТДЕЛЫ ТЕЛА ЧЛЕНИСТОНОГИХ	103
6.2. МЕТАМЕРИЯ ТРИЛОБИТОВ	104
6.3. МЕТАМЕРИЯ СКОРПИОНОВ	106
6.4. МЕТАМЕРИЯ ДРУГИХ ХЕЛИЦЕРОВЫХ	110
6.5. ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ	123
ТЕМА 7. МЕТАМЕРИЯ РАКООБРАЗНЫХ	124
7.1. МЕТАМЕРНОЕ СТРОЕНИЕ ГОЛОВЫ РАКООБРАЗНЫХ	124
7.2. МЕТАМЕРИЯ ГРУДИ И БРЮШКА НИЗШИХ РАКООБРАЗНЫХ	129
7.3. МЕТАМЕРИЯ БРЮШКА РАКООБРАЗНЫХ	139
7.4. МЕТАМЕРИИ ВЫСШИХ РАКООБРАЗНЫХ	141
7.5. ЭВОЛЮЦИЯ МЕТАМЕРИИ РАКООБРАЗНЫХ	144
7.6. ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ	145
ТЕМА 8. МЕТАМЕРИЯ МНОГОНОЖЕК И НАСЕКОМЫХ	146
8.1. МЕТАМЕРИЯ ГОЛОВЫ МНОГОНОЖЕК И НАСЕКОМЫХ	146
8.2. МЕТАМЕРИЯ ТУЛОВИЩА МНОГОНОЖЕК	148
8.3. МЕТАМЕРИЯ ТУЛОВИЩА НАСЕКОМЫХ	157
8.4. ВОЗНИКНОВЕНИЕ КРЫЛЬЕВ У НАСЕКОМЫХ	162
8.5. ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ БРЮШКА У КРЫЛАТЫХ НАСЕКОМЫХ	167
8.6. ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ	169
ТЕМА 9. ДИССИММЕТРИЯ У ПЕРВИЧНОРОТЫХ	171
9.1. ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ	171
9.2. ПРОЯВЛЕНИЯ ДИССИММЕТРИИ У ЧЕРВЕЙ	171
9.3. ПРОЯВЛЕНИЯ ДИССИММЕТРИИ У ЧЛЕНИСТОНОГИХ	173
9.4. ОТДЕЛЬНЫЕ ПРОЯВЛЕНИЯ ДИССИММЕТРИИ У МОЛЛЮСКОВ	178
9.5. ДИССИММЕТРИЯ ГАСТРОПОД (GASTROPODA).....	182
9.6. ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ	196
ЛИТЕРАТУРА	198

ВВЕДЕНИЕ

Необходимость создания данного практикума вызвана отсутствием литературы, рассматривающей вопросы симметрии тела, морфологии органов и систем органов беспозвоночных. Имеющиеся переводы иностранных учебников подробно рассматривают морфологическое строение всего лишь нескольких отдельных представителей беспозвоночных не касаясь вопросов их симметрии и эволюции.

В предлагаемом издании отражены достижения отечественной школы проморфологии и органологии беспозвоночных животных. В нем приводятся необходимые теоретические сведения, схемы, рисунки, таблицы, вопросы для самоконтроля, которые позволяют изучить все аспекты строения и эволюционного изменения беспозвоночных от простейших до погонофор.

Практикум разделен на две части. 1 часть – проморфология, включающая темы с первой по девятую. В первой части детально рассматриваются все особенности симметрии тела беспозвоночных по классам, отрядам и даже отдельным семействам. Изучаются вопросы взаимосвязи возникновения различных планов строения со средой обитания, а также дается сравнительная характеристика путей возникновения разных типов симметрии тела у беспозвоночных.

2 часть – органология, включающая темы с десятой по девятнадцатую. Во второй части рассматривается анатомическое строение локомоторных, защитных и дыхательных приспособлений кинобласта в связи со средой обитания и образом жизни.

Дается сравнительная характеристика возникновения и формирования всех систем органов в эволюционном ряду многоклеточных беспозвоночных.

Рассмотрены типы строения полости тела и теории происхождения целома. Предлагаемое учебное издание необходимо для изучения спецпрактикума по анатомии беспозвоночных животных. Оно позволяет поднять теоретический уровень подготовки будущих специалистов, углубить и расширить навыки их практической работы.

ТЕМА 1

ПРОСТЕЙШИЕ

1.1. Типы организации простейших и сравнение их с организацией многоклеточных

Сравнение разных простейших друг с другом и с многоклеточными животными возможно лишь на базе клеточной теории. Клетка, как и всякая конструктивная единица, характеризуется определенным планом строения: она состоит из цитоплазмы и ядра, содержит целый набор органелл: клеточный центр, жгут с его базальным аппаратом, аппарат Гольджи и др. Однако многие простейшие имеют более сложное строение. Для их сравнения пользуются понятием энергиды. Под энергидой подразумевают часть многоядерного комплекса, состоящую из ядра с обслуживаемым этим ядром участком цитоплазмы и полным комплексом органелл, свойственных клетке. Клетка, обладающая одним ядром и единичным набором органелл, называется моноэнергидной, если она содержит много ядер, она является полиэнергидной.

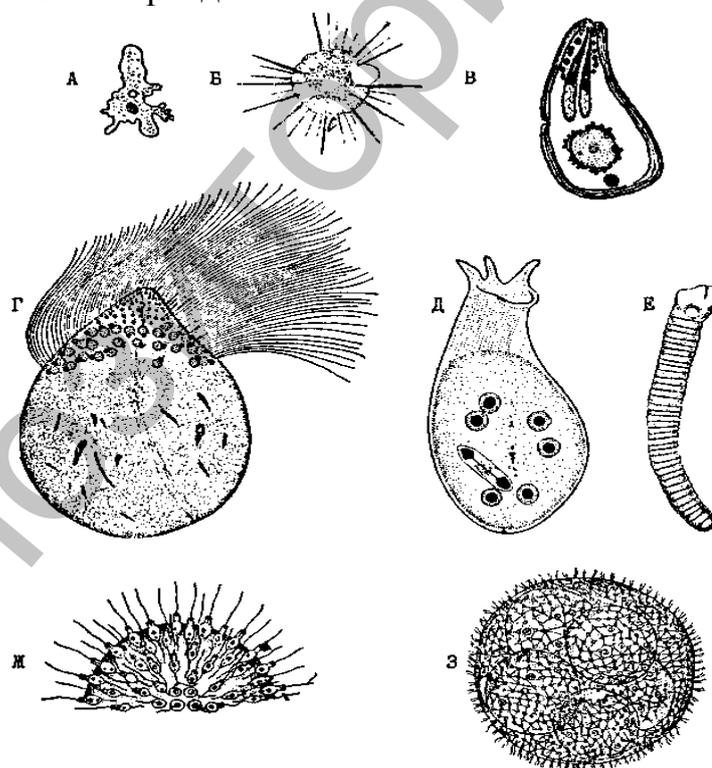


Рис. 1. Различные конструктивные уровни простейших:

А – моноэнергидная *Amoeba proteus*; Б – солнечник *Actinophrys sol* с одним полиэнергидным ядром; В – моноэнергидный спорозоит кокцидии (схема ультраструктуры) с организменным планом строения; Г – полиэнергидный жгутиконосец *Calonympha grassii*; Д – примитивная полиэнергидная инфузория *Stephanopogon colpoda*, лишенная ядерного дуализма; Е – колониальный паразитический жгутиконосец *Parlozoon*

sp.; Ж – колония воротничковых жгутиконосцев *Sphaeroaca volvox*; 3 – многоклеточное простейшее *Volvox* sp

Среди простейших можно выделить несколько типов организации: моноэнергидные простейшие, простейшие с полиплоидным ядром, полиэнергидные простейшие, колониальные простейшие и многоклеточные простейшие (рис. 1).

Моноэнергидные простейшие. Это одноядерные, т.е. обладающие одним полноценным ядром, формы: многие свободноживущие жгутиконосцы (*Euglena*, *Bodo*), ряд паразитических форм (*Trypanosoma*, *Leishmania*), часть саркодовых (*Amoeba*, *Actinophrys*), спороциков (*Plasmodium*, *Eimeria*) и др. Сюда же относятся отдельные стадии жизненного цикла большинства простейших (гаметы, агаметы, спорозоиты, мерозоиты и др.). Сюда же относятся формы, испытавшие в процессе эволюции умножение органелл, если при этом у них сохранилось одно моноэнергидное ядро (например, многожгутиковые, но одноядерные *Hypermastigida*).

Простейшие с полиплоидным ядром. У многих радиолярий единственное крупное ядро вегетативной стадии отвечает совокупности многих ядер и возникает в результате эндомитоза, т.е. многократного удвоения хромосом ядра без деления его оболочки. В ядре радиолярии *Aulacantha solymantha* (отр. *Phaeodaria*) обнаружено более тысячи «хромосом», каждая из которых в действительности соответствует целому хромосомному комплексу (геному) или говоря иначе, одному гаплоидному ядру. При делении радиолярии вместо истинного митоза с расщеплением отдельных хромосом происходит распределение между двумя дочерними ядрами множества полных хромосомных комплексов (сегрегация геномов). Полиплоидные ядра встречаются у некоторых солнечников (*Wagnereila*), они характерны также и для инфузорий.

Полиэнергидные простейшие. У многих саркодовых и жгутиковых в цитоплазме имеется много ядер, каждое из которых представляет собой полноценное ядро (амеба *Pelomyxa*, фораминифера *Polystomella*, солнечник *Actinosphaerium*, жгутиконосец *Opalina*). У многих *Polymastigida* каждое ядро имеет свой собственный набор органелл – жгуты, базальное зерно, парабазальное тело, ризопласт и аксостиль, что особенно подчеркивает территориальную принадлежность известного участка плазмы с набором органелл каждому отдельному ядру. К этой группе многоядерных простейших относятся и инфузории. Однако для большинства из них характерен ядерный дуализм: обычно имеется два разных ядра: макронуклеус и микронуклеус. Макронуклеус представляет собой вегетативное ядро, которое управляет обменом веществ, обычными жизненными отправлениями организма. Микронуклеус – половое ядро, играющее основную роль в конъюгации. Природу ядерного дуализма исследовал И.Б. Райков, который показал, что среди инфузорий намечается

несколько групп, характеризующихся различным состоянием ядерного аппарата. У примитивной инфузории *Stephanopogon* много одинаковых ядер – это полиэнергидная форма без ядерного дуализма. У других (*Remanella*, *Loxodes*) имеется уже дифференциация ядер на микро- и макронуклеусы, причем последние диплоидны, но не способны к делению. И, наконец, у большинства инфузорий единственный макронуклеус превращается в совокупность большого количества геномов, а один или несколько микронуклеусов остаются диплоидными. Степень полиплоидности макронуклеуса различна у разных инфузорий: у *Colpodes* – 8 n, *Paramecium caudatum* – 160 n, *Bursaria truncatella* – 5000 n, *Spirostomum ambiguum* – 10000 n.

Таким образом, инфузории принадлежат к полиэнергидным простейшим, но обладают большей частью полиплоидными ядрами. Очевидно, полиэнергидные простейшие уже не представляют собой одну клетку – это агрегация нескольких клеток. Иначе говоря, тело полиэнергидного простейшего разложимо на несколько энергид.

Колониальные простейшие. Среди простейших нередко образуются колонии вследствие нерасхождения дочерних клеток при бесполом размножении. Чаще всего такие колонии слагаются из моноэнергидных особей: жгутиконосцы *Synura*, *Eudorina*, *Volvox*, *Sphaerocysta*, но бывают и полиэнергидные: радиолярии *Collosaum* (отр. *Spermellaria*), инфузория *Zoothamnium*. Среди колониальных простейших можно наблюдать ряд ступеней повышающейся интеграции колонии, приводящей в конце концов к тому, что она становится индивидом высшего порядка. Например, колония *Zoothamnium orbuscula* характеризуется настолько высокой целостностью, что до известной степени приближается уже к состоянию многоклеточного организма. Это выражается:

- 1) в наличии соматических и половых особей;
- 2) в дифференциации соматических особей на мелкие трофические особи и крупные бродяжки;
- 3) в сильном развитии стеблевых отделов древовидных ветвей колонии;
- 4) в том, что при раздражении вся колония сокращается целиком, т.е. она реагирует как единая особь.

Многоклеточные простейшие. Ряд простейших достиг настоящей многоклеточности. Сюда относятся некоторые жгутиконосцы, например, *Volvox* (отр. *Phycomonadida*, рис. 1, 2), *Haplozoon* (отр. *Dinoflagellata*) и представители типа *Cnidosporida*. Высшие колониальные фитомонады (*Volvox*) обладают многими признаками многоклеточных организмов:

- 1) разделение клеток на соматические и половые, а последних – на мужские и женские;
- 2) осевая дифференциация клеток организма: на переднем полюсе лежат 4 мелкие клетки, по направлению к заднему полюсу размеры клеток

возрастают, постепенно увеличиваются хроматофоры и уменьшаются стигмы;

3) организм плавает полюсом с 4 клетками вперед, т.е. имеются физиологические передний и задний полюса;

4) клетки расположены на поверхности тела почти эпителиеобразно;

5) имеется настоящее эмбриональное развитие, причем тип дробления приближается к спиральному.

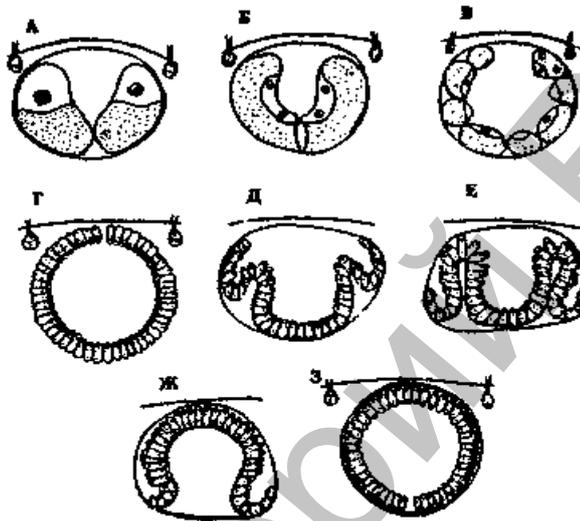


Рис. 2. Развитие колонии *Volvox* (из А.В. Иванова, 1968):

А – 2 бластомера; Б – четырехклеточная стадия; В – молодая стомобластула; Г – стомобластула; Д–Ж – экскурвация; З – молодая колония

Все это указывает на высокую целостность колонии, а это уже шаг к многоклеточности.

Другой пример – паразитический панцирный жгутиконосец из рода *Narplazon* (отр. *Dinoflagellata*). Его тело состоит из одной прикрепительной, снабженной стилетами соматической клетки, и цепочки из нескольких генеративных клеток, соединенных между собой плазматическими мостиками. Книдоспоридии также имеют многоклеточную стадию жизненного цикла (спору) с резким морфологическим и физиологическим разделением немногочисленных клеток на соматические, среди которых, в свою очередь, различаются клетки створок и клетки стрекательных капсул, и на генеративные.

Перечисленные примеры показывают, что у разных простейших многоклеточное состояние возникало в неродственных группах различными путями.

Сравнение простейших и многоклеточных. Сравнение организации различных простейших позволяет сделать вывод, что тело простейшего является либо одной-единственной клеткой, либо морфологически разложимо на несколько энергид. У колониальных и

многоклеточных форм оно складывается из моноэнергидных или полиэнергидных особей. А.В. Иванов так характеризует простейших: «Это организмы, построенные по клеточному типу организации, т.е. принадлежащие к обширной группе эукариот. Это одноклеточные формы или агрегаты нескольких клеток (энергид) ..., колонии клеток или многоклеточные организмы. Простейшие обладают гетеротрофным типом питания, ведут подвижный образ жизни (по крайней мере на одной из стадий жизненного цикла) и в ряде случаев обладают половым процессом» (Иванов, 1968). С физиологической точки зрения клетка простейшего является одновременно целым организмом со всеми присущими ему свойствами: обменом веществ с окружающей средой, раздражимостью и т.д. Физиологическая самостоятельность влечет за собой и сложное морфологическое расчленение клетки простейшего в совершенно ином направлении, чем у специализированных на какой-либо функции тканевых клеток многоклеточных.

Тело многоклеточных состоит из многих клеток, объединенных в ткани, но эти клетки специализированы для выполнения преимущественно одной или ограниченного числа функций. Клетка простейшего является одновременно самостоятельным организмом, выполняющим все функции, свойственные живому организму.

В последнее десятилетие развитие электронно-микроскопических исследований ультраструктуры простейших внесло существенный вклад в понимание природы этих организмов. Обнаружено, что они, одновременно с клеточным планом строения, т.е. наличием органелл, присущих всем клеткам эукариотных организмов, имеют еще и организменный план строения, специфический для каждого крупного таксона простейших. Так, для типа *Sporozoa* (по новой системе – *Apicomplexa*) характерен особый организменный план строения спорозоитов и мерозоитов: три наружные мембраны; слой продольных микротрубочек, образующих опорно-двигательную систему (цитоскелет); микропора или ультрацитостом, в срединной зоне тела; апикальный комплекс: одно или несколько полярных колец, коноид, роптрии и микронемы на переднем конце (рис. 1). Для всех жгутиконосцев (класс *Mastigophora*) характерно не только наличие жгутика, но и обязательное присутствие своеобразного цитоскелета, образованного фибриллами – производными кинетосом. Для представителей типа инфузорий (тип *Ciliophora*) характерен особый цитоскелет, образованный производными кинетосом ресничек. Это и дало основание для разделения единого ранее типа *Protozoa* на 7 или 9 самостоятельных типов.

Таким образом, простейшие являются настоящими организмами не только физиологически, но и морфологически, и обладают не только клеточным, но и организменным планом строения (Серавин, 1984).

С другой стороны, обнаруживается большое сходство между клетками простейших и отдельными клетками многоклеточных организмов, что свидетельствует о происхождении многоклеточных от простейших. Так, воротничковый жгутиконосец *Choanoflagellata* с ядром, кинетидой, снабженной парабазальным телом, и воротничком, удивительно сходен с хоаноцитом – отдельной клеткой губки; одноклеточная амеба неотличима от амебоцита многоклеточного животного.

Электронно-микроскопические исследования ультраструктуры простейших и клеток многоклеточных в полной мере подтвердили гомологию моноэнергидного простейшего отдельной клетки многоклеточного организма. Общий план строения клеток, наличие в них ядра, цитоплазмы, митохондрий, рибосом, аппарата Гольджи и т.д. – все говорит о родстве этих организмов.

1.2. Жизненные циклы простейших и сравнение их с циклом многоклеточных

Сравнение простейших друг с другом и с многоклеточными будет неполным, если не остановиться на жизненных циклах, которые весьма однообразны у всех многоклеточных, тогда как у простейших они сильно варьируют.

При изучении этой темы надо четко представлять, что такое жизненный цикл и что такое ядерный цикл. В отличие от соматических клеток многоклеточных простейшие характеризуются наличием жизненного цикла. Жизненный цикл – это отрезок жизни вида между двумя однозначными стадиями. Бывают простейшие, у которых жизненного цикла нет, т.к. каждая клетка в точности сходна с теми, которые ее произвели при бесполом делении. Если периодически меняется строение вегетативных частей клетки, возникает жизненный цикл. С появлением полового процесса появляется ядерный цикл, т.е. чередование гаплоидного и диплоидного поколений.

Бесполое размножение простейших

Основной формой размножения простейших является **монотомия** – простое деление надвое. Между двумя делениями животное приобретает все утраченные в процессе деления структуры, активно питается, растет и к началу нового деления успевает достичь размеров материнской особи (амеба, эвглена, цератиум и др.).

Особую форму размножения простейших представляет **палинтомия** или повторное деление. Деление повторяется много раз без последующего периода питания и роста, а промежуточные продукты палинтомии остаются недифференцированными, и размеры их с каждым делением уменьшаются. Только последнее поколение достигает полного развития,

питается и растет. Палинтомическое деление обычно протекает под покровом защитных оболочек (деление ооцисты у малярийного плазмодия, зиготы у вольвокса и т.п.).

У простейших также часто встречается множественное деление – **синтомия** (шизогония). При этом сначала происходит многократное деление ядра без разделения цитоплазмы, вследствие чего клетка временно становится полиэнергидной, затем цитоплазма распадается сразу, на много (соответственно числу ядер) дочерних клеток (трипанозомы, малярийный плазмодий, фораминиферы).

Половой процесс у простейших

Половой процесс может проходить у простейших в виде **копуляции** и **конъюгации**. При **копуляции** происходит полное слияние двух половых особей – гамет. Процесс, когда гаметы ничем не отличаются друг от друга, называется изогамией. В других случаях образуются крупные макрогаметы (женские) и мелкие микрогаметы (мужские); возникает анизогамия. Процесс, когда макрогаметы становятся неподвижными и накапливают в себе запасные питательные вещества, называется оогамией.

Конъюгация представляет собой более сложную форму полового процесса и встречается только у инфузорий. При этом происходит лишь временное соединение двух особей и обмен частями микронуклеусов. Настоящие гаметы при этом не образуются, но мигрирующее ядро одето тонким слоем цитоплазмы и соответствует микрогамете, а остальное тело инфузории со стационарным ядром представляет собой макрогамету. Мигрирующее (мужское) ядро каждого конъюганта переходит в тело партнера и копулирует с его стационарным (женским) ядром – происходит перекрестное оплодотворение. Макронуклеусы в этом процессе не участвуют.

Ядерные циклы

С половым процессом связан ядерный цикл. Общим для всех ядерных циклов является чередование гаплоидного и диплоидного поколений. Гаметы всегда гаплоидны, при их слиянии получается диплоидная зигота, на какой-то стадии жизненного цикла происходит редукционное деление (мейоз), которое возвращает ядра к гаплоидному состоянию.

Существуют три типа ядерных циклов, каждый из которых характеризуется тем, какое место в этом цикле занимает редукционное деление (рис. 3).

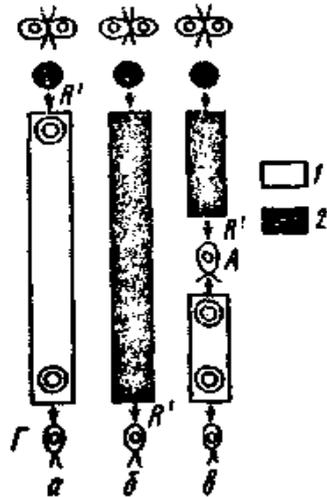


Рис. 3. Основные типы ядерных циклов (из К.В. Беклемишева, 1979):

- а) с зиготической редукцией;
- б) с гаметической редукцией;
- в) с промежуточной редукцией.
- 1 – стадии гаплоидного поколения;
- 2 – стадии диплоидного поколения;
- 3 – место редукционного деления.
- Г – гаметы; А – агаметы

1) **Циклы с зиготической редукцией.** Большая часть жизненного цикла приходится на гаплоидное поколение. Диплоидное поколение представлено одной зиготой, которая делится редукционно, при этом восстанавливается гаплоидность. Такие циклы свойственны *Phytomonadida*, *Sporozoa*, части *Polymastigida*, части *Hypermastigida*.

2) **Циклы с гаметической редукцией.** Большая часть цикла приходится на диплоидное поколение. Гаплоидное поколение представлено только гаметами, редукционное деление происходит прямо перед их образованием. Такие циклы характерны для остальных *Polymastigida* и *Hypermastigida*, для *Heliozoa*, *Ciliophora*, *Opalinida*, *Cnidosporidia* и почти всех *Metazoa*.

3) **Циклы с промежуточной редукцией.** Гаплоидное и диплоидное поколение занимают примерно равные части цикла: зигота делится митотически. Возникают более развитые стадии диплоидного поколения (агамонт). В какой-то момент происходит редукционное деление с образованием одноклеточных гаплоидных агамет – агамное (бесполое) размножение. Агаметы превращаются в более развитые стадии гаплоидного поколения. Затем это взрослое гаплоидное поколение (гамонт) распадается на гаметы, которые копулируют – происходит половой процесс. С образованием зиготы цикл замыкается. Такой цикл встречается только у фораминифер и в виде редкого исключения – у некоторых колероваток.

Жизненные циклы

Жизненные циклы простейших очень разнообразны. Есть простейшие, у которых имеется цикл без полового процесса, т.е. без ядерного цикла (например, у трипанозом, у которых чередуются разные вегетативные стадии).

В наиболее дифференцированном жизненном цикле различают четыре периода:

- 1) прогамный, завершающийся формированием гамет;
- 2) сингамный, включающий в себя копуляцию гамет и образование зиготы;
- 3) метагамный, охватывающий несколько поколений спорозоитов;
- 4) вегетативный, в течение которого происходит рост, увеличение массы особей.

В какой-то части жизненного цикла происходит редукция числа хромосом.

Для удобства сравнения жизненных циклов составим таблицу, которую разделим по вертикали на 4 части, соответственно указанным четырем периодам. В эту таблицу поместим несколько циклов простейших и Цикл многоклеточного организма, разместив периоды их циклов в соответствующих столбиках (рис. 4). Выберем простейших с наиболее простым и с наиболее расчлененным циклами.

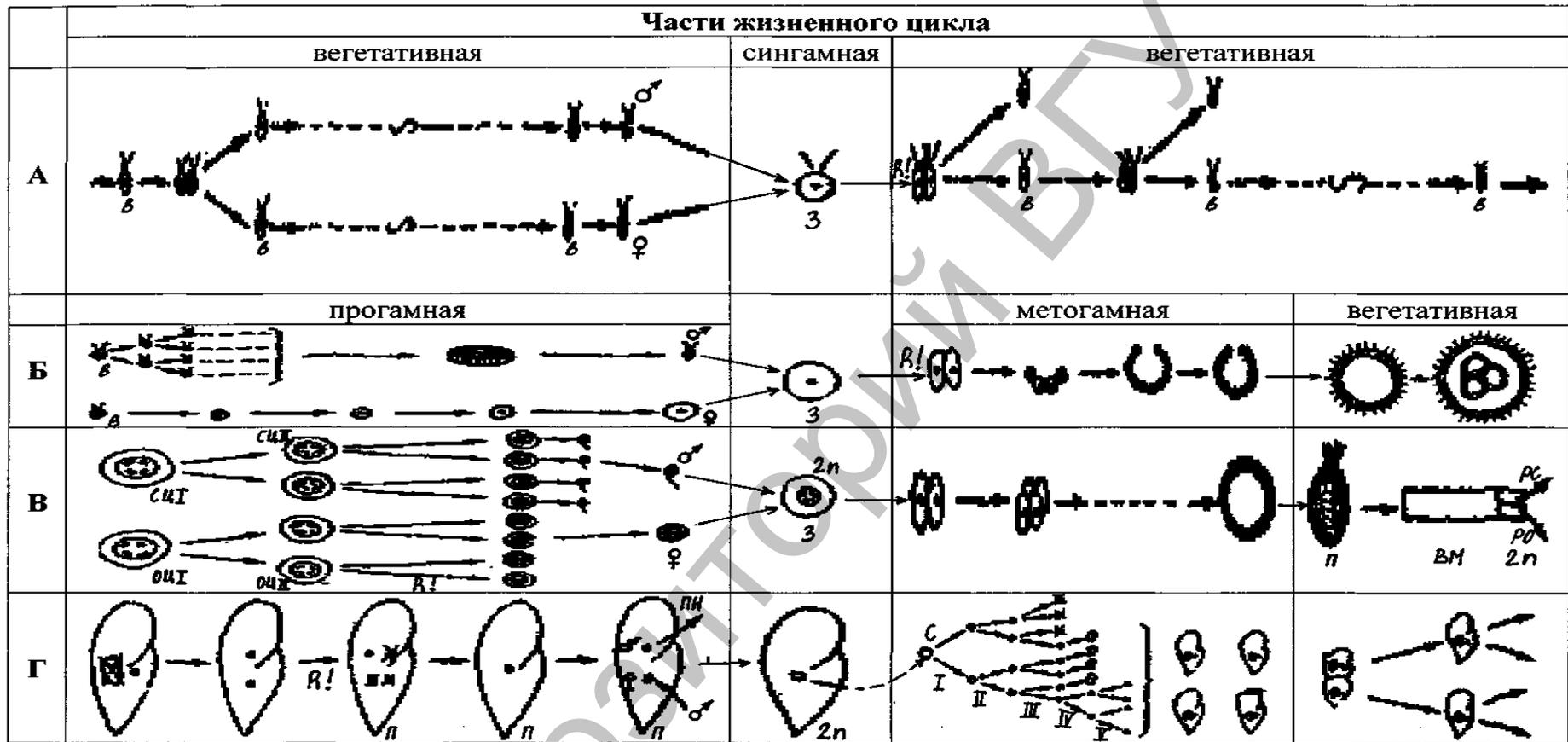


Рис 4. Сравнение жизненных циклов различных простейших и многоклеточных (из К.В. Беклемишева, 1979):

А – неопределенно многозвенный цикл низших фитомонад с факультативным половым процессом; Б - цикл вольвокса с разделением цикла на вегетативную, прогамную и метагамную части; В – цикл многоклеточных с усилением различий между частями цикла; Г – цикл инфузорий (в метагамной части цикла показано только деление ядер, контуры клеток не изображены). 3 – зигота, С – синкарион, R! – редукционное деление, ПН – пронуклеусы, П – паренхимула, РС – размножение и рост спорогониев, РО – размножение и рост оогониев, ВМ – взрослое многоклеточное, сцI и сцII – сперматоциты I и II порядка, оцI и оцII – ооциты I и II порядка

Из всего многообразия жизненных циклов простейших с половым процессом наиболее простым циклом обладают моноэнергидные жгутиконосцы, например, *Chlamydomonas*. У некоторых видов этого рода наблюдается множество бесполовых поколений, которые образуются путем монотомии, половой процесс возникает при ухудшении условий существования. Гаметы морфологически мало отличаются от особей бесполовых поколений. После копуляции зигота одевается оболочкой, под покровом которой путем палинтомического деления образуется 4–32 особи, которые выходят из оболочки и приступают к бесполому размножению. Редукция числа хромосом происходит при первых делениях зиготы. В этом цикле все стадии гаплоидны, единственная диплоидная стадия – зигота. Это цикл с зиготической редукцией. У других видов рода *Chlamydomonas* бесполое размножение происходит путем палинтомии, гаметы также возникают палинтомически.

Наиболее расчлененный жизненный цикл у «многоклеточного» простейшего – вольвокса. В курсе зоологии этому объекту уделяется мало внимания, т.к. он обладает аутоτροφным типом питания. Однако вольвокс занимает важное место в сравнительной анатомии беспозвоночных, так как его жизненный цикл наиболее близок к циклу многоклеточных. Жизненный цикл вольвокса характеризуется строго фиксированным местом полового процесса, которому предшествует прогамная часть цикла, в течение которой происходит гамогония, т.е. превращение особых генеративных клеток в гаметы: макрогамонт растет, накапливает в себе питательные вещества и превращается в крупную неподвижную макрогамету, микрогамонт палинтомически делится, давая начало большому количеству микрогамет. Затем следует слияние гамет (сингамная часть цикла) и редукционное деление. Далее – метагамная часть – зигота, делится палинтомически, приводя к образованию бластулоподобной колонии, очень напоминающей стадию бластулы многоклеточных организмов; эта колония растет, внутри нее образуются новые дочерние колонии – после метагамной появляется еще вегетативная часть цикла. В жизненном цикле *Volvox* следует обратить внимание на то, что развитие дочерней колонии из зиготы происходит сначала в состоянии инкурвации (т.е. клетки, образующиеся в результате палинтомического деления зиготы, обращены жгутиковыми концами внутрь полого шара), и лишь перед выходом сформировавшейся дочерней колонии из материнской происходит экскурвация – выворачивание, в результате которого клетки принимают окончательное расположение жгутиками наружу. Редукционное деление у *Volvox*, как и у споровиков, происходит после образования зиготы – цикл с зиготической редукцией. Очень своеобразен цикл у инфузорий. В учебниках зоологии дается описание цикла инфузорий без учета ядерного цикла. Поэтому следует обратить внимание на то, что у них в прогамной части участвует только

микронуклеус, претерпевший редукционное деление, из четырех образовавшихся гаплоидных ядер три редуцируются, остается одно, которое делится с образованием двух пронуклеусов. Женский пронуклеус превращается в стационарное ядро, остается в инфузории, и таким образом вся она соответствует макрогамете, а мужской – превращается в мигрирующее ядро, соответствующее микрогамете, и переходит в партнера, сливаясь с его стационарным ядром (сингамная часть цикла). В метагамной части цикла инфузорий палинтомия не наблюдается; происходит деление синкариона, приводящее после ряда перестроек к восстановлению двухядерности каждой особи и к восстановлению полиплоидности макронуклеуса. В вегетативной части цикла инфузории растут и размножаются бесполом путем. Это цикл с гаметической редукцией.

В жизненном цикле любого многоклеточного организма так же, как и у *Volvox*, выделяются прогамная, сингамная, метагамная и вегетативная части. Но прогамная часть усложняется за счет того, что у многоклеточных в этот период наблюдается сложная перестройка ядерного аппарата: образование тетраплоидных оо- и сперматоцитов I порядка, из них – диплоидных оо- и сперматоцитов II порядка и, наконец, редукционное деление, дающее начало гаплоидным гаметам.

Метагамная палинтомическая часть цикла многоклеточных очень сходна с таковой у фитомонад. Однако вегетативная часть цикла отлична: она характеризуется высокой степенью интеграции организма и большой разнокачественностью клеток.

Из таблицы видно, что из рассмотренных простейших наиболее близок к жизненному циклу многоклеточных цикл вольвокса. Его метагамная часть завершается образованием шаровидной бластулообразной стадии, в нем так же, как и у *Metazoa*, есть вегетативная часть, в течение которой организм (или колония) растет, клетки его дифференцируются, и лишь небольшая часть их специализируется в генеративные. Основным отличием жизненного цикла вольвокса от цикла многоклеточных является место редукционного деления. Такое подробное сравнение циклов различных простейших и многоклеточных необходимо для понимания происхождения многоклеточных животных. Следует, однако, четко представлять, что вольвокс ни в коем случае не следует рассматривать в качестве прямого предка многоклеточных. Этот объект привлекается лишь как модель, удобная для понимания тех процессов, которые могли происходить в эволюции колониальных гетеротрофных жгутиконосцев, скорее всего близких к современным *Choanoflagellata*, которых в настоящее время считают предками многоклеточных. Среди современных воротничковых жгутиконосцев нет видов с половым процессом, но считают, что именно такие колониальные *Choanoflagellata*,

имевшие форму шара и жизненный цикл типа *Volvox*, но с гаметической редукцией, и были предками многоклеточных.

1.3. Архитектоника простейших

Важной составной частью сравнительной анатомии животных является **архитектоника**, т.е. изучение взаимной связи и расположения частей целого организма. Сравнивая планы строения отдельных типов животных, необходимо прежде всего обратить внимание на их симметрию, типы которой очень разнообразны у простейших, а у многоклеточных более бедны.

Эта тема наиболее трудна для усвоения студентами, так как требует пространственного мышления. Поэтому вначале необходимо вспомнить, какие фигуры называют симметричными и каковы основные элементы симметрии.

Симметричными называются фигуры, состоящие из таких частей, которые путем известных преобразований (отражение от плоскости симметрии, вращение вокруг оси симметрии) могут быть совмещены друг с другом.

Наиболее важными для биологических фигур элементами симметрии являются: плоскость симметрии, ось симметрии и центр симметрии.

Плоскость симметрии – это такая плоскость, которая делит данное тело на две равные и зеркально подобные половины.

Ось симметрии – это прямая линия, так преходящая через тело, что при повороте на определенный угол вокруг этой линии как оси вращения тело совместится само с собой. Если угол поворота равен 180° , т.е. $1/2$ окружности, то это ось второго порядка, если угол равен 90° , т.е. $1/4$ окружности, то это ось четвертого порядка и т.д.

Центр симметрии – это точка, которая делит пополам все прямые линии, соединяющие между собой симметричные точки фигуры.

Учение о симметрии организмов называется проморфологией. Оно – вполне применимо не только к геометрическим фигурам, но и к живым организмам. Однако следует всегда помнить о том, что конфигурация живого организма почти никогда не бывает строго симметричной. Даже тела неживой природы чаще всего не абсолютно симметричны (например, кристаллы, снежинки). Поэтому мы говорим об относительной симметричности организмов.

Симметрия простейших очень детально описана в монографии В.Н. Беклемишева. Для того, чтобы представить себе наиболее распространенные типы симметрии простейших, следует вспомнить форму тела разных простейших, принадлежащих к первому типу – *Sarcostigophora* (амеба, разные фораминиферы, солнечники, радиолярии). Среди них наиболее простой формой тела обладают амебы, лишенные каких-либо

элементов симметрии. Такая форма обозначается как **анаксонная** (безосная), т.е. асимметричная. В ней отсутствуют элементы симметрии (рис. 1).

Следующая форма тела – **сферическая**, наоборот, обладает всеми элементами симметрии: центр симметрии, множество плоскостей и осей симметрии (цисты многих простейших, клетки колониальной радиолярии *Collozoum* (отр. *Spumellaria*)).

Следующая ступень – **неопределенно полиаксонные** (многоосные) формы, у которых есть центр симметрии и большое, но все же конечное число осей, пересекающихся в центре, однако ни их число, ни положение не являются строго постоянными (солнечники, многие радиолярии из отр. *Spumellaria*).

Следующий шаг представляют **правильно полиаксонные** формы, наиболее распространенные среди радиолярий. Они имеют строго определенное число осей симметрии определенного порядка, которые расходятся под строго определенными углами, пересекаясь все в одной точке, являющейся центром симметрии (многие радиолярии из отр. *Spumellaria*, напр. *Hexastylus*, рис. 5).

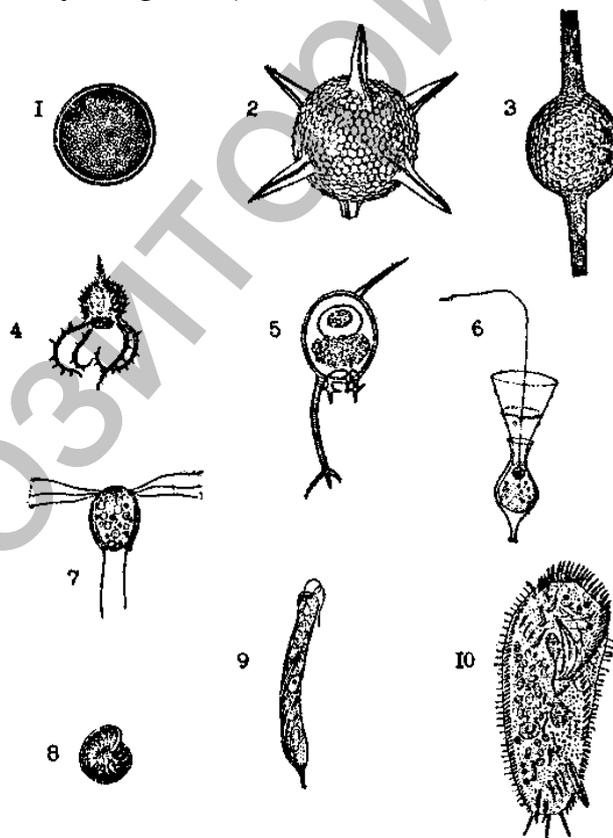


Рис. 5. Примеры различных форм симметрии у простейших (из В.Н. Беклемишева, 1964):

- 1 – сферическая ооциста *Eimeria propria*;
- 2 – полиаксонная (гомаксонная) – *Hexastylus marginatus*;
- 3 – ставраксонная (монаксонная) гомополярная *Pipetta tubo*;

- 4 – монаксонная гетерополярная *Medusetta craopedota*;
- 5 – билатеральная *Euphysetta staurocodon*;
- 6 – монаксонно-гетерополярная *Salpingoeca amphoroidea*;
- 7 – двулучевая *Hexamitus inflatus*;
- 8 – билатеральная *Polystomella crispa*;
- 9 – вращательная *Euglena oxyuris*;
- 10 – диссимметричная *Stylonychia mytilus*

Ставраксонно-гомополярные фигуры отличаются от правильно полиаксонных тем, что у них имеется одна главная ось симметрии, пересеченная по середине плоскостью симметрии, так что оба полюса одинаковы. Точка пересечения главной оси и перпендикулярной к ней плоскости есть, центр данной фигуры. Их иначе называют монаксонно-гомополярными, т.к. они имеют главную ось и несколько второстепенных осей (ряд радиолярий из отр. Spumeliaria, фораминифера Orbitolites).

Монаксонно-гетерополярная форма отличается от предыдущей дифференцировкой полюсов. При этом два полюса становятся различными, исчезает плоскость симметрии, остается главная (единственная) ось симметрии и несколько плоскостей симметрии, число которых определяется порядком оси симметрии (раковины некоторых корненожек из отр. Testacea, скелеты многих радиолярий из отр. Nasselaria и Rhaeodaria, некоторые инфузории, например Didinium и др.).

Ставраксонные, а также монаксонно-гетерополярные формы часто называют радиально-симметричными; отдельные, симметрично повторяющиеся вокруг главной оси участки их тела называются антимерами. Число антимер равно порядку главной оси симметрии.

Среди монаксонно-гомополярных и гетерополярных форм в простейшем случае встречаются ось симметрии неопределенно большого порядка и неопределенно много плоскостей симметрии, пересекающихся вдоль этой оси (рис. 5). В иных случаях порядок оси симметрии и соответствующее ему число плоскостей симметрии являются строго определенными. Монаксонные гетерополярные формы с осью симметрии второго порядка и двумя плоскостями симметрии называются **двулучевыми** (споры микроспоридий, гаметоциты Plasmodium falciparum). Из монаксонно-гетерополярной формы путем дальнейшей дифференцировки получается двусторонне-симметричная, или **билатеральная** форма. Билатеральные формы среди простейших встречаются не очень часто, но зато у многоклеточных они преобладают. Например, *Lambliia intestinalis* (отр. Polymastigida), *Polystomella crispa* (отр. Foraminifera).

У ряда форм простейших развивается **вращательная** симметрия, выражающаяся в присутствии одной оси симметрии, без плоскостей симметрии (многие Mastigophora). Например, эвглена с первого взгляда кажется монаксонно-гетерополярной, с осью симметрии неопределенно

большого порядка. Однако на ее пелликуле проходят ряды тонких бороздок, описывающих винтовую линию. У ряда трихонимфид (отр. *Nuregmastigida*) вращательную симметрию создают ряды жгутиков, у инфузорий – ряды ресничек и мионем.

Необходимо вспомнить строение наиболее сложно устроенных простейших – инфузорий. У многих видов перистом окружен асимметричной околоротовой спиралью, остальные органеллы также расположены асимметрично, так что такие формы имеют либо неполную симметрию, либо вообще асимметричны (*Stylonychia*, отр. *Hypotricha*). То же можно сказать и о панцире динофлагеллят. Но между асимметрией амёб и инфузорий нет ничего общего. Асимметрия амёб есть отсутствие определенности плана строения. Асимметрия *Stylonychia* и динофлагеллят, наоборот, проявление сложнейшего плана, полной дифференцировки, результат специализации органелл, частей тела. Это вторичная асимметрия, или диссимметрия, т.е. нарушенная симметрия.

Таким образом, анализ планов строения простейших показывает, насколько разнообразны типы симметрии.

Следует остановиться на экологическом и физиологическом значении основных типов симметрии простейших. Для того, чтобы лучше осмыслить этот материал, необходимо вспомнить, какие среды обитания преобладают у рассмотренных нами простейших. Каждый тип симметрии связан с определенным типом среды обитания.

Виды простейших, которые отнесены к сферическим, полиаксонным, т.е. формы, обладающие многими одинаковыми осями, а также монаксонно-гомополярные, обитают в среде, однородной во всех трех измерениях, при этом сами эти организмы неподвижны. Таковы кокцидии, погруженные в цитоплазму клетки хозяина, особи радиолярии *Collozoum*, погруженные в колониальный студень, пассивно плавающие в толще воды радиолярии и солнечники. Споры многих простейших, хотя и попадают в разнообразную среду, имеют сферическую форму, так как пассивно переносятся ветром, течением и т.д.

С другой стороны, монаксонно-гетерополярная форма возникает всякий раз, когда два конца животного подвергаются резко различным воздействиям со стороны среды и сами несут по отношению к ней различные функции. Чаще всего такие формы тела возникают у прикрепленных к субстрату видов, или у свободноподвижных, у которых один из полюсов главной оси при движении направлен вперед, другой – назад (одиночные сидячие *Choanoflagellata*, многие подвижные *Flagellata*).

Если гетерополярные формы обитают в планктоне, то у них имеются какие-либо поправки; например, в виде капелек жира, фиксирующих верхний полюс тела (радиолярия *Medusetta craspedota*).

Следует обратить внимание также на то, что закрученные винтом, вращательно-симметричные формы чаще всего встречаются среди активно

подвижных форм: жгутиковых и инфузорий, которые, плавая в воде, непрерывно вращаются вокруг своей оси (эвглена).

Необходимо выделить среди разнообразных типов симметрии простейших формы с двусторонней (билатеральной) симметрией. Таких форм среди простейших крайне мало, в отличие от многоклеточных, у которых этот тип симметрии преобладает.

У многоклеточных билатеральная симметрия возникла в связи с активным поступательным движением (ползанием) по субстрату, что привело к дифференцировке спинной и брюшной сторон. Такие случаи крайне редко встречаются у простейших. Корненожки (амебы, арцеллы и др.) также ползают по субстрату, но у них не выработалась билатеральная симметрия, очевидно, в связи с очень медленным и ненаправленным движением.

Из всех аспектов отличий простейших от многоклеточных следует сделать вывод о том, что многоклеточные отличаются от простейших прежде всего не самим фактом многоклеточности, а скорее, характером многоклеточности (высокой степенью дифференцировки клеток); далее – определенным, специализированным жизненным циклом в противоположность многообразию циклов простейших; более ограниченным числом типов симметрии (в основном монаксонно-гетерополярная, или радиальная, билатеральная и диссимметрия).

1.4. Вопросы для самоконтроля

1. Назовите основные типы строения простейших. Приведите примеры.
2. Чем отличаются моноэнергидные простейшие от клеток многоклеточных?
3. Чем отличаются полиэнергидные простейшие от многоклеточных организмов и от их отдельных клеток?
4. Чем отличаются «многоклеточные» простейшие от многоклеточных животных?
5. Назовите основные формы бесполого и полового размножения простейших.
6. Что такое жизненный цикл и ядерный цикл?
7. Назовите типы ядерных циклов. Приведите примеры.
8. Из каких периодов состоит наиболее расчлененный жизненный цикл простейшего?
9. Какие простейшие обладают наиболее сложными жизненными циклами?
10. Чем отличается жизненный цикл вольвокса от цикла многоклеточного животного? Что общего в этих циклах?
11. Какие типы симметрии встречаются у простейших?

12. Какое экологическое и физиологическое объяснение можно дать основным типам симметрии простейших?

Репозиторий ВГУ

ТЕМА 2

АРХИТЕКТОНИКА РАДИАЛЬНО-СИММЕТРИЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

2.1. Симметрия в строении губок

Те многоклеточные, у которых главная ось тела в течение всей жизни сохраняется в качестве оси симметрии, обозначаются как лучистые, или радиальные. Сюда относятся три типа из числа современных Metazoa:

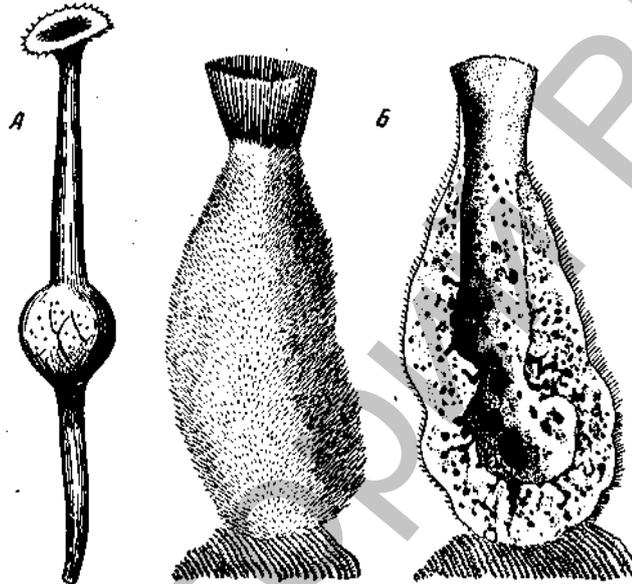


Рис. 6. Радиальная симметрия одиночных губок

А – *Disyringa dissimilis* (Tetrahoxonia); ось симметрии слегка искривлена;
Б – *Leucandra aspera* (Calcarea), внешний вид и продольный разрез, несовершенная радиальная симметрия (из Hentschel)

губки (Porifera), кишечнополостные (Coelenterata) и кембрийские Archaeocyatha. Лучистые, понимаемые в этом объеме, не являются какой-либо таксономической единицей; в естественной системе животных такой группы нет, так как кишечнополостные по совокупности своих признаков стоят от губок значительно дальше, чем от остальных многоклеточных. Таким образом, группа лучистых в указанном выше объеме явилась бы искусственным объединением трех типов по одному лишь общему признаку – характеру симметрии. Термин Radialia мы предпочитаем применять к одним кишечнополостным для противопоставления их остальным, объединяемым, как Bilateria. Заметим, что среди кишечнополостных имеется целый ряд двусторонне-симметричных форм. Однако все эти формы, наряду с двусторонней симметрией, сохраняют неполную лучевую симметрию. В большинстве же своем губки и кишечнополостные

построены по радиальному типу. В каких же формах мы встречаем радиальное строение у губок?

Наиболее простой тип строения, ставраксонно-гетерополярный, с осью симметрии неопределенно большого порядка мы встречаем прежде всего у одиночных губок из *Calcegia*, *Triaxonia* и *Tetrahonia* (рис. 6). При этом у губок с их часто несовершенной выраженной индивидуальностью лучевая симметрия редко бывает столь геометрически правильной, как у многих вышестоящих *Coelenterata*. Иногда ось тела оказывается искривленной (рис. 6, А) иногда стенки тела деформированы неправильными разрастаниями (рис. 6, Б); в крайних случаях лучевая симметрия едва выражена. Все эти отклонения от правильной лучевой симметрии представляют не что иное, как следы не полностью преодоленной анаксонности. Лучевая симметрия многих губок еще не полностью овладела их телом. Губки не выходят за пределы совершенной лучевой симметрии – они еще не доразвились до нее.

2.2. Симметрия гидроидов

Среди взрослых кишечнополостных неопределенно многолучевой симметрией обладает бесщупальцевый гидроид *Protohydra* (Hydrida) (рис. 7, А). Большинство гидроидов имеет ось симметрии какого-либо определенного порядка, причем порядок ее определяется числом и расположением щупалец. У многих *Leptolida Athecata* гидрант несет не строго определенное количество щупалец, разбросанных по головке без особого порядка. Такое строение мы встречаем у *Zanclaea* и некоторых других *Corynoidea*, у *Clava* (рис. 7, Б) и ее родственников, у *Myriothele* и др. Его можно скорее всего охарактеризовать как асимметрическое. Но это не та диссимметрия, которую мы встречаем в конце рядов развития. Это не «уже отсутствие», а «еще отсутствие» симметрии. Это та неопределенность расположения, которая стоит впереди и ниже, чем настоящая лучевая симметрия. Здесь щупальца лишь нарушают симметрию животного, а не определяют ее порядок, как у вышестоящих гидроидов. Если отвлечься от щупалец, мы будем иметь у *Clava* такую же монаксонную симметрию с осью вращения неопределенно большого порядка, которую мы видели у *Protohydra*, а если учесть щупальца, мы найдем еще меньшую определенность, представляющую следы анаксонности.

В отличие от этого, у большинства гидроидных полипов щупальца обретают более или менее определенное число и расположение. Один из первых шагов в этом направлении представляет *Pennaria* (рис. 8, А), порой обособляется базальный венчик нитевидных щупалец; последние этим приобретают радиальное расположение, хотя и сохраняют неопределенно большое число. Остальные же булавовидные щупальца сохраняют

неопределенное расположение, свойственное *Clava*, и разбросаны по всей поверхности гидранта, апикальной венчика нитевидных щупалец. У *Tiarella* остальные щупальца также собираются в два венчика, так что всего получается три венчика щупалец; у *Tubularia* – или *Corymorpha* (рис. 8, В) венчиков щупалец два; у большинства же гидроидов (например *Obelia*) остается всего один-единственный венчик щупалец. У всех этих форм все щупальца без исключения располагаются венчиками, т.е. принимают правильное радиальное расположение, в силу чего радиальная симметрия гидранта становится полной.

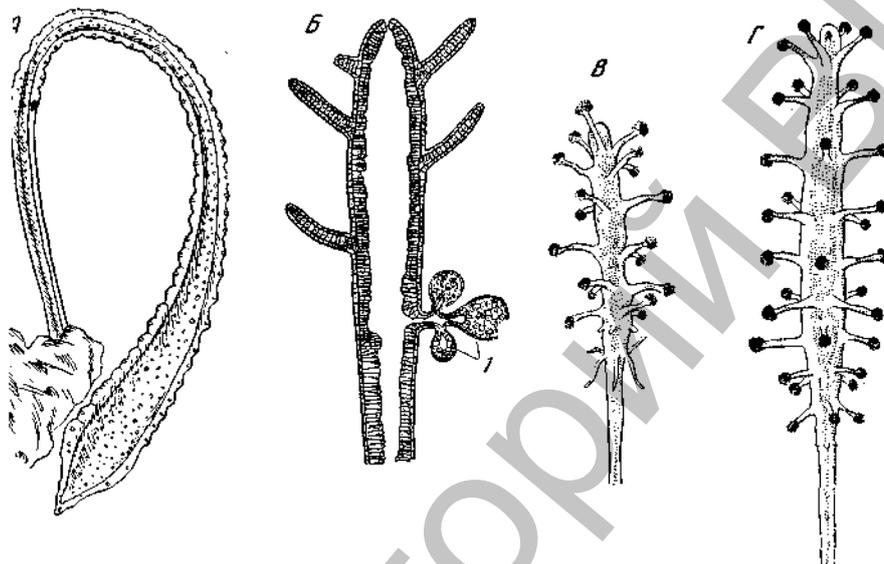


Рис. 7. Низшие типы радиальной симметрии у гидроидов
 А – *Protohydra leuckarti* (Hydrida), слегка сократившаяся особь (по Luther); радиальная симметрия неопределенно большого порядка; Б – гидрант *Clava multicornis*, продольный разрез: 1 – гонофоры (по Broch, из Kükenthal);
 В – *Staurocoryne filiformis*, первичный полип; Г – то же, один из последующих полипов (по Rees)

Но о порядке симметрии это нам еще ничего не говорит; порядок симметрии определяется у таких гидрантов числом щупалец в отдельных венчиках. У *Corymorpha nutans* число щупалец в каждом из ее двух венчиков неопределенно и очень велико; здесь мы еще видим ось симметрии неопределенно большого порядка. У многих гидроидов, например *Clavatella* (рис. 8, В), у гидрантов имеются восемь щупалец, которые расположены одним венчиком, так что возникает 8-лучевая симметрия. У гидрантов *Cladonema* (рис. 8, Г) имеются также восемь щупалец, но они расположены двумя венчиками; четыре оральных расположены крест-накрест, а четыре базальных – в промежутках между ними; в результате, несмотря на восемь щупалец, мы имеем не 8-лучевую, а 4-лучевую симметрию, так как порядок симметрии определяется не

общим числом щупалец, а числом их в каждом отдельном венчике. Симметрия нечетного порядка – 3-лучевая, 5-лучевая и т.п. встречается у гидроидов и вообще кишечнополостных скорее в виде исключения. 5-лучевой симметрией обладают гидранты *Eutima mira*, имеющие по пять длинных щупалец, чередующихся с пятью короткими. У *Staurocoryne filiformis* гидрант-основатель колонии представляет любопытное сочетание 3-лучевой симметрии с 5-лучевой, так как головка его имеет базальное кольцо из пяти нитевидных щупалец и шесть-семь дистальных колец головчатых щупалец, по три щупальца в каждом кольце.

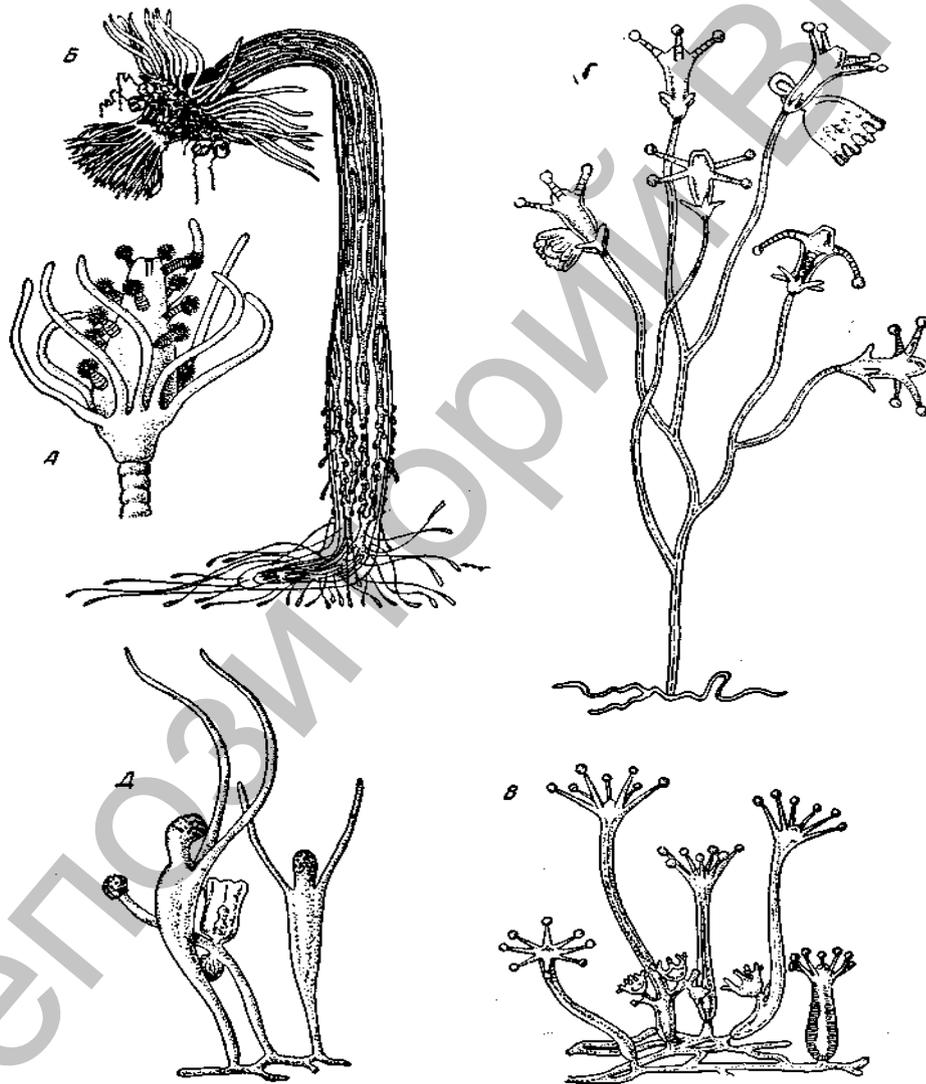


Рис. 8. Расположение щупалец и симметрия различных гидрополипов

А – *Pennaria cavolini*; Б – *Corymorpha nutans* (из Kükenthal);
 В – *Clavatella prolifera*; Г – *Cladonema radium*; Д – *Lar sabellarum*
 (из Delaga et Hérouard)

У прочих гидрантов колонии головчатые щупальца расположены семью-девятью кольцами, по четыре в каждом кольце. В то же время *Staurocoryne* представляет интересный пример упорядочения в расположении большого числа головчатых щупалец. Таких гидрополипов, у которых имелось бы всего 2 щупальца, расположенных при этом друг против друга по правилам 2-лучевой симметрии, мы не знаем.

Зато среди них известно несколько случаев настоящей двусторонней симметрии. Последняя встречается здесь у отдельных форм из разных групп и проявляется у них различно. Таким образом, эти случаи не характеризуют собой общее направление развития гидроидов, а проявляются в результате нескольких, по существу дивергентных и лишь формально параллельных линий развития.

Одной из наиболее своеобразных форм такого рода является гигантский гидроид *Branchiocerianthus* (рис. 9). На длинной цилиндрической ножке гидрант сидит в косом положении, гипостом расположен эксцентрически на овальном ротовом диске; вокруг рта подковообразно расположены места прикрепления гонофоров, а еще дальше к периферии диска такую же подковообразную зону, прерванную над местом отхождения стебля, занимают многочисленные мелкие щупальца. Таким образом, здесь двусторонняя симметрия возникает не в силу уменьшения числа и правильного расположения немногих щупалец; она создается искривлением самого гидранта, эксцентрическим положением гипостома и рта и подковообразной формой перистома, а последняя связана с образованием постоянной зоны роста и новообразования щупалец и гонофоров в месте перерыва подковы.



Рис. 9. *Branchiocerianthus imperator*, крупнейший из гидроидов; двусторонняя симметрия, остаточная колониальность 1 – околоротовой венеч щупалец; 2 – зона роста головки; 3 – второй венеч щупалец; 4 – базальный конец гидранта; 5 – ризоиды; 6 – венеч гонофоров (из Broch)

В этом случае заключается известная аналогия с *Ceriantharia*, у которых двусторонняя симметрия также основана на присутствии зоны роста и

новообразования щупалец, прерывающей собой венеч последних. Наоборот, у гидроидов *Lar sabellarum* (сем. Williidae) и *Monobrachium* возникновение двусторонней симметрии тесно связано с резким уменьшением числа щупалец. У гидрантов *Lar* (рис. 8, Д) ротовое отверстие представляется в виде поперечной щели, с одной стороны которой перистом утолщен, а по другую сторону сидят два длинных щупальца. Единственная плоскость симметрии проходит между обоими щупальцами и делит пополам и щелевидный рот, и лежащее по другую сторону утолщение. У *Monobrachium* (Limnomedusae) гидранты сохранили по одному-единственному щупальцу, которое, по необходимости, расположено эксцентрически, так как оральная полюс занят ртом. В силу этого через тело гидранта и здесь также может быть проведена всего одна-единственная плоскость симметрии, делящая пополам оба непарных органа – рот и щупальце. *Monobrachium* представляет крайнюю ступень олигомеризации щупалец гидроидов, т.е. является крайним членом в ряду последовательного уменьшения числа щупалец.

Плоскость симметрии *Monobrachium* совершенно очевидно негомологична таковой *Lar*, так как у первого она проходит радиально, через щупальце, а у второго – интеррадиально, между двумя щупальцами. Нет никаких данных и для гомологизации какой-либо из этих плоскостей с плоскостью симметрии *Branchiocerianthus*, исходной формой которого являются

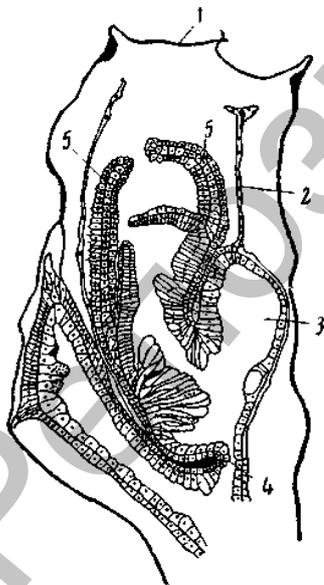


Рис. 10. Сагиттальный разрез через гидранта *Sertularella crassicaulis*

- 1 – крышечка гидротеки;
- 2 – выстилка гидротеки, отставшая от нее;
- 3 – слепой абаксиальный мешок;
- 4 – диафрагма, отделяющая

Tubulariidae с их неопределенно большим числом щупалец. Двусторонняя симметрия *Lar* или *Monobrachium* вызвана, как мы видели, уменьшением числа щупалец, которое, в свою очередь, стоит в известной связи с малыми размерами отдельных гидрантов. Двусторонняя симметрия *Branchiocerianthus* обусловлена наличием постоянной зоны роста гидранта и новообразования щупалец, т.е. усложнением организации гидранта, вытекающим из его необычайно крупных размеров. Таким образом, происхождение двусторонней симметрии в обоих случаях столь же различно, как и ее проявления.

Наконец, в группе семейств Sertulariina (Aglaopheniidae и

гастральную полость гидранта от полости ценосарка; 5 – щупальца (из Kükenthal)	некоторые другие) билатеральная форма гидрантов возникает в связи со способом их прикрепления в колонии: гидранты
--	---

сидят на общем стволе косо и без длинной ножки. Это положение вызывает билатеральную форму гидротеки и косое расположение диафрагмы, отделяющей полость гидранта от полости ценосарка (рис. 10, 4); в силу этого билатеральную форму принимает и головка гидранта, несмотря на то, что число щупалец велико и перерыва в их расположении нет. При этом двусторонняя симметрия усугубляется наличием у многих форм слепого мешковидного придатка на стороне гидранта, обращенной абаксиально, т.е. прочь от ствола колонии, или, точнее, от той ветви, на которой сидит данный гидрант. Итак, в разных группах гидрополипов двусторонняя симметрия возникает независимо, в результате совершенно различных рядов развития, проявляется совершенно различно, и между двустороннесимметричными формами этого класса сходство чисто формальное.

Гидроидные медузы в громадном большинстве обладают лучевой симметрией, причем порядок оси симметрии и число антимер бывают у них весьма различны, но всегда число это является вполне определенным. Определяется оно той из систем органов медузы, которая представлена наименьшим числом антимерных единиц. Чаще всего это бывают радиальные каналы, у *Leptolida* – также и гонады, у некоторых форм – щупальца или хоботок. Наивысшее число антимер встречается среди наркомедуз, так как в этом отряде встречаются формы с большим числом щупалец и в то же время с отсутствием симметрии низшего порядка в гастроваскулярной системе, гонадах или хоботке. Так, у *Solmaris* (рис. 11, А) хоботок совершенно отсутствует, как и радиальные каналы, и в то же время имеется венец из 24 щупалец.

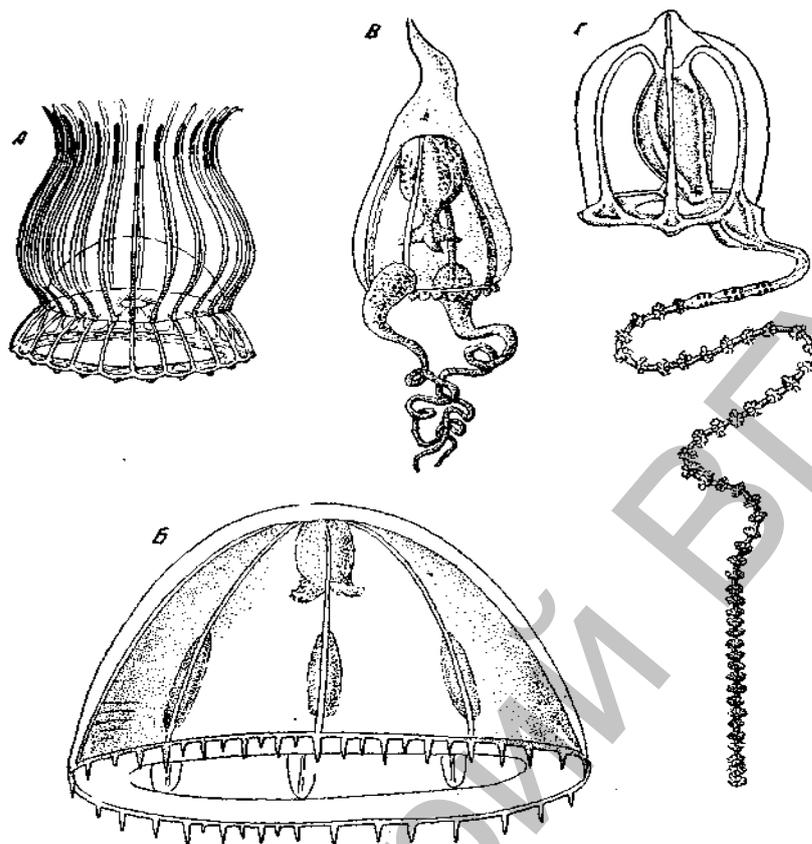


Рис. 11. Радиальная симметрия гидромедуз

А – *Solmaris coronantha* (Narcomedusae) 24-лучевая; Б – *Homoeonema typicum* (Trachymedusae) 6-лучевая; В – *Amphinema titania* (Anthomedusae) 2-лучевая; Г – *Corymorpha nutans* (Anthomedusae) двусторонняя (из Delage et Hérouard).

Наиболее распространенная у гидромедуз 4-лучевая симметрия

Таким образом, *Solmaris* является 24-лучевой формой. Среди наркомедуз встречаются также формы 64, 8, 6 и 2-лучевые. У всех остальных гидромедуз, как правило, господствует 4-лучевая симметрия. У них обычно бывают 4 радиальных канала, очень часто (лептомедузы – *Leptolida Thecaphora*) и 4 гонады, иногда 4 краевых тельца и 4 щупальца. Иногда же число щупалец может быть и гораздо больше; в таком случае порядок симметрии определяется радиальными каналами и другими органами, а многочисленные щупальца создают неполную симметрию какого-либо высшего порядка, соответствующего их числу; число это обыкновенно бывает кратным 4 или 6. Нередко встречаются среди гидромедуз 2-лучевые формы, возникающие вследствие уменьшения числа щупалец до двух, лежащих друг против друга. При этом, обычно сохраняются 4 радиальных канала, 4-лучевой хоботок и 4 краевых тельца (*Dinema*, *Amphinema* – *Leptolida Athecata* (рис. 11, 5) и другие), так что можно говорить о неполной 4-лучевой симметрии; если бы здесь сохранились рудименты двух исчезнувших щупалец, мы могли бы говорить о гетерономной антимерии. Наконец, среди антомедуз (*Leptolida Athecata*) мы встречаем и

билатеральные формы, у которых остается всего одно-единственное, зато сильно развитое щупальце, а следовательно, и одна-единственная плоскость симметрии, проходящая через хоботок, единственное щупальце и противолежащий ему радиальный канал; примером такой двусторонне-симметричной антормедузы является медуза *Corymorpha nutans* (рис. 11, Г).

Итак, у наиболее примитивных форм гидроидов имеется ось вращения порядка, равного бесконечности, и неопределенно много плоскостей симметрии, пересекающихся вдоль этой оси; симметрия их неопределенно многолучевая. Громадное большинство гидроидов обладает симметрией какого-то определенного, почти всегда четного порядка, обыкновенно кратного четырем. Наконец, у немногих форм, притом разнообразных и разбросанных по всему классу, мы наблюдаем появление двусторонней симметрии.

2.3. Симметрия сцифомедуз

Scyphozoa, или высшие медузы, в отношении симметрии представляют гораздо большее единство, чем гидроиды. Большинство Scyphozoa обладает наиболее безупречной и полной лучевой симметрией, какую можно встретить среди животных. В то же время у них чрезвычайно ярко сказывается господство 4-лучевого типа симметрии. В отряде кубомедуз (Charybdaeida) 4-лучевая симметрия оказывается в чистом виде: зонтик кубической формы, с четырьмя ропалиями, четырьмя щупальцами или пучками щупалец и четырьмя парами гонад (рис. 12, А).

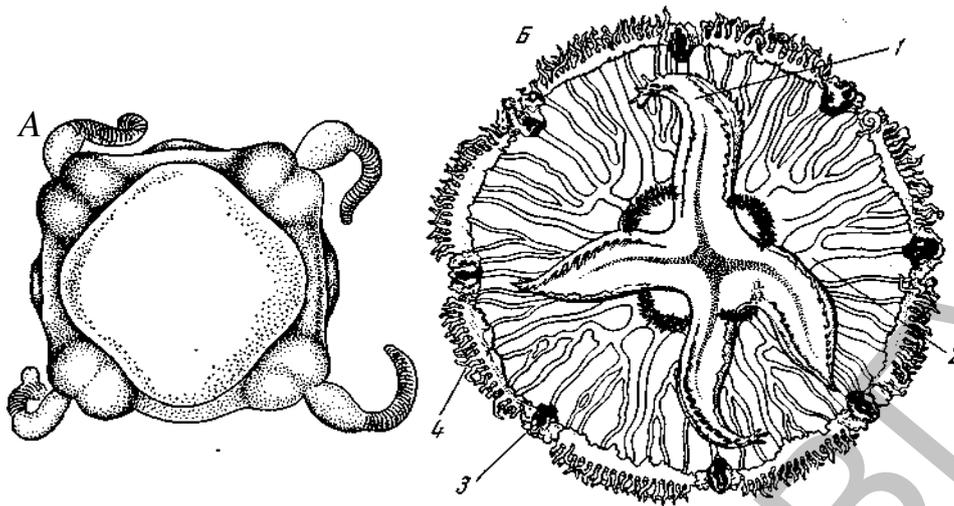


Рис. 12. Радиальная симметрия сцифомедуз

А – *Charybdaeida murrayana* (Charybdaeida), вид с оральной (субумбреллярной) стороны (по Heckel); Б – *Aurelia aurita* (Discomedusae), вид с оральной стороны (по Kükenthal): 1 – руки; 2 – радиальные гастроваскулярные каналы; 3 – ропалии; 4 – краевые щупальца

У большинства других Scyphozoa (отряды Pedomedusae, Discomedusae) к 4-лучевой симметрии присоединяется неполная 8-лучевая симметрия или симметрия какого-либо порядка, кратного восьми и охватывающая не всю организацию, а только отдельные системы органов: краевые лопасти, краевые щупальца и ропалии. Примером такой комбинированной радиальной симметрии может служить общеизвестная *Aurelia aurita* (рис. 12, Б). Здесь, как и у всех дискомедуз, мы видим хоботок с четырьмя руками и следовательно, 4-лучевой тип симметрии. Точно так же гонады и субгенитальные ямки расположены в виде креста, подчиняясь той же 4-лучевой симметрии. Однако наряду с этим имеются 8 разветвленных (радиальных) каналов, чередующихся с 8 неразветвленными (интеррадиальными) каналами, и 8 краевых телец (ропалий); все это придает аурелии неполную 8-лучевую симметрию. И, наконец, край зонтика несет неопределенно большое число краевых щупалец и краевых лопастей.

У других дискомедуз число ропалий, щупалец, каналов и т.д. может представлять различные числа, кратные восьми: 8×3 , 8×5 , 8×7 , 8×8 и т.д. Так, например, у медузы *Kuragea* имеется 8×1 ропалий, 8×7 щупалец, 8×8 краевых лопастей и 8×2 радиальных каналов. Трудно найти лучшие примеры комбинированной симметрии, выражающейся в присутствии неполной симметрии высшего порядка, $8 \times n$, при наличии полной симметрии того же типа, но низшего порядка (4).

Некоторые нарушения закона кратности четырем и даже правильной лучевой симметрии встречаются лишь у некоторых специализированных форм, главным образом из подотряда корнеротов (*Discomedusae Rhizostmeae*).

Ни малейшей наклонности к возникновению 2-лучевой или двусторонней симметрии у взрослых сцифомедуз не наблюдается. Однако сцифистома (сидячая стадия сцифомедуз) обладает первоначально всего лишь двумя и притом противолежащими щупальцами, а следовательно, 2-лучевой симметрией. У некоторых сцифистом следы 2-лучевой симметрии сохраняются и после образования всех щупалец, выражаясь в небольшом сплющивании тела.

2.4. Симметрия коралловых полипов

Anthozoa, или высшие полипы, в отличие от *Scyphozoa*, представляют значительно менее совершенную лучевую симметрию. Последняя у них обычно не является полной и не охватывает всей организации. По внешности все *Anthozoa* представляются более или менее радиальными, что выражается и в форме тела, и в расположении щупалец; но во внутреннем строении мы видим у них сильную тенденцию к двусторонней симметрии. *Anthozoa* делятся на несколько отрядов, частью со временных, частью вымерших.

Строение скелета последних не всегда позволяет достаточно ясно представить себе анатомическое строение животного в целом, но обычно позволяет судить о характере симметрии.

Наиболее правильной лучевой симметрией среди современных полипов *Anthozoa* обладает подкласс *Hexacorallia* (рис. 13). Тело одиночных 6-лучевых полипов (*Actinaria*) приблизительно цилиндрической формы с плоской подошвой на одном конце и околоротовым диском на другом. Околоротовой диск несет венец щупалец, посреди него находится щелевидный рот. Общая форма тела и расположение щупалец придает телу актинии характер многолучевой симметрии, щелевидный рот превращает эту симметрию в 2-лучевую. От рта внутрь тела спускается плоская глоточная трубка, обычно снабженная на обоих узких краях мерцательными бороздками – сифоноглифами; обе они анатомически одинаковы, вследствие чего глотка также

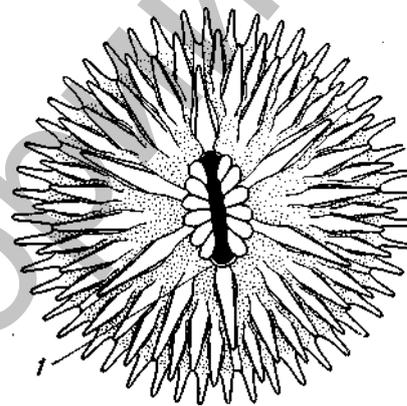


Рис. 13. Схема расположения щупалец у правильной, шестилучевой актинии; щупальца пяти порядков
Вид с орального полюса: 1 – сифоноглифа
(из Л.Н. Нутан)

представляется 2-лучевой; но физиологически одна из сифоноглиф служит для входа воды, другая – для выхода, что обусловлено различным в каждой из них направлением движения ресниц. Токи воды служат у одних форм для питания и дыхания, у других – только для дыхания. В кишечную полость со стороны стенки тела вдаются перегородки, которые в верхней части тела всей длиной прирастают к глотке, а в нижней заканчиваются свободными, утолщенными краями (мезентериальные нити). Порядок образования перегородок – строго определенный для каждого семейства актиний. Первые 12 перегородок носят название первичных перегородок, или *прото мезентериев*. Они расположены шестью парами, причем проходящие вдоль каждой перегородки мышечные гребешки располагаются в совершенно определенном порядке. В тех двух парах перегородок, которые примыкают к узким краям глотки, к сифоноглифам, гребешки направлены врозь; эти перегородки называются направляющими. Наоборот, в остальных четырех парах перегородок мышечные гребешки направлены друг другу навстречу. Пространство, заключенное между двумя перегородками одной пары, носит название радиальной камеры, пространство, заключенное между двумя перегородками, принадлежащими к двум разным, смежным, парам, называется межкамерным пространством. На уровне каждой радиальной камеры от поверхности окологротового диска отходит по щупальцу, так что имеются 6 первичных щупалец. Благодаря наличию 6 радиальных камер и 6 щупалец молодая актиния на этой стадии обладала бы 6-лучевой симметрией. Однако наличие сплюсненной глотки с двумя сифоноглифами и направляющих перегородок с их направленными врозь мышечными гребешками и неравномерное развитие щупалец придают актинии отчетливую 2-лучевую симметрию, наряду с которой имеющаяся у нее 6-лучевая симметрия в расположении камер и щупалец оказывается лишь неполной симметрией.

Большинство одиночных *Hexacorallia* обладает постоянным индивидуальным ростом, причем рост идет не только в длину, но и в толщину. Рост в толщину происходит главным образом в меридиональных зонах роста, которые соответствуют межкамерным пространствам. Следовательно, первоначально имеются 6 зон роста. Затем в каждой из них возникает по паре новых перегородок – всего 6 пар перегородок 2-го порядка; мышечные гребешки этих перегородок также направлены навстречу друг другу, и новые пары перегородок образуют новые радиальные камеры – камеры 2-го порядка. С этого момента каждая зона роста расщепляется на две, и на месте каждой из них образуются две зоны роста в двух новых межкамерных пространствах, по бокам камер 2-го порядка. Затем в этих новых зонах роста образуется по паре перегородок 3-го порядка – всего 12 пар, и каждая пара включает свою радиальную камеру 3-го порядка, а число

зон роста увеличивается до 24. В дальнейшем новые перегородки образуются всегда в зонах роста, во всех межкамерных пространствах, по всей периферии актинии. Все последующие перегородки, начиная с перегородки 2-го порядка, носят название вторичных перегородок, или метамезентериев. Щупальца, как мы видели, по числу соответствуют числу камер и располагаются на поверхности околоротового диска столькими кругами, сколько имеется порядков камер, причем число щупалец в отдельных кругах закономерно возрастает (закон Голарда). Первый круг состоит обычно из 6 первичных щупалец, второй тоже из 6, третий – из 12, четвертый – из 24 и т.д. по закону $6+6 \times 2^0+6 \times 2^1+6 \times 2^2+6 \times 2^3+\dots+6 \times 2^{n-2}$, где n – номер круга, считая первым тот круг щупалец, который соответствует первым шести камерам.

Итак, у взрослой актинии имеется 2-лучевая симметрия, обусловленная строением глотки и расположением мышечных гребешков направляющих перегородок, затем неполная 6-лучевая симметрия, обусловленная расположением первичных камер и первичных щупалец, и, наконец, неполная симметрия порядка $6 \times 2^{n-2}$, обусловленная расположением вторичных камер, зон роста и вторичных щупалец. Другими словами, и здесь, как у медуз, мы встречаемся с комбинированной радиальной симметрией.

2.5. Симметрия гребневиков

Небольшая группа гребневиков по плану своего строения представляет выдающийся сравнительно-анатомический интерес. В частности, знание симметрии гребневиков совершенно необходимо для понимания происхождения двусторонней симметрии *Bilateria*, хотя среди самих гребневиков никаких намеков на двустороннюю симметрию мы не встречаем.

Онтогенетически гребневики представляют кишечнополостных, развивающихся наиболее прямо, т.е. с наименьшими отличиями по сравнению со своими личинками. Личинки всех кишечнополостных являются гетерополярными существами, причем аборальный конец тела, как мы видели выше, особенно богат нервными элементами (которые в меньшем количестве встречаются и по всему остальному телу). Как уже говорилось, у громадного большинства книдарий после прикрепления планулы аборальный комплекс нервных элементов в той или иной мере редуцируется; гребневики же сохраняют плавающий образ жизни, и нервные элементы аборального полюса образуют у них сложно дифференцированный аборальный орган чувств. При этом гребневики сохраняют и мерцательный способ передвижения, свойственный личинкам кишечнополостных, хотя мерцательный аппарат и претерпевает у гребневиков большую специализацию. Прямой тип онтогенетического

развития гребневиков можно рассматривать как первичный, и, в таком случае, считать Cnidaria боковой, нисходящей ветвью, резко видоизмененной приспособлением к сидячему образу жизни. Однако скорее прав А.А. Захваткин, считающий сидячий образ жизни для взрослой стадии низших Metazoa первичным. С этой точки зрения, плавающие при помощи мерцательного движения гребневиков могли возникнуть благодаря выпадению прикрепленной имагинальной стадии и половому созреванию свободноплавающей, планулообразной личинки при условии совершенствования организации

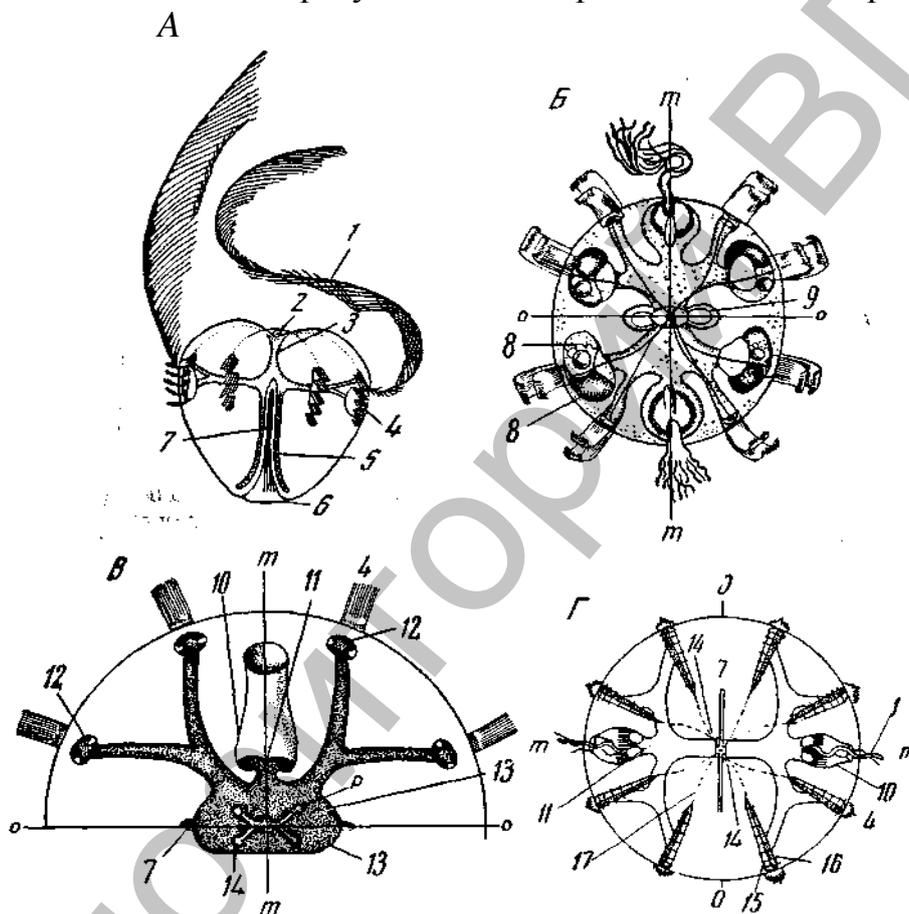


Рис. 14. Строение гребневиков (Strenophora)

А – молодая особь *Bolinopsis vitrea* (Lobifera) на цидиппоидной стадии развития, вид в щупальцевой плоскости; Б – она же, вид с аборального полюса (из Krumbach); В – схема расположения гастроваскулярных каналов цидиппиды, вид с аборального полюса (из Delage et Hérouard); Г – схема строения цидиппиды, вид с аборального полюса (по Chun)

1 – щупальца; 2 – аборальный орган чувств; 3 – акрогастер; 4 – ряды гребных пластинок; 5 – глоточные каналы; 6 – рот; 7 – глотка; 8 – гонады; 9 – ресничные поля; 10 – влагалища щупалец; 11 – щупальцевые каналы; 12 – меридиональные каналы; 13 – желудок; 14 – поры акрогастера; 15 – овариальная; 16 – семенной половины радиального канала; 17 – мерцательные бороздки; плоскости: *oo* – глоточная, *mm* – щупальцевая

этой последней. Другими словами, возникновение гребневиков представляло бы пример прогрессивной эволюции на почве неотении. С точки зрения названной гипотезы аналогичным образом объяснялось бы и возникновение турбеллярий и других групп *Bilateria*, а сходный способ происхождения объяснял бы их сходства с гребневиками.

Рассматривая анатомическое строение взрослого типичного гребневика *Pleurobrachia*, или *Hormiphora* (отряд *Cydippoidea*), или цидиппоидной стадии представителей других отрядов (рис. 14), на одном полюсе мы находим аборальный орган чувств, на другом – рот. Аборальный орган чувств представляет глубокую ямку, в которой на четырех пучках длинных ресниц, как на пружинах, покоится сложный статолит. От каждого из четырех пучков пружинки отходит по узкой полоске мерцательного эпителия. Полоски эти расходятся меридионально, дихотомически делятся и подходят концами своих восьми ветвей к восьми меридиональным рядам гребных пластинок. В то же время гребневик имеет два щупальца, расположенных друг против друга в одной плоскости, и в силу этого в теле его становятся возможными всего-навсего две плоскости симметрии: одна, проходящая через оба полюса и щупальца и называемая тентакулярной, и другая, к ней перпендикулярная, называемая глоточной. В этой второй плоскости расположены две полярные пластинки, примыкающие к аборальному полюсу и представляющие, вероятно, органы чувства; некоторые считают их изменившими свою функцию рудиментами второй пары щупалец. В глоточной же плоскости вытянуто и ротовое отверстие, середина которого находится на оральном полюсе. Ротовое отверстие ведет в глотку, сплюснутую в глоточной или оральной плоскости, которая этому и обязана своим названием. Глотка узким пищеводом ведет в желудок (по старой терминологии – воронку), от которого отходят три яруса гастроваскулярных каналов. Два канала, м е т а г а с т р и ч е с к и е, или глоточные, спускаются к оральному полюсу, по бокам глотки; они лежат в тентакулярной (щупальцевой) плоскости. Над ними в той же плоскости от желудка отходит пара м е з о г а с т р и ч е с к и х каналов. Каждый из них очень скоро разветвляется на один непарный и два парных. Непарные ветви подходят к основаниям щупалец, парные еще раз делятся дихотомически, и каждое из их разветвлений соединяется с одним из меридиональных каналов. Эти последние идут от аборального полюса к оральному под рядами гребных пластинок, причем каждый из них заканчивается на обоих концах слепо, соединяясь с остальной гастроваскулярной системой лишь при посредстве мезогастрических каналов. Наконец, по направлению к аборальному полюсу от желудка отходит осевой канал, обозначаемый как а к р о г а с т е р; этот канал открывается наружу двумя порами по соседству с аборальным органом чувств. У *Mnemiopsis* (*Lobifera*)

через поры акрогастера, и только через них, происходит выделение непереваренных остатков.

Таким образом, форма и расположение глотки, гастроваскулярных каналов, расположение щупалец и полярных пластинок обуславливает собой наличие двух плоскостей симметрии и, следовательно, двулучевую симметрию гребневика. Наряду с этим четыре пружинки статолита и четыре отходящие от них мерцательные полосы обуславливают неполную

4-лучевую симметрию, а восемь рядов гребных пластинок и проходящие под ними восемь меридиональных каналов создают неполную

8-лучевую симметрию.

Однако в гастроваскулярном аппарате гребневиков имеется еще одна своеобразная особенность, которая нарушает даже двулучевую симметрию, впрочем, отнюдь не превращая ее в двустороннюю. Действительно, от акрогастера кверху отходят четыре веточки, из которых две развиты и заканчиваются двумя вышеупомянутыми наружными порами, так называемыми выделительными; две другие веточки недоразвиты и заканчиваются слепо. Два имеющихся отверстия так распределены между четырьмя полуантимерами животного, что соединяющая их прямая линия пересекает под углом 45° как глоточную плоскость, так и щупальцевую. Другими словами, они располагаются асимметрично по отношению к обеим этим плоскостям. Если принять во внимание поры акрогастера, в теле гребневика невозможно провести не только две, но даже одну плоскость симметрии. Отражательная симметрия отсутствует, однако остается вращательная. При повороте гребневика на 180° вокруг оси тела одно

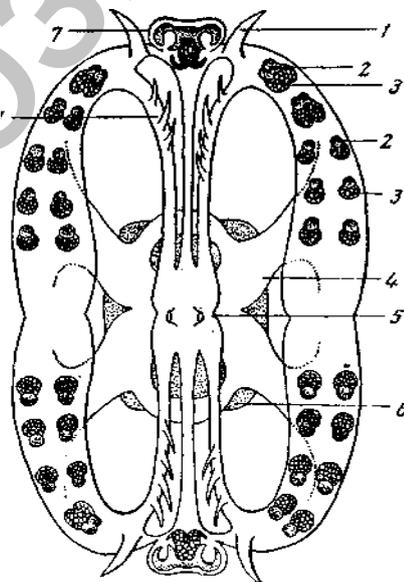


Рис. 15. *Coeloplana gonoctena* (Platyctenida),
вид с аборального полюса, схематизовано

1 – аборальные сосочки; 2 – семенники; 3 – яичники; 4 – гастроваскулярные каналы; 5 – поры акрогастера; 6 – глотка; 7 – основание щупалец
(по Krempf)

отверстие совпадает с другим. У *Coeloplana gonoctena* (рис. 15), в отличие от только что описанных цидиппид, поры акрогастера лежат строго симметрично, по обе стороны аборального полюса, в глоточной плоскости и не нарушают, таким образом, отражательной симметрии. Зато по принципу вращательной симметрии (ось вращения 2-го порядка, без плоскостей симметрии) располагаются у нее особые аборальные сосочки (рис. 15, 1). Это показывает, что тенденция к чисто вращательной симметрии глубоко заложена в природе гребневиков, в отличие от взрослых квидарий, где она почти не проявляется.

Обобщая, мы видим в организации гребневиков совмещение нескольких типов симметрии, так же как у гидромедуз, Scyphozoa и Anthozoa. Если быть строгим и принимать во внимание все части организма, тогда окажется, что единственным элементом симметрии в теле гребневика является ось симметрии 2-го порядка; однако наряду с чисто вращательной симметрией 2-го порядка мы видим у них неполную 2-лучевую симметрию, господствующую почти во всей организации и, кроме того, неполную 4-лучевую и неполную 8-лучевую симметрию.

2.6. Экологическое значение симметрии губок и кишечнополостных

Оба конца сидячего животного – один прикрепленный к субстрату и другой свободно торчащий в воду – находятся под совершенно различными воздействиями среды, несут различные функции и в силу этого бывают различно устроены. Наоборот, со всех направлений, перпендикулярных к главной оси, животное подвергается одинаковым воздействиям. Эти элементарные соображения объясняют широкое распространение радиальной монаксонно-гетерополярной симметрии среди губок и сидячих кишечнополостных. Особого объяснения требуют, скорее, случаи двусторонней симметрии среди этих животных. Правда, у губок таких случаев вовсе нет, но у полипов они нередки и бывают вызваны различными причинами.

Прежде всего, как правильно указывает М.С. Гиляров, одной из возможных причин, вызывающих появления двусторонней симметрии у сидячих, первичнорадиальных животных, является наличие механической силы, действующей перпендикулярно к направлению силы тяжести. В

этом случае большая устойчивость организма достигается искривлением оси, влекущим за собой появление двусторонней симметрии, как мы это видели у одиночных 4-лучевых кораллов, находившихся под воздействием сильного течения или бокового прикрепления. Далее, проксимальные концы каких-либо боковых частей бывают прикреплены к вертикальной или наклонной оси; в таких случаях также возникает распределение сил, влекущее за собой появление двусторонней симметрии этих частей, как это видно на примере листьев высших растений или отдельных анимер радиальных животных. В таком положении во многих случаях находятся отдельные полипы в колониях гидроидов или Anthozoa; выше мы видели примеры двусторонней симметрии, возникшей в этой связи у гидрантов *Sertulariina*. Возможно, что расположением зооидов в колонии обусловлена двусторонняя симметрия и некоторых других полипов.

В некоторых случаях билатеральное строение обусловлено не реакцией на механические факторы, а ориентацией на направление поступающей пищи. Так, гидранты *Lar*, гидрориза которых оплетает трубку сидячей полихеты, ориентированы симметрично по направлению отверстия трубки хозяина, откуда поступает пища. В то же время их билатеральность несомненно связана с резко выраженной олигомеризацией щупальцевого аппарата, которая, в свою очередь, обусловлена малыми размерами отдельных гидрантов.

Двусторонняя симметрия цериантарий и некоторых актиний в основном определяется строением глотки и перегородок и мало отражается на внешней форме животного, которая остается приблизительно радиальной. В этом случае возникновение билатеральности объясняется условиями роста животного и функционирования его глоточно-септального аппарата.

Всем свободноплавающим одиночным кишечноротовым (медузы, гребневика) свойственно монаксонно-гетерополярное, радиальное строение, многоручное у большинства медуз, двулучевое – у гребневиков. На удобство этого строения для активного плавания в толще воды уже указано при рассмотрении экологического значения форм симметрии простейших. Немногочисленные случаи возникновения билатеральности у некоторых медуз (например, *Corymorpha nutans*; рис. 11, Г) путем уменьшения числа щупалец до одного связаны, вероятно, с ничтожными размерами таких медуз так же, как и возникновение билатеральности у гидрантов *Lar* или *Monobrachium*.

2.7. Вопросы для самоконтроля

1. Какой симметрией обладают губки?
2. Какие виды симметрии встречаются у кишечноротовых, полипов и гидромедуз?

3. Симметрия сцифомедуз?
4. Особенности симметрии коралловых полипов.
5. Каково строение взрослого гребневика?
6. Особенности симметрии гребневиков.
7. Сравнение симметрии гребневиков и кишечнополостных.
8. Экологическое значение симметрии губок и кишечнополостных.

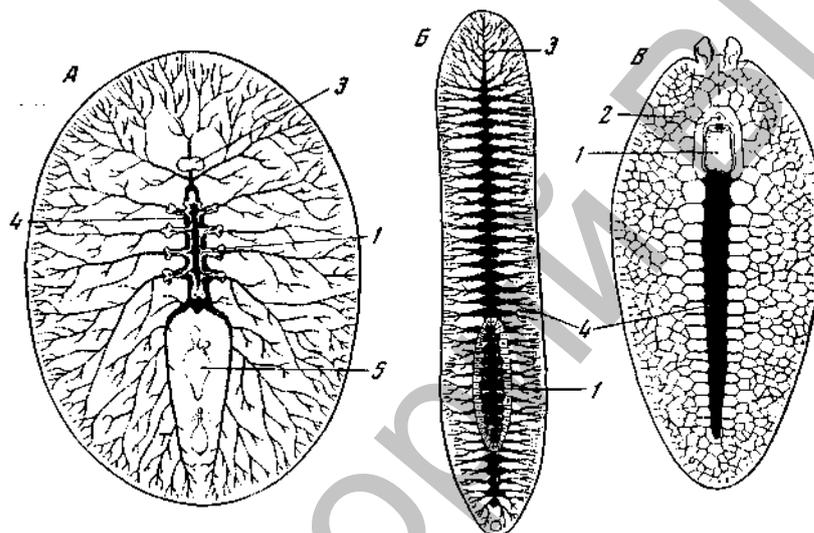
Репозиторий ВГУ

ТЕМА 3

АРХИТЕКТОНИКА ПЛОСКИХ ЧЕРВЕЙ

3.1. Симметрия турбеллярий

Среди первичноротых наиболее примитивной группой как по общему уровню развития, так, в частности, и по типу своей симметрии являются плоские черви (Plathelminthes) и в особенности турбеллярии (Turbellaria).



А – *Planocera graffi* (Acotylea); Б – *Cestovlana fraglionensis* (Acotylea);
В – *Prosthocereus vittatus* (Cotylea); 1 – глотка; 2 – рот; 3 – мозг; 4 – главная кишка;

6 – совокупительный орган (из Bresslau)

Экологически двусторонняя симметрия турбеллярии явно связана со способом передвижения большинства представителей этого класса – с ползанием по дну, поведшим к дифференцировке спинной и брюшной сторон. Наоборот, правая и левая стороны ползающего животного сохраняют симметрическое подобие в связи с тем, что нарушение его вызвало бы неравномерное давление воды на обе половины тела движущегося животного и затруднило бы движение. Так же обычно объясняется возникновение двусторонней симметрии и у других Bilateria, к чему мы будем еще иметь случай вернуться.

Существуют две теории, выводящие симметрию турбеллярии из радиальной симметрии кишечнополостных. Одна из них принадлежит А. Лангу, другая – Л.Ф. Граффу.

А. Ланг (1884) выводит плоских, широких поликлад, вроде *Planocera* и *Stylochus*, из сплюснутых в направлении главной оси тела гребневииков отряда Platyctenida (*Ctenoplana*, *Coeloplana*) и приравнивает дорсовентральную ось поликлад главной оси тела гребневииков.

Хорошо разработанная и по тому времени хорошо обоснованная теория Ланга долгое время пользовалась большим успехом и являлась общепризнанной. Однако по существу эта теория основана главным образом на рассмотрении одной группы – поликлад и преимущественно строения их кишечного аппарата. Нервный аппарат поликлад Ланг толкует, как мы увидим, неправильно. Строение полового аппарата и других органов он вообще во внимание не принимает. Поэтому в настоящее время теория Ланга нас больше удовлетворять не может.

Л.Ф. Граф (1905) считает наиболее примитивными из турбеллярий Асоела, сравнивает их с личинками кишечнополостных и склонен производить их из гипотетических планулообразных предков этих последних. С точки зрения теории первичной седентарности кишечнополостных

(А. Захваткин, 1949), Асоела произошли от каких-то древних кишечнополостных путем прогрессивной неотении, т.е. путем достижения половой зрелости на стадии паренхимулы, сохранения ею подвижного образа жизни и усовершенствования ее организации в соответствии с таким образом жизни.

Многие Асоела имеют продолговатое (в разрезе круглое) тело; все они, подобно плануле, покрыты с поверхности мерцательным эпителием; у юных особей рот может находиться почти на самом заднем конце тела. Внутри тело заполнено паренхимой, периферическая часть которой носит преимущественно опорный характер, а центральная – преимущественно пищеварительный. Передний конец тела Асоела, как и у планулы, богаче нервными элементами, чем задний. Вблизи переднего конца у всех Асоела имеется статоцист, нередко окруженный мозгом. У чрезвычайно примитивной *Xenoturbella bocki* (отряд Xenoturbellida, близкий к Асоела) статоцист лежит в эпителии переднего конца тела, приближаясь в этом отношении к аборальному органу гребневиков.

Графф проводит сравнение следующим образом: передний конец бескишечной турбеллярий он приравнивает аборальному концу планулы, задний конец – оральному. Главная ось планулы оказывается гомологичной продольной оси турбеллярий (а не дорсовентральной оси, как в теории Ланга). Фактически из всех известных нам бескишечных турбеллярий рот лежит точно на заднем конце тела только у *Diopisthaporus* (рис. 17, Б). Лучевая симметрия *Diopisthaporus* настолько хорошо выражена, что спинную и брюшную стороны у неполовозрелых или у женских зрелых особей различить бывает нелегко. Двусторонняя симметрия проявляется главным образом в строении мужского полового аппарата (рис. 17, В). Женскую особь *Diopisthaporus* можно считать животным с почти полной лучевой симметрией; подобно планулам кишечнополостных, она имеет ось вращения неопределенно большого порядка. Однако у огромного большинства взрослых Асоела рот смещается

с заднего конца тела по направлению кпереди и этим лучевая симметрия нарушается (рис. 17, Г). После такого смещения остается одна единственная плоскость симметрии, проходящая через оба полюса и рот; она является сагиттальной плоскостью. Та сторона тела, на которой оказывается рот, этим самым становится брюшной стороной, противоположная – спинной. Так возникает, согласно теории Граффа, двусторонняя симметрия турбеллярий.

Рот поликлад бывает расположен очень различно (рис. 16), и наиболее примитивным является его расположение в задней части тела и отхождение глотки от заднего конца главной кишки, как, например, у *Cestoplana*. В пользу первичности положения рта на заднем конце тела говорит то обстоятельство, что у зародышей почти всех турбеллярий, а не только бескишечных, рот находится или на заднем конце тела, или вблизи него. Лишь на дальнейших стадиях онтогенеза происходит разрастание заднего конца и рот сдвигается вперед вдоль брюшной стороны. Но почему считать, что оральный полюс турбеллярий все еще находится на заднем конце тела, если рот больше не лежит на этом конце? Ведь именно присутствие рта и является, как правило, наиболее характерным признаком орального полюса. В пользу того, что оральный полюс тела сохраняет у бескишечных свое место на заднем конце тела, говорит прежде всего строение их нервного аппарата, подробно изученное самим L. v. Graff (рис. 17. Д).

Acoela обычно имеют несколько пар продольных нервных стволов. Стволы эти идут меридионально, соединены многочисленными кольцевыми комиссурами и представляют по своему расположению более или менее совершенную лучевую симметрию.

Осью этой симметрии является прямая линия, соединяющая передний и задний концы тела. Кожная мускулатура бескишечных, образующая правильную решетку из кольцевых и продольных волокон, также обладает лучевой симметрией неопределенно многолучевого типа по отношению к той же продольной оси и совершенно независимой от положения рта. Таким образом, положение рта весьма мало отражается у турбеллярий на проявлении остаточной лучевой симметрии в их теле. Это позволяет нам сказать, что у этих животных происходит не искривление главной оси, а лишь смещение рта по отношению к другим системам органов, более или менее сохраняющим свою первоначальную симметрию. Это смещение, почти не нарушая первоначальную лучевую симметрию нервного аппарата или кожной мускулатуры, нарушает общую лучевую симметрию тела. Лучевая симметрия, которая после этого остается в строении нервного аппарата и других систем органов, обуславливает собой лишь неполную, остаточную лучевую симметрию

тела турбеллярий, сохраняющуюся в нем наряду с господствующей двусторонней симметрией.

Репозиторий ВГУ

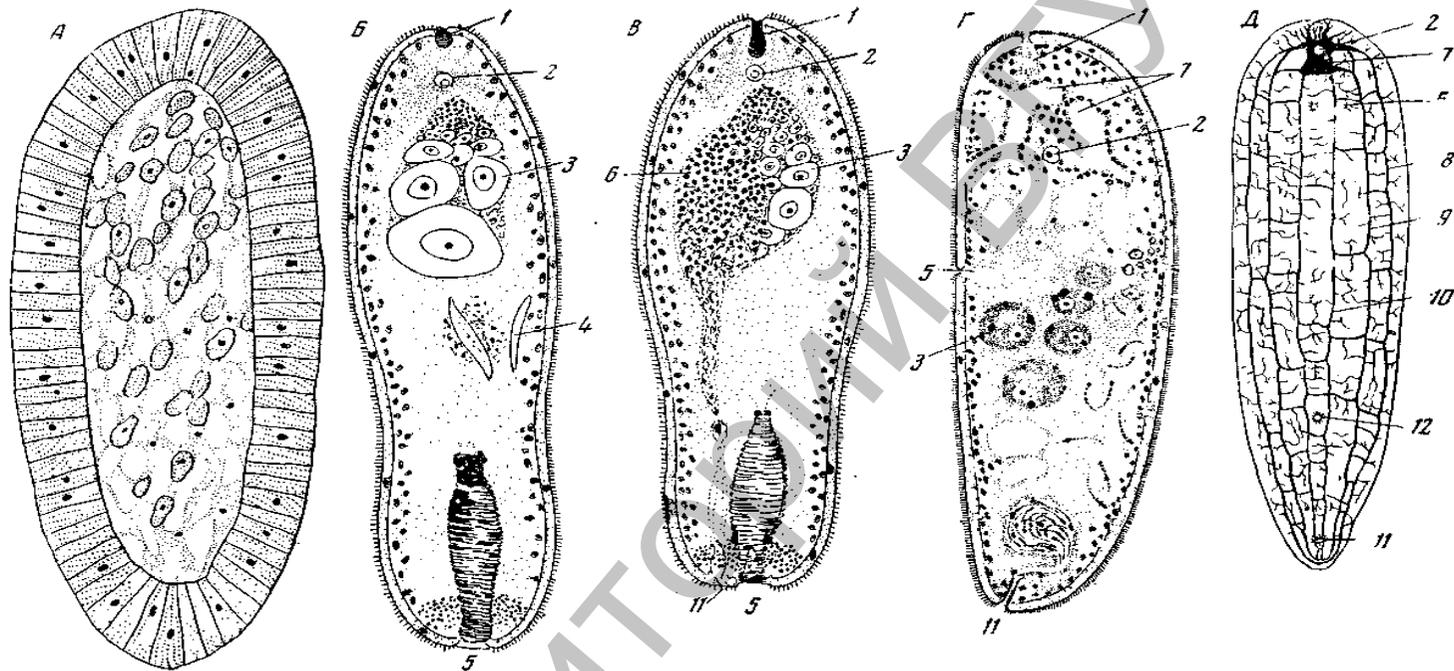


Рис. 17. Возникновение двусторонней симметрии турбеллярий из радиальной симметрии планулообразных форм, согласно взглядам L. v. Graff

А – планула гидромедузы *Turritopsis*; Б – *Diopisthoporits longitubua* (Turbellaria Acoela), женский экземпляр, вид с правой стороны; пример турбеллярий с почти ненарушенной радиальной симметрией; В – то же, гермафродитный экземпляр, благодаря положению мужского полового отверстия животное приобретает некоторую степень двусторонней симметрии (по Westblad); Г – *Harplosthia gunnea* (Acoela), вид с левой стороны, рот и половое отверстие смещены на одну из меридиональных сторон, которая в силу этого определяется как брюшная сторона, животное приобретает хорошо выраженную двустороннюю симметрию (по An der Lan); Д – *Convolula rosholfensis*, нервный аппарат, вид со спинной стороны, при господстве двусторонней симметрии остатки радиальности в расположении продольных нервных стволов (по Graff): 1 – лобные (теменные) железы; 2 –статоцист; 3 – яичники; 4 – пищевые частицы в паренхиме; 5 – рот; 6 – семенники; 7 – мозг; продольные нервные стволы: 8 – боковые; 9 – наружные брюшные; 10 – внутренние брюшные; половое отверстие: 11 – мужское; 12 – женское

3.2. Архитектоника паразитических плоских червей

Симметрия ленточных червей довольно сложна и разнообразна. У членистых форм сколекс благодаря расположению своих ботридий, хоботков и прочих прикрепительных органов обладает либо 4-лучевой симметрией (Tetraphyllidea – рис. 19, А; Tetrarhynchidea), либо 2-лучевой (Diphyllidea, многие Pseudophyllidea, Cyclophyllidea, рис.19, Б и В); реже (у специализированных форм) он принимает какую-либо иную форму. Нервный аппарат сколекса (рис. 18, Б), даже 4-лучевого, всегда обладает 2-лучевой симметрией. Стробила бывает сплюснута дорсовентрально, но спинная и брюшная стороны проглоттид мало различаются между собой, в силу чего можно было бы говорить о 2-лучевой симметрии стробилы. Однако здесь 2-лучевая симметрия нарушается строением полового аппарата и расположением полового отверстия (или половых отверстий); последнее лежит чаще всего на брюшной стороне или на одном из боковых краев проглоттиды. В силу этого проглоттиды в первом случае приобретают двустороннюю симметрию, во втором становятся даже диссимметричными. Во внутреннем строении наиболее интересна симметрия нервного аппарата (рис. 18). В туловище многих цестод мы находим две пары спинных продольных стволов, одну пару боковых и две пары брюшных, т.е. те же пять пар стволов и в том же расположении, как у наиболее типичных из бескишечных турбеллярий. Другими словами, мы наблюдаем здесь сочетание 2-лучевой симметрии с 8-лучевой. Иногда встречается и 12 продольных стволов, что изредка наблюдается и у *Turbellaria Acoela* (удвоение боковых нервных стволов). Наряду с этим у некоторых других цестод (например, *Moniezia* из отряда Cyclophyllidea) встречается и 6 продольных стволов (одна пара спинных, одна – боковых и одна – брюшных), как у большинства турбеллярий и трематод. Господствующим типом симметрии во всех этих случаях является 2-лучевая.

Значительное развитие лучевой симметрии у ленточных червей исторически является отчасти вторичным, будучи связано с их эндопаразитическим образом жизни и отсутствием подвижности. Однако такое усиление лучевой симметрии могло произойти у цестод лишь благодаря наличию благоприятной почвы – слабо еще закрепленной двусторонней симметрии турбеллярий.

Утрата почти всеми ленточными червями способности к правильному поступательному движению ставит перед нами еще один вопрос. Из-за отсутствия поступательного движения цестоды лишены переднего и заднего концов в физиологическом смысле этого слова. Относительно них мы можем говорить лишь о сравнительно-анатомически переднем и заднем концах тела. Другими словами, возникает вопрос:

который из концов тела ленточных червей гомологичен переднему концу тела турбеллярий. На этот счет до последнего времени существовали два взгляда: классическая теория, поддерживаемая большинством авторов, считает сколекс передним концом, R. Moniez считал его задним концом.

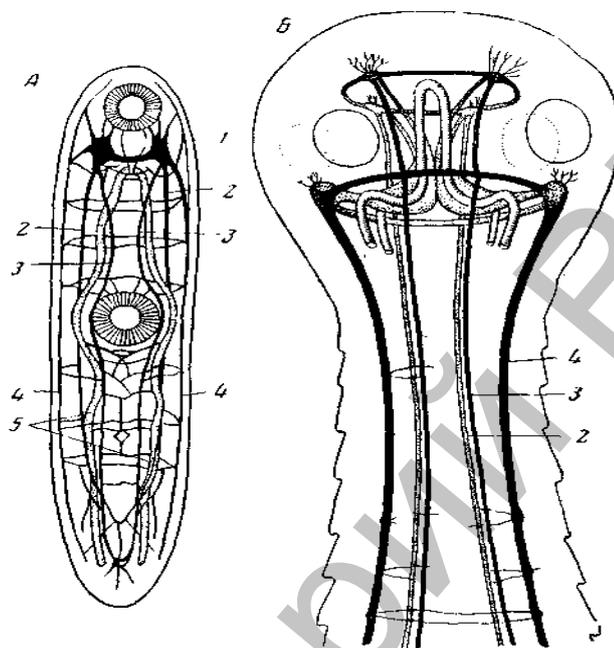


Рис. 18. Симметрия нервного аппарата паразитических платод
 А – *Distomum isostomum* (Digenea), вид со спинной стороны (из Hanstrom);
 Б – сколекс *Moniezia expansa* (Cestodes Cyclophyllidea) (из Fulmann)
 1 – мозг; продольные нервные стволы: 2 – брюшные; 3 – спинные;
 4 – боковые; 5 – ветви кишечника

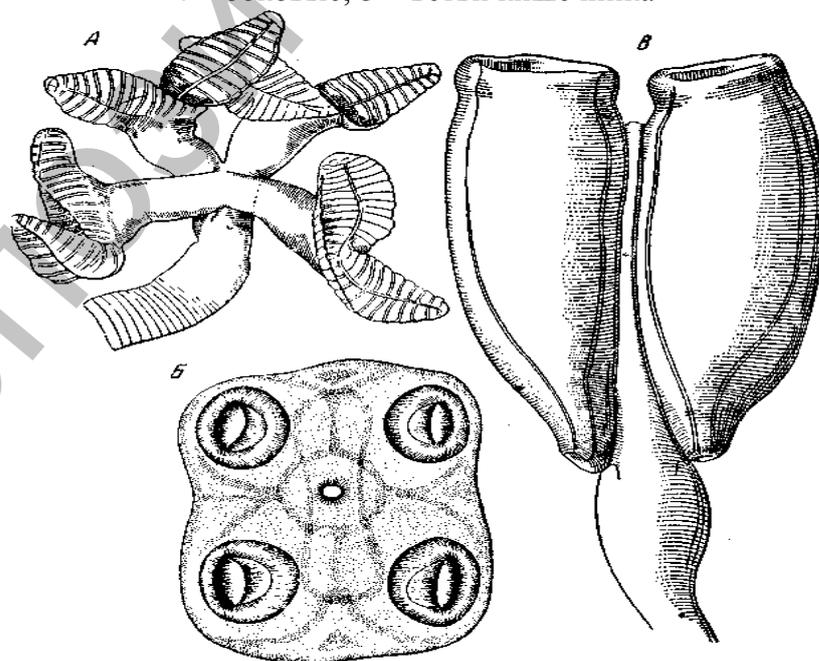


Рис. 19. Форма симметрии сколекса у ленточных червей
 А – 4-лучевая симметрия *Echinobotlirium flexile* (Tetraphylliclea) (из Fuhrmann);
 Б – 2-лучевая симметрия в сочетании с неполной 4-лучевой у *Taeniarrhynchus*

saginata s (Cyclophyllidea), вид косо с полюса (по Скрябину и Шульцу): В – чистая 2-лучевая симметрия у *Bothridium pithonis* (Pseuclphyllidea) (из Fuhrmann)

Какие же данные существуют за или против гомологии сколекса переднему концу тела турбеллярий? В пользу наличия такой гомологии многие авторы приводили мощное развитие нервного аппарата сколекса, приравнивая его мозгу турбеллярий. Однако многие Monogenea обладают и на заднем конце тела сильно развитым прикрепительным аппаратом, нервный аппарат которого превосходит по своему объему мозг этих форм. Поэтому, если мы представим себе, что сколекс является не передним, а задним концом тела, то его сложный нервный аппарат легко признать новообразованием, вызванным возникновением мощного прикрепительного аппарата. При отсутствии или слабом развитии последнего, как, например, у *Amphilina*, центральный нервный аппарат развит на обоих концах тела более или менее одинаково. Таким образом, на основании строения нервного аппарата сказать, который из концов тела является у цестод передним, всегда затруднительно.

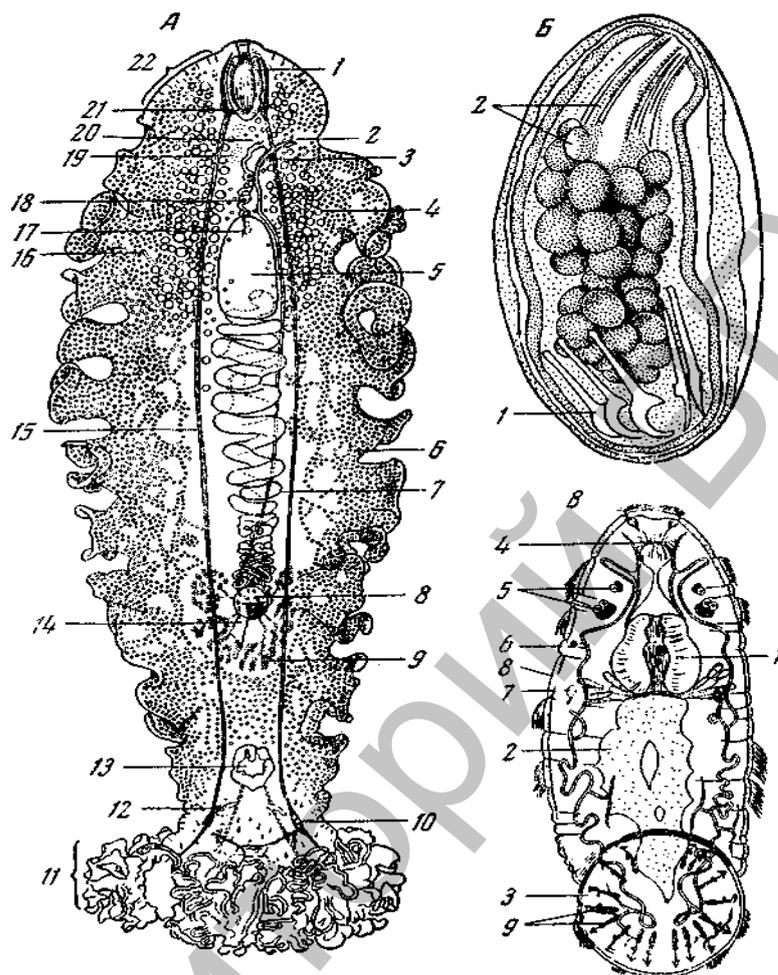
Внутри класса цестод гомологии концов тела довольно ясны благодаря наличию у личинок всех цестод одинаково расположенных крючков. У метамерных форм крючки всегда располагаются на конце тела, противоположном месту образования сколекса. Расположение крючков у личинок Cestodaria показывает, что у *Amphilina* гомологичным сколексовому является тот конец тела, который несет хоботок, у *Gyrocotyle* – тот, который несет присоску.

Личинки цестодарий, *Amphilina* и *Gyrocotyle*, так называемые л и к о ф о р ы (рис. 20, Б), несут на одном конце тела по десять крючьев, на другом (сколексовом) – скопление одноклеточных желез.

Решающим является сравнение цестод с Monogenea, проведенное С. Janicki (1920) и Б.Е. Быховским (1937). Все личинки Monogenea имеют на заднем конце тела прикрепительный диск, вооруженный несколькими парами крючьев (рис. 20, В). Крючья эти вполне сходны с личиночными крючьями цестод, и за пределами обеих сравниваемых групп подобные крючья не встречаются. Первая личинка (о н к о с ф е р а , корацидий) метамерных ленточных червей несет три пары таких же крючьев, которые, при ее превращении в следующую личиночную стадию (процеркоид, цистицеркоид), попадают в конец тела, противоположный сколексу. Очень часто этот отдел тела принимает вид более или менее обособленного хвостового придатка, ц е р к о м е р а . Сама собой напрашивается гомология крючконосного церкомера личинок цестод заднему прикрепительному диску личинок Monogenea, откуда прямо вытекает гомология сколекса переднему концу тела Monogenea и турбеллярий (рис. 20, 21).

Выделительный аппарат большинства цестод очень напоминает таковой прямокишечных, причем изгиб главных стволов, у всех

Rhabdosoela приходящийся на область мозга, у цестод имеет место в сколексе.

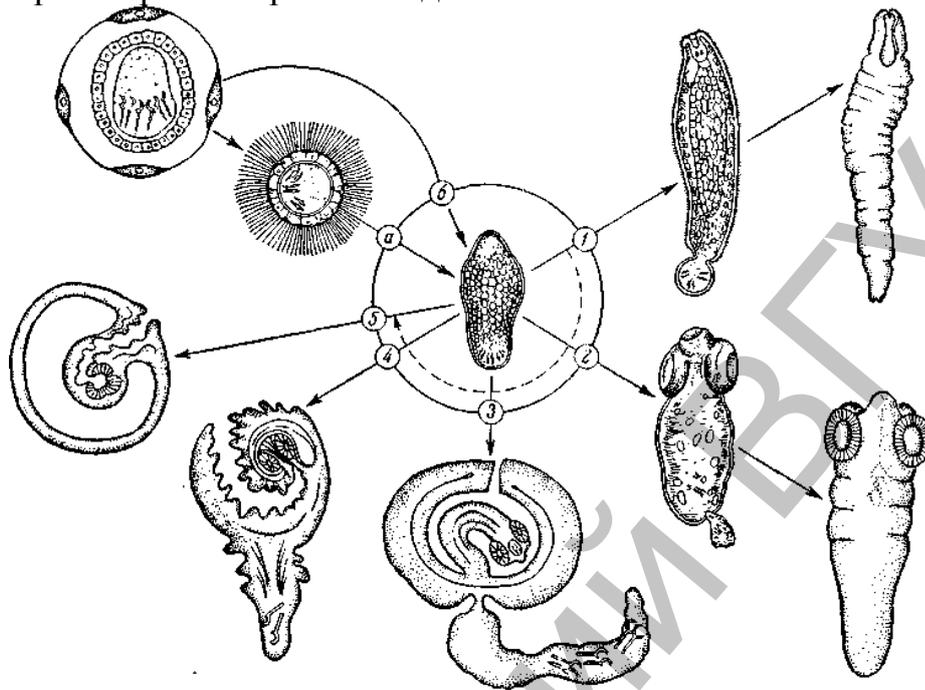


А – *Gyrocotyle Umbriata* (отр. Gyrocotylidae, подкласс Cestodaria), организация (по Lynch, из Human): 1 – присоска; 2 – отверстие вагины; 3 – вагина; 4 – семенники;

Рис. 20. Примитивные цестоды и сравнение их личинки с личинкой \ 5 – конечный мешок матки; 6 – желточники; 7 – матка; 8 – семяприемник; 9 – гермарий; 10 – ганглии розетки; 11 – складки розетки; 12 – нервное кольцо розетки; 13 – дорсальное отверстие воронки; 14 – «скорлуповые» железы; 15 – боковые нервные стволы; 16 – отверстие нефридия; 17 – отверстие матки; 18 – семяпровод; 19 – придаточные железы мужского совокупительного органа; 20 – мужское половое отверстие; 21 – мозг; 22 – шипы переднего конца тела; Б – яйцо с ликофорой *Gyrocotyle rugosa* (по Fuhrmann): 1 – крючья; 2 – лобные железы; В – личинка *Polystomum* (Monogenea) (из Human): 1 – глотка; 2 – кишечник; 3 – прикрепительный диск (церкомер); 4 – рот; 5 – глаза; 6 – нефридии; 7 – их наружные отверстия; 8 – глоточные железы; 9 – крючья

Таким образом, передним концом цестод несомненно является их сколексовый конец, и в этом отношении права классическая теория. В силу этого все цестоды, развивающиеся при помощи цистицеркоида или цистицерка, с момента метаморфоза и отпадения церкомера лишаются

своего заднего конца. То же происходит с другими цестодами с момента отпадения первой зрелой проглоттиды.



а – развитие с корацидием; б – развитие без корацидия;
1 – Pseudophyllidea; 2 – Tetraphyllidea (Proteocephalidae);
3–5 – Cyclophyllidea

Рис. 21. Схема типов развития цестод (по Быховскому, 3–5 – Cyclophyllidea)

3.3. Архитектоника круглых червей

Среди многочисленных групп червей, относимых к Nematelminthes: Gastrotricha, Rotatoria, Nematodes, Kinorhyncha, Nematomorpha, Priapulioidea, Acanthocephala, лишь первые три поддаются более или менее точному морфологическому анализу и сравнению с плоскими червями. Относительно всех остальных приходится судить лишь по аналогии, в меру их сходства с первыми тремя группами.

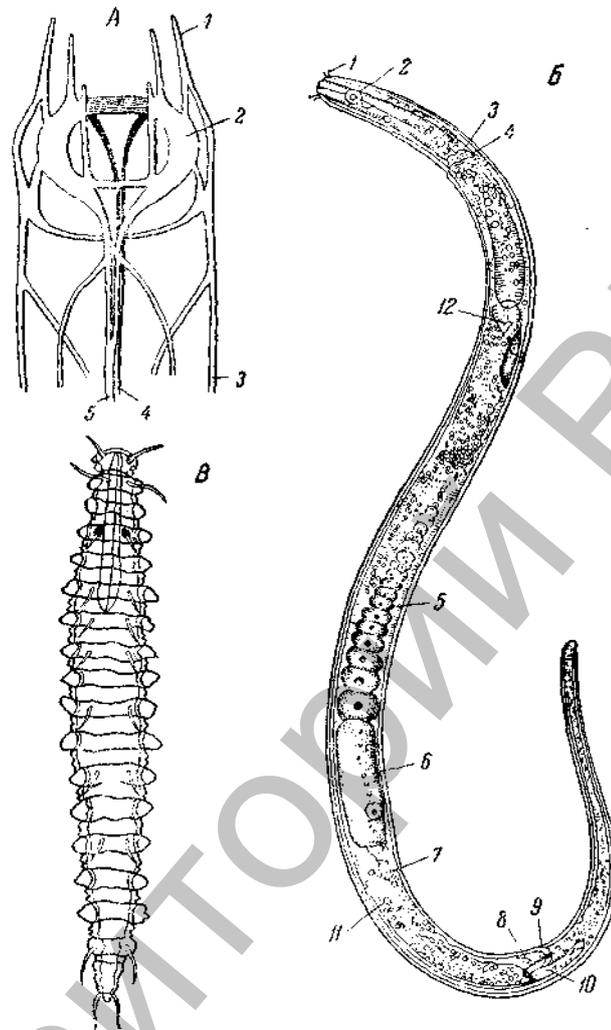
Существенными отличиями нематод, гастротрих и коловраток от плоских червей являются наличие заднего прохода. Задний проход Nematelminthes представляет такое же вторичное сообщение кишечника с внешней средой, как кишечные поры, встречающиеся у некоторых плоских червей. По крайней мере, ни развитие его, ни строение не дают повода видеть в нем что-либо большее или принимать его за гомолог ануса аннелид. Нет оснований и к тому, чтобы считать анальные отверстия в разных классах немательминтов строго гомологичными между собой. Появление их, являясь крупным органологическим усовершенствованием кишечного аппарата, мало отражается на общем плане строения этих животных.

Анатомическое сравнение немателминтов не оставляет никакого сомнения в том, что эти животные тесно связаны с плоскими червями. Черты этого сходства распределены по всем трем основным классам немателминтов, причем каждый из них сохранил иные черты. Начнем с нематод.

Вытянутое тело нематоды (рис. 22) несет на переднем конце рот; анальное отверстие лежит на брюшной стороне. Вблизи рта лежит глотка, напоминающая *pharynx bulbosus* турбеллярий и неправильно обозначаемая нематодологами как пищевод. Нефридиев нет. Кожно-мышечный мешок представлен только продольной мускулатурой. Мерцательного эпителия нет. Число клеточных элементов необычайно мало и в основном постоянно. Вся эта организация настолько упрощена и обеднена, что для каких-либо убедительных сравнений как будто не дает материала. Нервный аппарат нематод в основных чертах повторяет расчленение и своеобразную симметрию нервного аппарата плоских червей. Действительно, нервный аппарат всех нематод, так же как и у плоских червей, представляет систему меридианально расположенных продольных стволов, соединенных между собой кольцевыми комиссурами и расположенных радиально вокруг продольной оси тела (рис. 22, А). С первого взгляда между нервными аппаратами обеих групп имеется большое различие: для нематод весьма характерны два непарных нервных ствола – спинной и брюшной, плоские черви непарных стволов никогда не имеют. Спинной, и брюшной стволы *Oxyuris* начинаются от мозговой комиссуры, каждый двумя корешками; на заднем конце тела оба ствола также расщепляются. Встречая на своем пути женское половое отверстие, брюшной ствол расщепляется и здесь, кольцом охватывая вагину. Наконец, в нескольких случаях у нематод были описаны и парные брюшные стволы, а именно – у молодой *Toxocara mystax*, у *Strongylus convolutus* и у *Plexus*.

Все это с несомненностью говорит о парном происхождении обоих стволов. Если же допустить, что брюшной ствол *Oxyuris* соответствует паре брюшных стволов и спинной – паре спинных, то в таком случае мы возвращаемся к наиболее распространенному среди платод типу нервного аппарата с тремя парами продольных стволов. Передние головные нервы большинства нематод отходят тремя радиально расположенными парами, что нередко связано со столь же радиально-симметричным расположением головных органов чувств. Мало того, у свободноживущих морских нематод встречается и большее число продольных стволов, до 5 или 6 пар, что соответствует максимальному числу нервных стволов у низших турбеллярий и цестод. Наличие нескольких пар латеральных стволов и парная природа брюшного ствола были в дальнейшем констатированы у ряда нематод разными авторами.

Таким образом, симметрия нервного аппарата нематод совпадает с симметрией его у плоских червей.



А – нервный аппарат *Oxyuris cinula*: 1– передние нервы; 2 – боковые ганглии; нервные стволы: 3 – боковые; 4 – брюшной; 6 – спинной (по Martini); Б – типичная

Рис. 22. Организация нематод

свободная нематода *Monhystera subfliformis*, самка справа: 1 – головные щетинки; 2 – амфиды (боковые чувствительные ямки головы); 3 – шейная пора; 4 – нервное кольцо; 5 – яичник; 6 – матка с яйцом; 7 – женское половое отверстие; 8 – задняя кишка; 9 – задний проход; 10 – хвостовые железы; 11 – кишечник; 12 – кардия (начало средней кишки) (по Cobb); В – *Desmoscolex minutus*, пример свободноживущей нематоды с метамерными утолщениями кутикулы (по Филиппеву)

В обоих случаях, помимо двусторонней симметрии, мы находим сочетание неполной 2-лучевой симметрии с неполной 4-лучевой или 8-лучевой, т. е. комбинированную, дихотомическую лучевую симметрию.

Помимо центрального нервного аппарата, по этому же типу симметрии располагаются нередко и головные органы чувств нематод (например, *Enoplas* или *Cobbia*, рис. 23). Эти совпадения заставляют нас признать и гомологию осей симметрии, т.е. признать продольную ось

тела нематод гомологичной главной оси плоских червей. А раз это так, весь основной план строения нематоды становится понятным: наружный

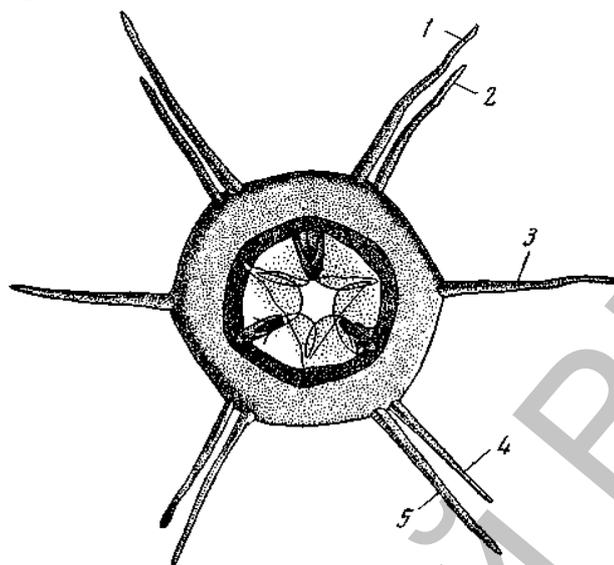


Рис. 23. Голова свободной морской нематоды *Cobbia triodonta*, вид спереди

Виден трехгранный просвет глотки, три челюсти – спинная и две вентро-латеральные, головной венчик, состоящий из щетинок, расположенных по правилам ктенофорной симметрии:

1 – субдорсальные щетинки; 2 – дорсо-латеральные; 3 – латеральные; 4 – вентро-латеральные; 5 – субвентральные (по Филиппеву)

рот ее сдвинут на передний конец тела и кишечный рот, т.е. отверстие, соединяющее глотку со средней кишкой, обычно, хотя не всегда, – на передний конец кишечника, как мы это видим у многих турбеллярий (например, у *Prorhynchus* из отряда Alloeoacoela) и у трематод. Более примитивное положение кишечного рта, на вентральной стороне кишечника, наблюдается у немногих нематод, например, у *Porrocoecum* (из отряда Ascaridata). На заднем конце кишечника нематод образовалось анальное отверстие. Все остальные различия по сравнению с турбелляриями сводятся к гистологическим и органологическим изменениям, не отражающимся на основном плане строения. В органологическом отношении между нематодами и турбелляриями существует переходная группа в лице гастротрих.

Мы видели, что у плоских червей лучевая симметрия искажается и постепенно стирается из-за все возрастающей роли двусторонней симметрии. У нематод двусторонняя симметрия резко выражена в положении заднего прохода и половых отверстий и отражается также на строении нервного аппарата. Строение гонад большей частью даже диссимметрично. Однако наряду с этим у нематод развивается вторичная радиальная симметрия 4-лучевого типа, выражающаяся в расположении утолщений гиподермы (спинная, брюшная и боковые линии), мышечных полей и т.п. Вторичная радиальная симметрия связана,

вероятно, с роющим образом жизни большинства свободноживущих нематод, и ей не препятствует эндопаразитический образ жизни остальных. Эта 4-лучевая симметрия является, конечно, неполной, налагаясь на первичную радиальную симметрию нервного аппарата и на билатеральную основу всей организации. В строении нервного аппарата она проявляется в том слиянии спинных и брюшных стволов в непарные медиальные стволы, которое так затрудняет правильное понимание симметрии нематод.

Гастротрихи (*Gastrotricha*; рис. 24, А, Б) во многих отношениях очень близки к нематодам. Их сближает строение кутикулы ее придатков, строение гиподермы, положение рта, строение глотки, наличие анального отверстия. С турбелляриями их сближает общая форма тела (у многих *Macrodasyoidea*), остатки ресничного покрова, плавание при помощи ресниц, наличие протонефридиев, внутриклеточное пищеварение, гермафродитизм (*ivlacrodasyoidea*), органы чувств в виде мерцательных головных ямок. Гомологами последних являются, вероятно, и амфиды (чувствительные ямки) нематод. Глотка гастротрих, как и глотка нематод, принципиально не отличается от массивной глотки (*pharynx bulbosus*) плоских червей. Существенными отличиями от турбеллярий являются присутствие кутикулы, дифференцированная туловищная мускулатура и отсутствие кожно-мышечного мешка. Половой аппарат гастротрих по своим особенностям не выходит за пределы его многообразия у турбеллярий. Строение гонад сближает гастротрих с *Macrostomida*. Мозг лежит дорсально от кишечника и непосредственно примыкает к эпидермису головы, этим напоминая мозг многих мелких турбеллярий. От мозга отходят кзади два продольных нервных ствола, как у *Macrostomum*. Таким образом, нервный аппарат построен строго билатерально и больше напоминает таковой *Macrostomida*, нежели нематод.

Мы видели, что развитие гастротрих также сближает их с *Turbellaria*: ранние стадии дробления напоминают дробление *Macrostomum*, дальнейший ход развития говорит в пользу гомологии продольной оси тела гастротрих с первичной осью зародыша, а следовательно и с продольной осью тела турбеллярии. В то же время организация взрослых гастротрих для установления гомологии продольной оси тела убедительного материала не дает, т.к. их нервный аппарат утратил радиальное строение.

Наоборот, развитие нематод ничего не дает для проморфологического сравнения их с турбелляриями; зато строение взрослого животного, и в особенности архитектоника нервного аппарата, ясно говорят о единстве плана строения нематод и турбеллярии.

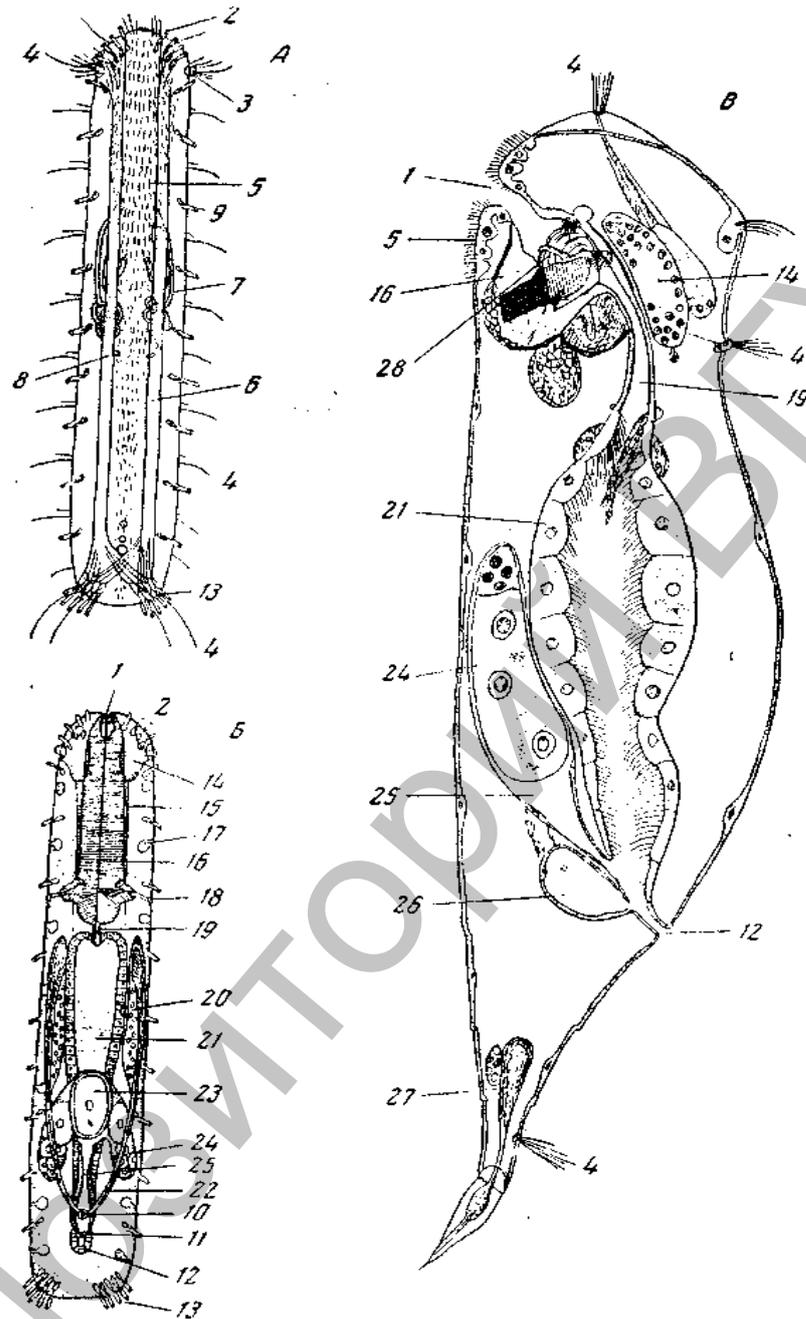
Вряд ли может быть сомнение во взаимной близости гастротрих и нематод и, в силу этого, их сходства с турбелляриями взаимно дополняют друг друга: развитие гастротрих и архитектоника взрослых нематод

свидетельствуют о единстве плана строения немателминтов и турбеллярии, строение взрослых гастротрих и развитие нематод не противоречат этому заключению.

Понимание истинного прототипа коловраток (*Rotatoria*) (рис. 24, В) долгое время затруднялось господством трохофорной теории. В применении к коловраткам эта теория принимала двоякий вид. Одни авторы считали коловраток видоизмененными потомками трохозоона, гипотетического предка всех трохофорных животных. Другие авторы считали коловраток неотеническими потомками кольчатых червей. Но и те и другие пытались свести организацию коловраток к организации трохофоры и потому за наиболее типичных коловраток принимали тех из них, которые имеют дифференцированный коловращательный аппарат в виде двух венчиков ресниц (*trochus* и *singulum*) и лишены ноги. Большой поддержкой этой теории явилось в глазах ее приверженцев открытие Земпером аберрантной коловратки *Trochosphaera aequatorialis*, представляющей грубое внешнее сходство с трохофорой аннелид. Однако и в те времена J. W. Spengel уже высказывал мнение о происхождении коловраток от турбеллярии.

В дальнейшем обширные исследования, с несомненностью показали, что сравнительная анатомия внутри класса *Rotatoria* решительно говорит против сближения коловраток с трохофорными личинками, а следовательно, и против приложимости к ним трохофорной теории в обоих ее видах. Развитие коловраток также не представляет ни малейшего сходства с развитием трохофоры. Коловратки не имеют ничего общего ни с трохофорными животными, ни с их личинками. Наиболее примитивными среди коловраток являются донные, ползающие формы из семейства *Notommatidae*, вроде *Proales* или *Diglena*.

Они имеют продолговатое тело, мало отличное по форме тела от мелких турбеллярии и особенно гастротрих. Разделение на голову, туловище и ногу едва намечается. Задний конец уже раздвоен, как, впрочем, и у многих *Gastrotricha*. Мерцательный аппарат представляет поле ресничек, занимающее переднюю часть брюшной стороны животного. Точно такое же строение брюшного мерцательного покрова мы находим а у некоторых гастротрих, как, например, у *Hemidasys*. Примитивность ползающих нотомматид сказывается, между прочим, и в том, что они обладают сравнительно мало редуцированными самцами. С переходом к плавающему образу жизни в организации коловраток происходит несколько перемен: тело все более резко дифференцируется на голову, туловище и хвост (нога), мерцательный аппарат, постепенно усложняясь, принимает сложно расчлененную форму, происходит прогрессивная редукция организации самцов. У некоторых крайних форм из числа планктических коловраток редуцируется и хвост.



Gastrotricha Macrodasyoidea, схема строения: А – вид со спинной стороны; Б – вид с брюшной стороны (по Remane); В – схема строения коловратки (по Remane)

Рис. 24. Организация гастротрих и коловраток

1 – рот, 2 – передние клейкие трубочки; 3 – обонятельные ямки; 4 – чувствительные волоски; 5 – брюшная мерцательная полоска; 6 – мышцы; 7 – протонефридий; 8 – его наружное отверстие; 9 – боковые клейкие трубочки с их железами; 10 – мужское половое отверстие; 11 – женское половое отверстие; 12 – задний проход; 13 – задние клейкие трубочки; 14 – мозг; 15 – боковые нервные стволы; 16 – глотка; 17 – кожные железы; 18 – глоточные поры; 19 – пищевод; 20 – семенники; 21 – средняя кишка; 22 – семявыносящие протоки; 23 – яйцо в матке; 24 – яичник; 25 – яйцевод; 26 – мочевой пузырь; 27 – железы ноги; 28 – жевательный аппарат

Возникающие в разных семействах типы коловращательного аппарата весьма разнообразны, и коловращательный аппарат в виде двух венчиков ресниц, на который опиралась трохофорная теория, представляет лишь один из многих производных типов этого аппарата.

Итак, для сравнения коловраток с другими группами мы можем исходить только из организации примитивных коловраток (сем. Notommatidae). Ничтожные размеры, форма тела, и, в частности, форма его заднего конца, кутикула, характер мерцательного покрова, дифференцированная мускулатура при отсутствии общего кожно-мышечного мешка оказываются общими признаками низших коловраток с гастротрихами. С нематодами их сближает постоянство клеточных элементов. Примитивной чертой, сближающей коловраток непосредственно с турбелляриями, является прежде всего строение протонефридиев; в этом отношении коловратки стоят ближе к турбелляриям, чем к гастротрихам и киноринхам. Далее с турбелляриями их сближает наличие в теле кольцевых мышц, вентральное положение рта.

Впрочем, строго терминальный рот гастротрих и нематод при эмбриональном развитии также закладывается на брюшной стороне и лишь постепенно сдвигается на передний конец тела. Своеобразный признак коловраток – наличие кутикулярного вооружения глотки, но среди турбеллярий представители отряда Gnathostomulida также имеют глотку, вооруженную кутикулярными челюстями, правда, несравненно более простыми, чем у коловраток, так что способность к образованию глоточного вооружения не чужда, очевидно, и турбелляриям.

3.4. Вопросы для самоконтроля

1. Теории происхождения турбеллярий.
2. Особенности строения ленточных червей.
3. Симметрия ленточных червей.
4. Архитектоника нервного аппарата нематод и вопросы происхождения нематод.
5. Строение гастротрих и их происхождение.
6. Строение коловраток и их происхождение.

ТЕМА 4

МЕТАМЕРИЯ НИЗШИХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ, АННЕЛИД И МОЛЛЮСКОВ

4.1. Метамерия как особый вид симметрии

ОСНОВНЫЕ ОПРЕДЕЛЕНИЯ

До сих пор мы рассматривали те случаи симметрии в строении животных, которые связаны с наличием осей или плоскостей симметрии. И мы видели, что при тех двух основных типах симметрии, которые встречаются у многоклеточных, при радиальной и двусторонней симметрии, тело животного складывается из антимер, т.е. симметрично подобных друг другу частей, расположенных одна против другой, либо вокруг оси симметрии, либо по обе стороны плоскости симметрии.

В том случае, когда мы встречаем в теле какого-либо животного множество подобных друг другу частей, но расположенных не вокруг оси, а вдоль оси и повторяющихся на протяжении всего или почти всего тела, такие части называются уже не антимерами, а метамерами. Расчленение тела какого-либо животного на метамеры обозначается как метамерия.

Метамерию можно рассматривать, пожалуй, несколько условно – как частный случай симметрии. Метамерно симметричным является такое тело, которое совпадает само с собой при передвигании его вдоль прямой линии – оси переноса, или оси метамерии – на некоторое расстояние, обозначаемое как длина метамеры или как шаг поступательной симметрии. Если мы проведем из любой точки какой-либо метамеры отрезки прямой, параллельные оси метамерии и равные каждой длине метамеры, мы встретим каждый раз точку следующей метамеры, во всем подобную той точке, из которой данная линия проведена. Метамерию можно обозначить как поступательную симметрию.

Мы видели, что наиболее примитивные из монаксонно-гетерополярных форм обладают осью симметрии неопределенно большого порядка, с неопределенно большим числом плоскостей симметрии, пересекающихся вдоль главной оси. Формы такого рода при повороте вокруг главной оси на любой, хотя бы самый маленький, угол всегда совпадают сами с собой. Такой симметрией обладают, например, *Sycon* или *Protohydra*.

Таким же образом, если рассматривать метамерию как поступательную симметрию, длина метамеры или шаг поступательной симметрии могут быть больше или меньше и, следовательно, могут быть как угодно малы. В предельном случае мы получаем тело, которое совпадает само с собой даже при бесконечно малом передвижении вдоль

оси переноса, а следовательно при любом передвижении. Такую симметрию будет представлять любой цилиндр независимо от формы его сечения и вообще всякое тело, образованное любой замкнутой плоской фигурой, движущейся перпендикулярно к своей плоскости. Среди животных этого рода поступательной симметрией обладают вытянутые формы, вроде отдельных турбеллярий, немертин, соленогастров, но в особенности волосатики (Nematomorpha, отряд Gordioidea) и длинные узкие нематоды, например нитчатки Filariata).

В противоположность таким формам с однообразной поступательной симметрией всякое другое метамерное животное, например *Nereis*, совпадает само с собой при передвижении вдоль оси переноса только в том случае, если передвижение совершается на длину метамеры (или на расстояние, кратное длине метамеры).

Кроме обычной метамерии, вызванной наличием простой оси переносов, в органическом мире встречается еще два более редких типа метамерии: один из них вызван наличием винтовой оси переноса, другой – наличием плоскости скользящего отражения. Первый из них представляет сочетание поступательной симметрии с вращательной, второй – сочетание поступательной симметрии с отражательной.

Строго говоря, метамерия, как особый вид симметрии могла бы быть свершенной лишь при том условии, если ряд метамер в обе стороны тянулся бы до бесконечности. Так как ряд метамер всегда является конечным и при передвижении его вперед самая передняя метамера не совпадает ни с чем, и то же самое происходит с задней метамерой при передвижении тела вдоль главной оси кзади, то и данное нами выше определение метамерно симметричного тела нарушается. Поэтому метамерия животных и растений, если рассматривать ее как форму симметрии, всегда является несовершенной, почему мы вначале и сказали, что метамерию можно рассматривать как особую форму симметрии лишь несколько условно. Независимо от этого метамерия, как и отражательная симметрия, может быть полной и неполной. Метамерия является полной в том случае, если повторение охватывает всю организацию животного, и неполной, если она охватывает одни аппараты, одни системы органов и не охватывает другие. Конечно, понятия полной и неполной метамерии являются, в сущности, количественными, относительными: правильней было бы говорить о более полной и менее полной метамерии. Далее, метамерность так же, как и антиметерность, может быть гомономной и гетерономной. Метамерией в полном геометрическом смысле слова является лишь гомономная метамерия. Гетерономная метамерия возникает в том случае, когда метамерные образования дифференцированы таким образом, что перестают быть вполне сходными между собой, хотя сохраняют общий план строения. Классическим примером гетерономной

метамерии могут служить последовательные пары конечностей речного рака.

Таким образом, присутствие глотки в передних сегментах *Nereis* вместо кишки, лежащей в последующих сегментах, означает лишь неполноту метамерии этого животного, не распространяющейся на пищеварительный аппарат. Наоборот, присутствие гетерономно измененных задних сегментов у того же червя является проявлением гетерономности метамерии.

Наконец, метамерия может быть простой и сложной. О сложной метамерии, или метамерии 2-го порядка, мы говорим в тех случаях, когда составляющие тело животного метамеры располагаются повторяющимися группами, построенными по одному плану, так что эти группы являются как бы метамерами 2-го порядка.

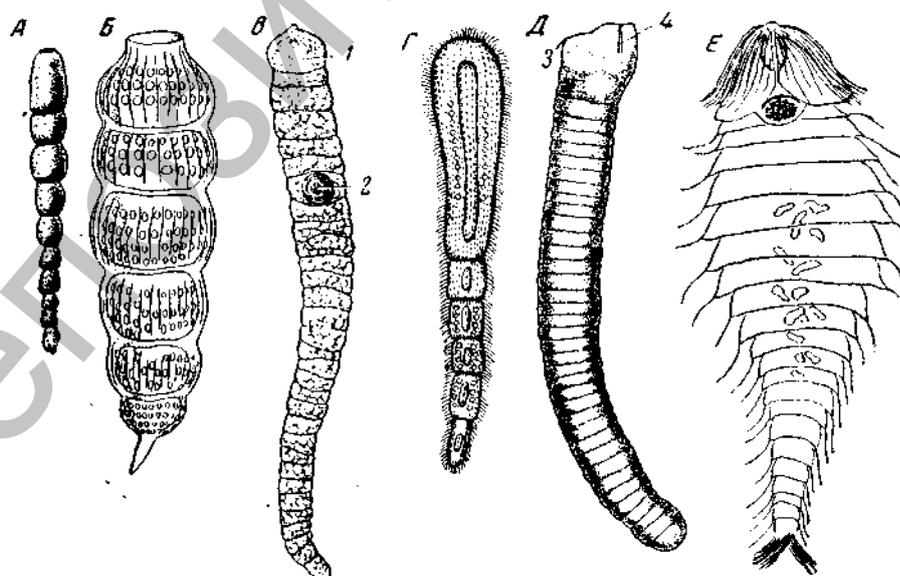
Метамерия может возникать в организации животных несколькими путями. Из них главнейшими являются три: 1) метамерное упорядочение первоначально беспорядочно расположенных гомотипных частей; 2) метамерная дифференцировка частей вдоль первоначально однородного целого; 3) соединение первоначально независимых гомотипных частей в одно метамерное целое. Последний способ чаще всего осуществляется путем недоведенного до конца поперечного деления животного на ряд метамерно расположенных зооидов. Метамерную дифференцировку частей вдоль первоначально однородного целого можно рассматривать как переход от поступательной симметрии неопределенно малого шага к метамерии с определенной длиной метамеры. Оба первых способа возникновения метамерии имеют между собой то общее, что здесь метамерное целое возникает из такого же целого либо вовсе лишённого метамерии (беспорядочное расположение гомотипных частей), либо обладающего лишь неопределенной поступательной симметрией однородного вытянутого тела. Наоборот, третий способ возникновения метамерии отличается от обоих первых иной исходной стадией: здесь метамерное целое возникает из совокупности независимых между собой, неметамерных единиц низшего порядка. В силу этого первые два способа возникновения метамерии очень часто сочетаются между собой, и в таких случаях метамерия возникает в силу их совместного действия. Наоборот, третий способ в силу различия исходного состояния скорее исключает два первых. Многочисленные примеры всех этих способов возникновения метамерии мы увидим ниже. В силу исторически сложившихся причин большинство зоологов суживает понятие метамерии, считая возможным применять этот термин лишь к тем случаям, когда метамерное строение охватывает также целое или его производные, и обозначая метамерию нецеломических животных как псевдометамерию. Однако для такого сужения понятия метамерии нет никаких оснований. По существу, мы видим в обоих

случаях один и тот же конструктивный принцип, лишь несколько различно проявляющийся на разных ступенях организации. То, что очень часто обозначается как метамерия, или истинная метамерия, мы будем обозначать термином *целомическая метамерия*.

Метамерия, будь она гомономная или гетерономная всегда основывается на метамерном повторении сериальногогомологичных частей. Там где кончается сериальная гомология там кончается и метамерия. Так, ганглии предротовой лопасти полихет, входящие в состав их головного мозга, возникли в верхнем полушарии трохофоры и, следовательно, не являются сериальными гомологами ганглиев брюшной нервной цепочки, возникших за счет циркумбластопорального сплетения. Поэтому нельзя говорить, что туловищная метамерия нервного аппарата продолжается на предротовую лопасть, как это делают некоторые авторы.

4.2. Метамерия у простейших, кишечнополостных и низших червей

Метамерию мы встречаем во всем животном царстве, начиная с простейших. Среди простейших наиболее распространена метамерия у Foraminifera. Здесь она возникает обычно путем неполного деления и выражается весьма явственно в строении раковины, очень часто состоящей из ряда метамерно расположенных камер. Самый простой и наглядный случай представляет раковина *Nodosaria* или *Nodulina* (рис. 25, А), все камеры которой бывают обычно расположены вдоль прямолинейной оси.



А – *Nodulina nodulosa* (Foraminifera) (по Brady); Б – *Arthrostrombus articulatus* (Radiolaria Nasselaria) (no Heckel); В – *Taeniocystis mira* (Gregarinida)

Рис. 25. Проявление метамерии у простейших (no Leger); Г – *Anoplophrya nodulosa* (Ciliata) (no Doflein); Д – *Haplozoon lineare*

(паразитические Dinoflagellata); E – *Trichonympha strobila* (Hypermastigina)
(по В.А. Догелю) 1 – протомерит; 2 – ядро; 3 – материнская клетка; 4 – стилет

Правда, метамерия эта является несколько гетерономной, благодаря тому, что камеры не вполне равны между собой, а непрерывно и постепенно увеличиваются от одного конца раковины к другому, так как каждая вновь образующаяся камера несколько больше предыдущей. Впрочем, подобная незначительная степень гетерономности, выражающаяся лишь в постепенном нарастании или уменьшении метамер, в той или иной мере встречается у большинства метамерных животных. У большинства других многокамерных корненожек последовательно образующиеся камеры также располагаются вдоль одной линии, но не прямой, а кривой; чаще всего они располагаются по той или иной спирали. Тем не менее и в этих случаях мы можем говорить о метамерии, если несколько расширить это понятие и включить в него метамерию вдоль криволинейной оси. В этих случаях характер кривой, образующей ось метамерии, становится одним из важнейших морфологических признаков, характеризующих план строения представителей различных видов, родов и семейств корненожек.

В аналогичной нодозариям форме метамерия встречается и у некоторых радиолярий, например, у *Arthrostrombus* из отряда Nasselaria (рис. 25, В).

Другой тип метамерии встречается у отдельных представителей грегариин. Среди грегариин *Taeniocystis mira* имеет дейтомерит, разбитый эктоплазматическими перегородками на целый ряд метамерных отрезков (рис. 25, В). Метамерия выражается здесь в наличии перетяжек и эктоплазматических перегородок. На обоих концах тело грегарины заканчивается неметамерными частями – эпимеритом и задним концом тела; это общее несовершенство всякой метамерии. Неравная величина метамер обуславливает слабо выраженную гетерономность метамерии. В одной из метамер лежит ядро грегарины, которого нет в других метамерах, так как оно единственное; в этом проявляется неполнота метамерии, обусловленная неметамерностью ядерного аппарата. По происхождению своей метамерии *Taeniocystis mira* резко отличается от метамерных корненожек: здесь она возникает всецело в силу метамерной дифференцировки прежде однородного дейтомерита.

Наоборот, во всех известных случаях метамерии у Ciliata мы имеем дело с настоящей стробилицией, т.е. возникновением метамерного целого путем недоведенного до конца поперечного деления (рис. 25, Г). Деление особи происходит настолько быстро, что не успевает оно дойти до конца, как начинается следующее и возникают целые цепочки особей. Возникшие таким образом цепочки представляют нечто непостоянное, так как они непрерывно распадаются, но тем не менее, поскольку деление тоже идет непрерывно, животное почти все

время сохраняет вид цепочки, т.е. сохраняет метамерное строение. Такого типа метамерией обладают главным образом паразитические Astomata (отряд Holotricha): *Anoplophrya*, *Discophrya*, *Butschliella* и прочие. Из свободноживущих инфузорий аналогичные цепочки образует пресноводная планктическая *Sphaerobactrum wurduae*, из свободноживущих Flagellata – планктическая динофлагеллята *Polykrikos*, из паразитических динофлагеллят – *Haplozoon lineare* (рис. 25, Д).

В целом можно сказать, что явления метамерии лишь спорадически возникают в различных группах простейших и большой роли в осложнении их организации не играют (за исключением Foraminifera).

В противоположность этому среди низших водорослей (группы, близкой к простейшим) метамерия широко распространена и ведет к возникновению нитчатых форм, столь обычных почти во всех классах водорослей. Здесь метамерия во всех случаях появляется в силу неполного деления. Метамерные нитчатые водоросли имеют вид метамерных рядов клеток (*Zygnemaceae*, многие *Ulotrichales* и прочие), иногда разветвленных (например, *Cladophora* и другие).

У кишечнополостных метамерия почти не встречается в строении особей, но довольно широко распространена в строении колоний. Проявлением метамерии упорядочения в строении гидрантов является расположение щупалец в несколько венчиков у некоторых *Athecata* вместо беспорядочного расположения у других представителей этого подотряда или вместо расположения их в один венчик. Метамерное строение колоний наблюдается весьма часто. Наиболее простой случай представляют с т р о б и л ы дискомедуз и сходные с ними по способу размножения представители Anthozoa. Название стробилы, данное сначала именно размножающейся поперечным делением личинке дискомедуз, впоследствии стало употребляться в качестве термина для обозначения всякой временной или постоянной колонии, возникающей путем неполного поперечного деления. Наиболее распространенный тип метамерии в колониях кишечнополостных представляют перистые моноподиальные колонии некоторых гидроидов (например, *Pennaria*, многие *Sertulariidae* и другие) и *Octocorallia*. В этих колониях веточки отходят от главного ствола одна против другой и места их отхождения разделены правильными междоузлиями. Здесь можно говорить о настоящей метамерии колонии, и притом метамерии порою очень сложной. Действительно, сами метамерно отходящие веточки, в свою очередь, могут иметь такое же метамерное строение благодаря метамерному расположению сидящих на их гидрантов или ветвлений следующего, высшего порядка. Однако эта сложная метамерия колоний гидроидов представляет сравнительно узкий интерес, и мы на ней подробнее останавливаться не будем. Метамерное строение имеют также

и колонии сифонофор-сифонант. Их метамерность бывает выражена при длинном столоне и стирается у форм с укороченным столоном.

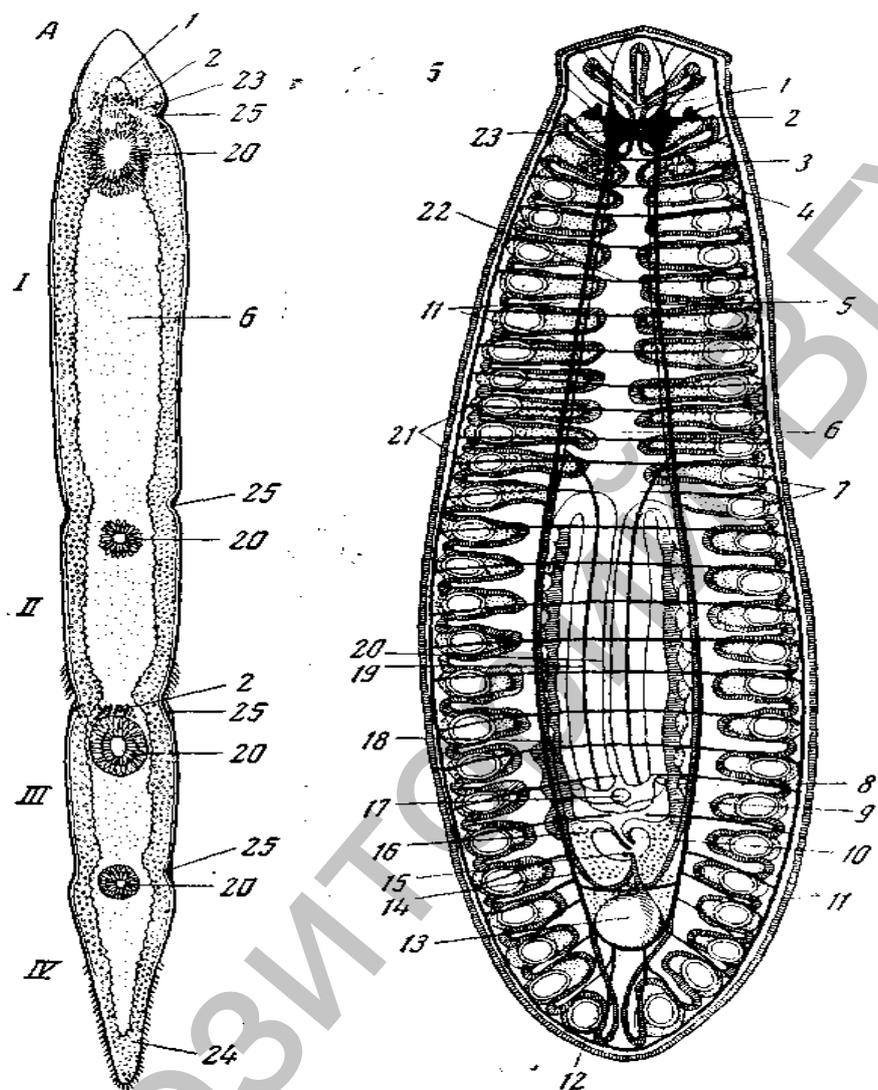


Рис. 26. Формы метамерии турбеллярий

А – *Microstomum groenlandicum* (Macrostomida), цепочка из четырех зоидов (I–IV) (по Graft); Б – *Procerodes lobata* (Triclada Maricola) (по Lang) 1 – передняя ветвь кишечника у *Procerodes*, предротовой выступ кишечника у *Microstomum*;

2 – глаза; 3 – яичники; продольные нервные стволы: 4 – боковые; 5 – брюшные; 6 – кишечник; 7 – семенники; 8 – задние ветви кишечника; 9 – семепроводы; 10 – половое преддверие; 11 – боковые разветвления кишечника; 12 – задняя комиссура брюшных нервных стволов; 13 – совокупительная сумка; 14 – яйцевод; 15 – наружное половое отверстие; 16 – пенис; 17 – рот; 18 – глоточное влагалище; 19 – глоточное нервное сплетение; 20 – глотка; 21 – фолликулы желточника; 22 – поперечные комиссуры между боковым и брюшным нервными стволами; 23 – мозг; 24 – клейкие сосочки; 25 – обонятельная ямка

Метамерия сифонант – резко гетерономная благодаря наличию в верхней части столона колоколов и в нижней части – кормидиев. Лучше всего она выражена в нижней части столона (сифоносоме) каликофорид с их упорядоченными кормидиями, разделенными длинными междуузлиями.

В отличие от стробил, где метамерия является прямым следствием поперечного деления, в остальных колониях кишечнополостных, возникающих путем почкования, метамерия всегда является метамерией упорядочения. Действительно, почки могут возникать и без всякого определенного порядка и, во всяком случае, без правильной метамерии, что мы и наблюдаем во многих колониях полипов, например, у *Alcyonium* (*Alcyonaria*) или *Corallium* (*Gorgonaria*), и в этом случае колония не имеет метамерного строения.

Гораздо большее значение, чем у особей кишечнополостных, приобретает метамерия у двусторонне-симметричных многоклеточных. Уже у самых примитивных из *Bilateria*, у плоских червей, мы встречаемся с обеими главными формами метамерии – путем упорядочения и путем стробилиации.

Прекрасным примером возникновения метамерии путем упорядочения в расположении органов является морская турбеллярия *Procerodes lobata*, изученная А. Лангом (1881) под названием *Gunda segmentata* (рис. 26, Б). Ланг открыл высокую степень метамерности этого животного и положил ее в основу предлагаемого им объяснения метамерии всех червей вообще. Метамерия *Pr. lobata* заключается в следующем. Кишечник этого вида, как и у всех триклад, имеет разветвленное строение, причем передняя ветвь дает разветвления направо и налево, а обе задние ветви дают разветвления в сторону наружного края тела. У *Pr. lobata* все эти веточки имеют совершенно правильное расположение: веточки правой и левой сторон лежат симметрично друг против друга, и пары лежат на равных расстояниях одна позади другой. Благодаря такому расположению ветвей кишечника половые железы, лежащие в свободных промежутках между ними, в свою очередь, приобретают столь же правильное расположение. Таким образом, метамерными оказываются не только ветви кишечника, но также семенники и желточники. Нервный аппарат состоит из мозга и трех пар продольных стволов; последние на всем своем протяжении соединены между собой комиссурами, кольцевыми и дорсовентральными, которые также располагаются в промежутках между разветвлениями кишечника и в силу этого приобретают такое же метамерное расположение, как и эти последние. Выделительный аппарат *Pr. lobata* состоит, по Лангу, из двух пар продольных стволов – дорсальной и вентральной. Оба ствола каждой стороны почти в каждом из промежутков между ветвями кишечника соединяются дорсо-вентральной комиссурой. По-видимому, более или

менее метамерное расположение имеют и поперечные комиссуры между дорсальными стволами, описанные. От каждого спинного ствола в каждом промежутке отходит по терминальной веточке, которая открывается на спинной стороне 2–4 порами. Таким образом, и выделительный аппарат приобретает метамерное строение. Наконец, и дорсовентральная мускулатура, также всецело приуроченная к промежуткам между выступами кишечника, оказывается вследствие этого метамерной.

Итак, метамерия *Pr. lobata* охватывает почти всю внутреннюю организацию животного. Наоборот, во внешнем виде последнего она не проявляется. Осью метамерии является здесь главная ось тела. Неполнота метамерии *Pr. lobata* обусловлена присутствием неметамерных органов – глотки и совокупительного аппарата и вызванным присутствием этих органов расщеплением задней половины кишечника на две главные ветви (в то время как передняя половина кишечника остается не расщепленной).

Возникновение метамерии *Pr. lobata* путем метамерного упорядочения органов не вызывает никакого сомнения. У очень многих триклад боковые разветвления кишечника отходят без особой правильности, беспорядочно разбросаны фолликулы желточников и семенники и нервный аппарат также не представляет метамерности. И наряду со случаями такого полного отсутствия метамерии можно подобрать целый ряд форм, у которых все эти органы приобретают все большую правильность расположения и расположение различных аппаратов оказывается все более согласованным. Крайний случай такого метамерного упорядочения почти всех органов тела и представляет *Pr. lobata*. Менее полная метамерия такого же типа свойственна очень многим трикладам, а из представителей других отрядов турбеллярий – многим Polyclada и Alloeocoela, главным образом лентовидно-вытянутым формам. Rhabdocoela почти лишены метамерии упорядочения благодаря олигомеризации всех своих органов, выражающейся в низведении числа половых желез каждого сорта до одной или двух, уменьшении числа поперечных комиссур нервного аппарата, уменьшении числа отверстий выделительного аппарата до одного или двух и т.д. Еще беднее метамерией ближайшие родичи прямокишечных – сосальщики. Зато в отрядах Macrostromida и Notandropora встречаются случаи бесполого размножения путем поперечного деления, и притом в форме паратомии¹, ведущей к образованию цепочек особей (рис. 26, А). Последние являются

¹ Паратомия возникает, вероятно, как продукт эволюции в направлении: высокая регенеративная способность – архитомия – паратомия. Среди турбеллярий высокая регенеративная способность известна у Acoela, Notandropora. Microstromidae (Ordo Macrostromida) и Triclada. Архитомия как закономерный способ размножения встречается у некоторых Acoela, многих Triclada Paludicola и некоторых Triclada Terricola.

зачаточными колониями явно метамерного строения. Таким образом, у этих турбеллярий, как и у *Astomata* среди инфузорий или у *Gonactinia* среди *Anthozoa*, метамерия свойственна не особям, а колониям, и возникает путем не доведенного до конца поперечного деления.

Среди *Notandropora* паратомия свойственна в той или иной мере всем их представителям, среди *Macrostomida* – представителям семейства *Microstomidae*. И хотя оба отряда мало родственны между собой, паратомия встречается у них в довольно сходных формах. У родов *Stenostomum* (*Notandropora*) и *Microstomum* (*Microstomidae*) рост в длину и закладка новых зооидов идут так быстро, что далеко опережают деления, вследствие чего возникают цепочки из 4, 8 и даже 16 особей. При этом растут и делятся все зооиды цепочки в совершенно равной мере. Никакого особого места новообразования зооидов здесь нет. Этим цепочка стеностомид или микростомид существенно отличается от типичной стробилы дискомедуз, у которой новообразование эфир происходит всегда в одном месте, в оральной части первичного зооида – сцифистомы, тогда как обособившиеся эфиры уже больше в длину не растут и не делятся.

Итак, в целом мы можем сказать, что в строении и эволюции турбеллярий метамерия играет умеренную роль, а у сосальщиков – почти никакой. Но зато в классе лентецов (*Cestodes*) метамерия приобретает колоссальное значение.

Как известно, *Cestodes* распадаются на три подкласса *Gyrocotyloidea*, *Cestodaria* и *Cestoda*. *Gyrocotyloidea* и *Cestodaria* являются животными неметамерными или не более метамерными, чем *Rhabdocoela*, с которыми они, вероятно, связаны. Подобно последним, цестодарии обладают единственным набором половых органов. Среди *Cestoda* на такой ступени стоит только семейство *Saryophyllaeidae*, прежде относимое к *Cestodaria*, но затем причисленное к отряду *Pseudophyllidea* ввиду несомненной близости к последним. Все остальные *Cestoda* метамерны и большей частью имеют членистое тело, состоящее из сколекса и длинной цепи члеников, или проглоттид. В большинстве случаев проглоттиды хорошо различимы извне благодаря насечкам или перетяжкам, их разделяющим. Каждая проглоттида содержит полный набор половых органов, вполне равноценный всему половому аппарату какой-либо особи *Cestodaria*. Кроме того, каждая проглоттида содержит поперечные комиссуры нервного и выделительного аппаратов. Между собой проглоттиды различаются только размерами и степенью развития; впереди, вблизи зоны роста, находятся молодые проглоттиды небольших размеров и с неразвитым половым аппаратом; по мере образования новых проглоттид прежде образовавшиеся сдвигаются все дальше кзади, и в то же время они растут и развиваются. Зрелые проглоттиды у большинства цестод отрываются. Итак, метамерия цестод оказывается весьма полной,

охватывая все системы органов. Она является, по существу, гомономной (за немногими исключениями, о которых см. ниже), причем гомономность эта нарушается лишь различным возрастом и размерами проглоттид. Неметамерным образованием является только сколекс, и, пожалуй, последняя, старейшая из проглоттид, несущая выделительное отверстие.

Судьба зрелых проглоттид у различных цестод различна. О. Fuhrmann (1930–1931) делит их всех по этому признаку следующим образом:

1. Анаполитические стробилы: зрелые проглоттиды не отделяются, большей частью проглоттиды бывают внешне не обособлены. Роды *Schistocephalus*, *Ligula* (отряд Pseudophyllidea) и семейство Proteocephalidae (отряд Tetraphyllidea).

2. Аполитические (апо-lytica): стробилы с отделяющимися проглоттидами. Аполитические стробилы, в свою очередь, делятся на:

а) гиперapolитические, свойственные некоторым Tetraphyllidea, например *Trilocularia*: проглоттиды отделяются очень рано, при едва заложившихся половых органах, и дальше продолжают расти и развиваться, ведя самостоятельный образ жизни в кишечнике хозяина;

б) эваполитические, свойственные многим Tetraphyllidea и Tetrarhynchidea: проглоттиды отделяются, имея уже зрелый половой аппарат, но продолжают еще свое развитие в кишечнике хозяина;

в) аполитические в тесном смысле слова: отделяются лишь вполне зрелые проглоттиды, набитые яйцами; этот тип свойствен большинству цестод;

г) псевдаполитические: проглоттиды проделывают все свое развитие и размножение, не отрываясь от стробилы, отрываются лишь умирающие членики с истощенным половым аппаратом; этот тип стробилы свойствен некоторым Diphyllbothriidae (Pseudophyllidea); он представляет переход к анаполитическим стробилам.

Итак, мы встречаемся у цестод с различной степенью обособленности проглоттид. С одной стороны, у анаполитических форм, вроде *Ligula* или *Triaenophorus* (Pseudophyllidea) (рис. 27, Б), проглоттиды внешне не обособлены, метамерия проявляется только во внутреннем строении и в этом смысле является менее полной; интеграция стробилы более сильная, индивидуальность проглоттид менее выражена. С другой стороны, у гиперapolитических форм, вроде *Trilocularia* или *Phyllobothrinv* (рис. 27, А), самостоятельность проглоттид достигает максимума, интеграция стробилы минимальна, проглоттиды отделяются очень рано и большую часть своего развития проделывают, живя самостоятельно. И, наконец, большинство цестод образует всевозможные переходы между этими двумя крайними типами. В связи с таким многообразием типов метамерии цестод взгляды на ее природу также различны.

Существуют две теории метамерии цестод. Старые авторы, вплоть до середины XIX в., не сомневались в том, что каждый лентец представляет одно животное, одну особь. Однако в середине прошлого века

P. van Beneden (1849) высказал мысль, что цестодам свойственно чередование поколений и бесполое размножение. Он полагал, что сколекс, развивающийся из возникшей половым путем личинки, является бесполой особью, которая путем поперечного деления дает начало колонии половых особей – проглоттид. Эту колонию он обозначил по способу ее образования как стробилу. С этой точки зрения между стробилой цестод и цепочкой микростомид существует значительное сходство – и та, и другая являются временной колонией плоских червей, возникающей путем поперечного деления и рано или поздно распадающейся на свои компоненты. Разница заключается в том, что у турбеллярий все зооиды способны к паратомии, а у цестод этой способностью обладает лишь первичный зооид – сколекс, с его зоной новообразования проглоттид, тогда как в проглоттидах немедленно развивается половой аппарат и к бесполому размножению они неспособны. С точки зрения P. van Beneden, метамерия цестод возникает путем неполного поперечного деления, весьма напоминающего стробилиацию личинок дискомедуз, и тело взрослой цестоды представляет колонию, состоящую из бесполой материнской особи – сколекса и длинного ряда половых особей – проглоттид. Ход мыслей P. van Beneden показался его современникам убедительным и стробилиарная теория строения цестод сделалась надолго господствующей.

Однако в конце XIX в. ряд авторов выступил с резкой критикой стробилиарной теории, выдвигая на ее место так называемую метамерную теорию строения цестод. Эта теория отрицает наличие чередования поколений у цестод, рассматривает всю цестоду (сколекс и проглоттиды) как одно целое, а проглоттиды рассматривает как членики, возникшие вследствие вторичной метамеризации первоначально единого и нерасчлененного существа. Метамерия цестод возникает, по их мнению, путем умножения половых аппаратов и упорядочения их расположения. В настоящее время эти взгляды являются скорее господствующими, и большинство авторов считает цестоду за особь, а не за колонию.

В доказательство своих взглядов сторонники стробилиарной теории ссылаются главным образом на гиперполитических и эваполитических тетрафиллид и тетраринхид, сторонники метамерной теории – на анаполитических протеоцефалид и псевдофиллид. Однако мы считаем, что доводы эти одинаково малоубедительны: существование гиперполитических форм так же мало может само по себе служить

доказательством стробилилярной теории, как и существование анаполитических форм – доказательством метамерной теории.

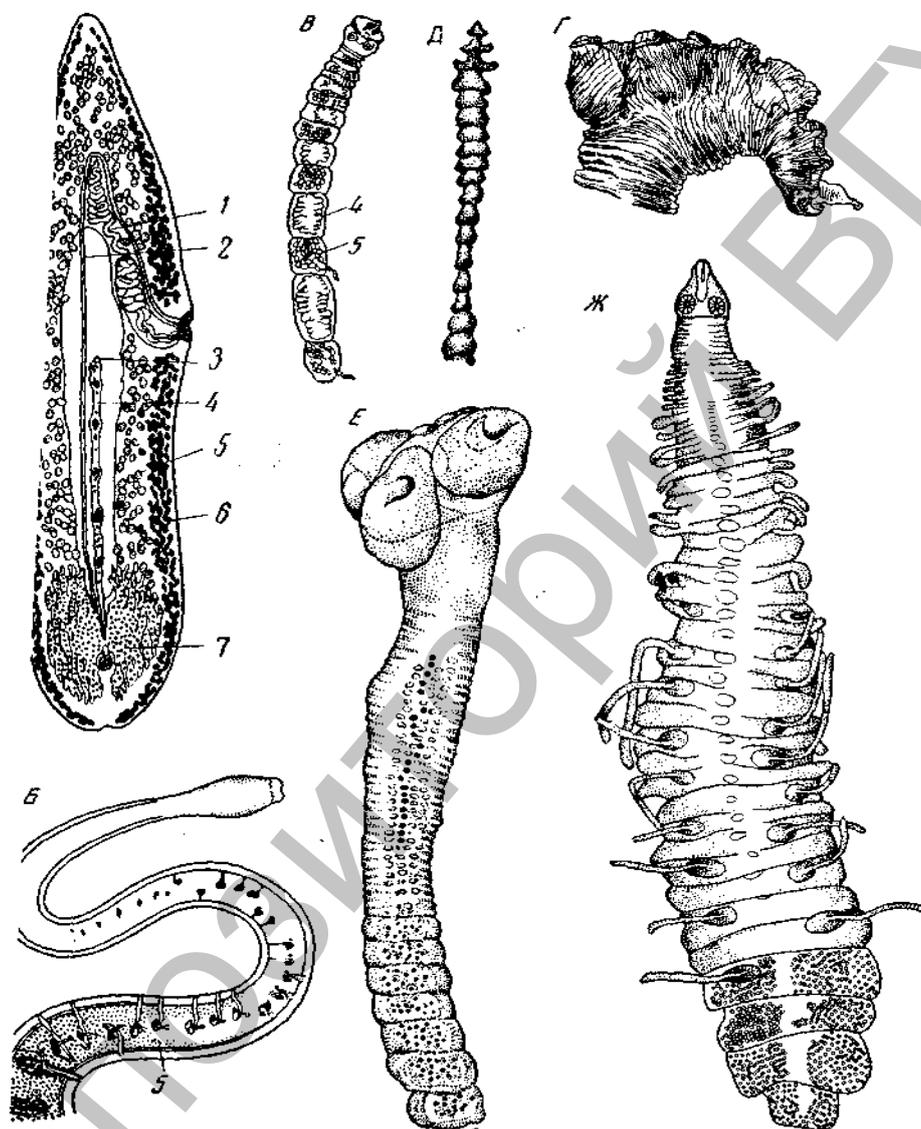


Рис. 27. Формы метамерии у ленточных червей

А – *Phyllobothrium* (Tetraphyllidea), отделившийся членик, самостоятельно живущий в кишечнике (из Fuhrmann); Б – передний конец *Triaenophorus nodulosus* (Pseudophyllidea), проглоттиды неразграничены, метамерия только в расположении половых аппаратов; В – *Gynandrotaenia stambriaria* (Cyclophyllidea), сложная метамерия, чередование мужских и женских проглоттид; Г – *Fimbriaria fasciolaris* (Cyclophyllidea), гетерономная метамерия: следующие за сколексом проглоттиды образуют мощный складчатый псевдосколекс; Д – *Idiogenes otidis* (Cyclophyllidea), гетерономная метамерия, передние проглоттиды образуют псевдосколекс, функционально замещающий отсутствующий у взрослой формы сколекс (из Павловского); Е – *Neoshrjabinolepis* (Cyclophyllidea), сложная метамерия, возникающая благодаря объединению групп рядом

лежащих проглоттид в метамеры 2-го порядка (по А.А. Спасскому); Ж – *Tatria mathevosiianae* (Cyclophyllidea), половые отверстия правильно чередуются справа и слева, так что плоскость симметрии стробилы является плоскостью скользящего отражения (по Огорокову) 1 – семявыносящий проток; 2 – влагалище; 3 – отверстие матки; 4 – матка; 5 – семенники; 6 – желточники; 7 – яичник

Действительно, мы видели, что среди цестод встречаются весьма различные степени интеграции цепочки и независимости проглоттид. Если стать на точку зрения стробилилярной теории, существование анаполитических форм, вроде *Ligula*, особых затруднений не создает: *Ligula* является с этой точки зрения не более как последним членом в ряду постепенной интеграции стробилы и объединения проглоттид. Точно так же, если стать на точку зрения метамерной теории, существование гиперполитических цестод ничему не мешает: *Trilocularia*, с ее ранним отделением проглоттид, представляет с этой точки зрения лишь последнее звено в эволюции метамерности, существование которого не может противоречить теории.

Очевидно, к этому вопросу надо подходить иначе. Можно ли проводить аналогию между метамерией цестод и метамерией *Procerodes*? Имеет ли место также и у цестод метамерное упорядочение расположения множества гомотипных органов, первоначально разбросанных без всякого порядка? У *Pr. lobata* метамерное расположение приобрели различные органы, которые в большом числе, но без метамерной правильности, имеются у других триклад. У цестод речь идет в первую очередь о метамерном повторении целых половых аппаратов. Но большого количества беспорядочно разбросанных половых аппаратов не бывает ни у цестод, ни у других плоских червей, и нет оснований постулировать или изобретать такой план строения. Поэтому для объяснения перехода от одиночных цестод к цепочкам метамерная теория вынуждена прибегать к допущению умножения половых аппаратов, а это допущение ведет к сближению метамерной теории со стробилилярной. Действительно, даже с точки зрения стробилилярной теории каждая проглоттида не повторяет целиком сколекса: ведь присасывательный аппарат сколекса у нее отсутствует. Не регенерирует он и у самостоятельно живущих члеников тетрафиллид. Даже если стать на стробилилярную точку зрения, приходится признать, что в связи с образованием колонии индивидуальность отдельной особи – проглоттиды – у цестод настолько подавлена, что каждая из них имеет не все части тела, которые были бы свойственны одиночной особи, а лишь некоторые из них.

Итак, обе спорящие теории причиной возникновения метамерии у цестод признают умножение половых аппаратов. Но сторонники метамерной теории считают это явление за «простое» умножение органов,

сторонники стробилиарной теории – за подавленное деление. В итоге выбор между обеими теориями зависит от того, какое значение мы придаем умножению органов. Мы считаем, что умножение целых больших отделов тела или целых аппаратов в громадном большинстве случаев приходится толковать как недоведенное до конца бесполое размножение, и, в частности, в отношении цестод нет никакого основания для какой-либо другой точки зрения. Поэтому мы считаем, что стробилиарная теория глубже и правильнее отражает природу метамерии цестод, что эти последние действительно являются стробилами. Однако это не решает вопроса, что примитивней, *Ligula* или *Trilocularia*; легло ли в основу образования стробил цестод подавленное деление типа умножения органов, с последующим возникновением терминального роста и эмансипацией проглоттид, или же настоящая паратомия, с последующей интеграцией стробилы.

Как выше было указано, метамерия цестод, как правило, гомономная. Однако встречаются и случаи гетерономной метамерии. Сюда относятся прежде всего случаи образования прикрепительного органа – псевдосколекса – за счет нескольких передних проглоттид в помощь (рис. 27, Г) или в замену (рис. 27, Д) сколексу. Другой тип гетерономной метамерии представляет *Gynandrotaenia stammeri* (Cyclophyllidea), представляющая правильное чередование раздельнополых мужских и женских проглоттид (рис. 27, В). Правильность чередования обоих видов проглоттид позволяет рассматривать каждую пару соседних проглоттид как метамеру высшего порядка и говорить о наличии в данном случае гомономной метамерии 2-го порядка. При этом каждая метамера 2-го порядка состоит из двух гетерономных метамер 1-го порядка.

4.3. Метамерия олигомерных аннелид и моллюсков

Олигомерные аннелиды все относятся к полихетам, не представляя в пределах этого класса какой-либо однородной группировки. Однако в отношении характера своей метамерии все лучше изученные олигомерные аннелиды достаточно сходны между собой. Кратко рассмотрим две важнейшие относящиеся сюда группы: семейство *Dinophilidae* из отряда *Eunicomorpha* и отряд *Myzostomida*.

Тело *Dinophilus* (рис. 28) несет несколько венчиков ресниц: два преоральных на головной лопасти и пять, расположенных метамерно на туловище. Нервный аппарат состоит из головного мозга, окологлоточных коннективов и двух широко расставленных брюшных стволов, которые несут по 5 ганглиев, попарно соединенных между собой пятью

поперечными комиссурами. Выделительный аппарат состоит из 4 или 5 (смотря по виду и полу) пар протонефридиев. Целом представлен гоноцелем (половой полостью), расположенным в задней части тела, и открывается наружу парой выводных протоков (целомодуктов).

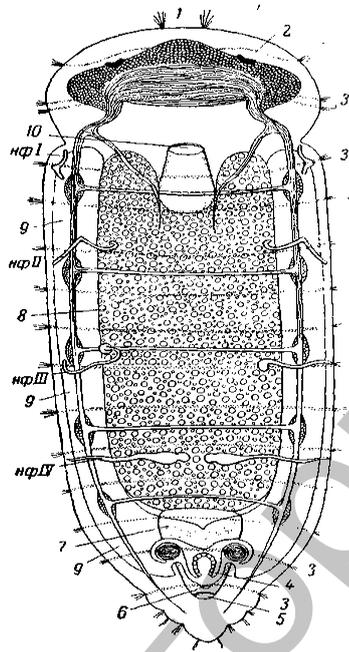


Рис. 28. Схема организации самца *Dinophilus*
 1 – теменная пластинка; 2 – глаза; 3 – венчики ресниц; 4 – пенис;
 5 – задний проход; 6 – половое отверстие; 7 – задняя кишка;
 8 – кишечник; 9 – семенник; 10 – рот; неф I – неф IV – нефридии (оригинал, основу положены рисунки В.М. Шимкевича)

Таким образом, у этого животного метамерия простирается на ресничный покров, на нервный аппарат и на протонефридии, т.е. исключительно на органы эктодермального происхождения. Метамерия всех этих органов согласована: имеется одинаковое число метамер кожно-ресничных, нервных и выделительных. Кишечник, мускулатура, половой аппарат неметамерны. Метамерия эктодермальных органов *Dinophilus* чисто анатомически представляется метамерией упорядочения, точь-в-точь такой же, какую мы видели и у низших червей, например у *Procerodes lobata*. Точно так же и с эмбриологической точки зрения никаких возражений против подобного толкования метамерии *Dinophilus* не существует: ларвальные сегменты, имеющиеся у *Dinophilus* во всех случаях, где их развитие известно, возникают на протяжении тела личинки большей частью все одновременно, без какого-либо процесса, напоминающего подавленное поперечное деление.

Таким образом, метамерия *Dinophilus* возникает в результате метамерного упорядочения в расположении полосок ресничного эпителия, поперечных комиссур нервного аппарата и протонефридиев. Единая метамерия всех этих трех типов образований, т.е. равенство числа нефридиев, венчиков ресниц и комиссур, является, вероятно, также результатом вторичного упорядочения.

Среди моллюсков склонность к метамерии выражена сравнительно слабо, наиболее яркое исключение составляют хитоны. Но и на немногие имеющиеся ее проявления исследователи обращали мало внимания, так как поиски метамерии у моллюсков обычно шли по ложному следу. Чаще всего пытались обнаружить у них какие-либо следы целомической метамерии, подобной таковой полимерных аннелид, существование которой у них сомнительно. Вместо этого мы видим у ряда моллюсков проявление той же метамерии упорядочения органов, главным образом эктодермальных, которую мы видели у олигомерных аннелид.

Хитоны (*Amphineura*, *Loricata*) обладают метамерией, весьма сходной с метамерией олигомерных аннелид: она также охватывает в основном эктодермальные производные и является метамерией упорядочения. В частности, у хитонов метамерной является прежде всего раковина, состоящая из 8 пластинок, из которых 7 лежат на спинной стороне туловища и 1 на спинной стороне головы. Все они располагаются в ряд, вдоль продольной оси взрослого животного (рис. 29, А). В связи с метамерией раковины стоит и метамерия двигающей ее мускулатуры и частичная метамерия артериальной системы. Кроме того, к каждой из пластинок раковины прикрепляются два пучка дорсовентральных ретракторов ноги, которые, в силу этого, располагаются метамерными парами. Жабры (ктенидии) хитонов сидят метамерно в два ряда, по одному ряду с каждой стороны ноги, под краем мантии (рис. 29, Б). Однако метамерия их не согласована с метамерией раковины, так как число жабр гораздо больше, чем число пластинок раковины. Кроме того, у некоторых хитонов происходит укорочение рядов ктенидиев, что делает бранхиомерию тела еще менее совершенной. Метамерия нервного аппарата хитонов слабо выражена, так как поперечные комиссуры между стволами очень многочисленны и расположены довольно неправильно.

Но нервы, отходящие от плевровисцеральных стволов к жабрам, строго метамерны. Что касается соленогастров (*Solenogastres*), раковина у них отсутствует (если не считать диффузно разбросанных спикул), жабры, если имеются, то в числе не более одной пары. Зато поперечные комиссуры между обоими pedalными стволами, а также между pedalным и плевровисцеральным стволом каждой стороны приобретают у них необыкновенно правильное метамерное расположение (рис. 30, А).

Метамерия соленогастров – это почти исключительно метамерия центрального отдела нервного аппарата. Никаких проявлений метамерии целома ни у кого из соленогастров нет, но печеночные отростки отходят иногда метамерно, напоминая этим метамерные ветви кишечника *Protomyzostomum*.

Итак, метамерия в подтипе Atrhineura, у наиболее примитивных из моллюсков, в основном сходна с метамерией олигомерных аннелид. По существу – это метамерия упорядочения, далеко не очень совершенная и неполная, охватывающая немногие отдельные аппараты и системы органов, главным образом эктодермального происхождения, и притом не всегда одни и те же у близких между собой форм. Она носит примитивный характер, несовершенный и неустановившийся. Если сравнить эту метамерию с метамерией турбеллярий, например *Procerodes*, мы обнаружим большое сходство: в обоих случаях имеет место метамерия упорядочения. Но разница еще больше, чем сходство, и обусловлена принципиальным различием планов строения плоских червей и трохофорных животных.

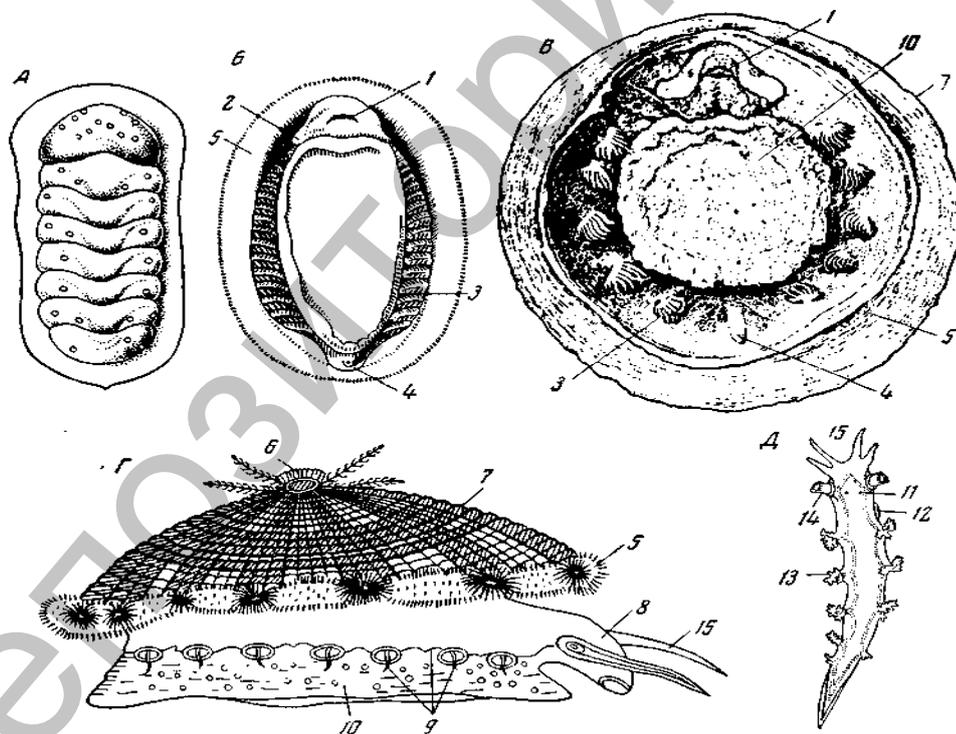


Рис. 29. Метамерия моллюсков

А – *Tontcia fastigiata* (Loricata), молодая особь со спинной стороны; метамерия раковины и раковинных глаз (по Pelseneer); Б – *Boreochiton cinereus* (Loricata), с брюшной стороны, метамерное расположение ктенидиев (по Pelseneer); В – *Neopillina galathea* (Tryblidiida), вид с вентральной стороны (по Lemche); Г – *Fissurella maxima* (Prosobranchia Rhipidoglossa) (из Lang); Д – *Tritonia lineata* (Opisthobranchia Tritoniomorpha) (из Pelseneer)

1 – рот; 2 – щупальца; 3 – жабры; 4 – анус; 5 – край мантии; 6 – верхнее отверстие раковины, ведущее в мантийную полость; 7 – раковина; 8 – голова; 9 – эпиподий; 10 – нога; 11 – правый глаз; 12 – гермафродитное половое отверстие; 13 – жаберные придатки; 14 – ринофоры (задняя пара головных щупалец); 15 – головные щупальца

У всех плоских червей продольной осью тела является первичная главная ось, идущая от анимального полюса к вегетативному; эта же ось является у *Procerodes* и осью метамерии: вдоль нее располагаются все метамерно повторяющиеся органы его тела. Совершенно иное мы видим у хитона или *Dinophilus*: продольная ось их тела на большей части своей длины параллельна оральной поверхности тела. Следовательно, она перпендикулярна к первичной главной оси посторального отдела, хотя и лежит, благодаря регуляции осей, на геометрическом продолжении главной оси верхнего полушария. Таким образом, ось метамерии аннелид и моллюсков перпендикулярна к оси метамерии турбеллярий. Наглядней всего вытекающие отсюда различия видны на метамерии нервного аппарата; у турбеллярий метамеризуются комиссуры между меридиональными нервными стволами, у трохофорных животных – комиссуры циркумблостопорального сплетения.

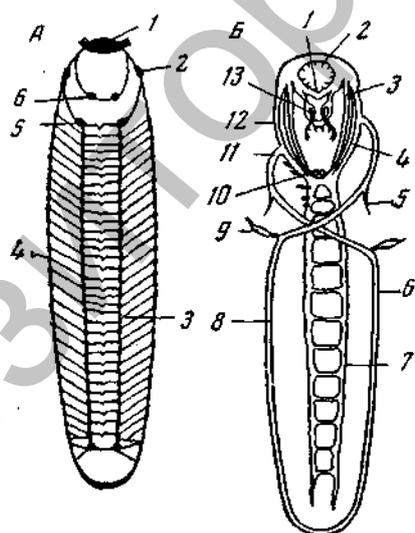


Рис. 30. Метамерия нервного аппарата некоторых примитивных моллюсков
 А – схема центрального нервного аппарата *Neomenia carinata* (Solenogastres): 1 – церебральный ганглий; 2 – передние боковые ганглии; 3 – педальный ствол; 4 – плевровисцеральный ствол; 5 – передние педальные ганглии; 6 – сублингвальные ганглии (по Wiren);
 Б – центральный нервный аппарат *Pleurotomaria* (Prosobranchia Rhipidoglossa): 1 – лабиальная комиссура; 2 – церебральная комиссура; 3 – церебропедальный коннектив; 4 – плевропедальная комиссура; 5 – мантийный нерв; 6 – подкишечная часть висцеральной комиссуры; 7 – педальные стволы; 8 – надкишечная часть висцеральной комиссуры; 9 – брахиальный ганглий; 10 – статоцист; 11 – плевральный центр; 12 – цереброплевральный коннектив; 13 – стоматогастрический ганглий (по Woodward)

Наряду с чисто внешним сходством метамерии обеих групп животных, по существу, между ними имеется принципиальное различие, вытекающее из различий основного плана строения тех и других. У примитивных форм Conchifera склонность к метамерному повторению частей проявляется более или менее в тех же формах, как и у Amphineura. Однако образование на спине единой раковины ведет к тому, что проявления метамерии почти ограничиваются у них мантийной полостью и вентральной (бластопоральной) стороной тела.

При наличии очень высокого внутренностного мешка, одетого в длинную трубчатую раковину, прямую или спиральную, нередко возникает частичная метамерия раковины. Особенно хорошо она выражена в раковинах четырехжаберных головоногих с их многочисленными, метамерно расположенными перегородками. При этом осью метамерии является ось внутренностного мешка, не являющаяся одной из осей тела моллюска. В этом случае мы имеем перед собой не метамерию животного в целом, а метамерное расчленение одного из отделов или придатков тела, явление, с которым мы встречаемся и в других группах (например, метамерия рук у офиур или метамерия конечностей у членистоногих). Как существенный общий результат рассмотрения явлений метамерии у олигомерных аннелид и моллюсков мы должны отметить у них наличие наклонности к метамерному расположению органов, главным образом эктодермальных, вдоль оси, параллельной оральной стороне животного, при полном отсутствии метамерии в строении целома.

4.4. Вопросы для самоконтроля

1. Метамерия как особый вид симметрии.
2. Метамерия у простейших.
3. Метамерия у колоний кишечнополостных.
4. Метамерия турбеллярий.
5. Классификация строения ленточных червей по Фурману.
6. Теории метамерии цестод.
7. Особенности метамерии олигомерных аннелид.
8. Метамерия моллюсков.

ТЕМА 5

МЕТАМЕРИЯ ПОЛИМЕРНЫХ АННЕЛИД

5.1. Ларвальная и постларвальная метамерия

Для понимания морфологии трохофорных животных чрезвычайно существенным является учение о ларвальной и постларвальной метамерии. Заслуга создания стройной теории двойственного характера метамерии аннелид и членистоногих принадлежит всецело П.П. Иванову. В настоящее время эта теория является одной из основ морфологии первичноротых.

Как мы выше видели, всех аннелид по способу их роста можно разделить на олигомерных и полимерных, причем тело полимерных аннелид слагается из двух отделов: ларвального и постларвального. Постларвальная часть тела, как показал П.П. Иванов, отличается от ларвальной рядом особенностей как в своем строении, так и в развитии. В частности, ларвальная и постларвальная части тела значительно различаются между собой по характеру их метамерии. В то время как типичная трохофора полихет лишена еще каких-либо зачатков будущей метамерии аннелид, следующая стадия, стадия метатрохофоры, или нектохеты, отличается уже ясно выраженной метамерностью. По характеру своей метамерии нектохета очень напоминает олигомерных аннелид. Ось метамерии и здесь параллельна оральной стороне животного. Метамерность проявляется прежде всего в образовании нескольких пар параподий с их пучками щетинок и мускулатурой. Затем метамерно располагаются кольца ресниц политрофных личинок (например, *Spionidae*, иногда *Nereis*), напоминающие такие же кольца взрослого *Dinophilus* или нектохеты *Myzostomum*. Обычно метамерный характер имеет и циркумбластопоральный отдел нервного аппарата (брюшные стволы); однако в некоторых случаях, например у *Spirographis* из отряда *Serpulimorpha*, как раз на протяжении ларвального тела поперечные комиссуры брюшных нервных стволов остаются в большом числе и сохраняют неправильное расположение, несколько напоминающее расположение поперечных комиссур между педальными стволами хитонов. Наконец, весьма обычны у нектохет и метамерные перетяжки между последовательными сегментами тела. Таким образом, метамерия эктодермальных органов нектохеты полимерных аннелид представляет ту же метамерию упорядочения, которую мы наблюдали у *Dinophilus* или мизостомид.

Что касается целомической мезодермы, то первоначально она бывает представлена у нектохеты двумя мезодермальными полосками, вытянутыми по обе стороны кишечника, параллельно оральной

поверхности тела. В дальнейшем эти полосы распадаются каждая на несколько сегментов, по числу имеющих пар параподий. При этом весьма характерны два обстоятельства: 1) все образующиеся таким образом сегменты возникают практически одновременно благодаря одновременному расчленению мезодермальных полосок на всем их протяжении; 2) расчленение мезодермальных полосок происходит не самостоятельно, а под влиянием метамерного строения соседних органов. Оно может здесь произойти благодаря врастанию в полосы метамерных зачатков параподий или благодаря врастанию в них метамерных пучков эктомезенхимных мышц. У личинок *Spiionidae* мезодермальные полосы в пределах ларвального тела вообще слабо выражены; после образования в них целомических полостей диссепименты оказываются лишь слабо намеченными или совсем отсутствуют и образуются лишь значительно позже, при дальнейшем развитии (П. Иванов, 1928). У некоторых же *Spiomorpha* целомическая метамерия в ларвальной части тела отсутствует даже и во взрослом состоянии. Таким образом, в отличие от олигомерных аннелид и моллюсков, у которых метамерия на целомическую мезодерму вовсе не распространяется, у полимерных аннелид эта последняя обычно бывает метамерной. Однако в ларвальном теле полимерных полихет метамерия целомической мезодермы является вторичной, возникает не самостоятельно, а под влиянием метамерности эктодермальных органов и часто оказывается неполной.

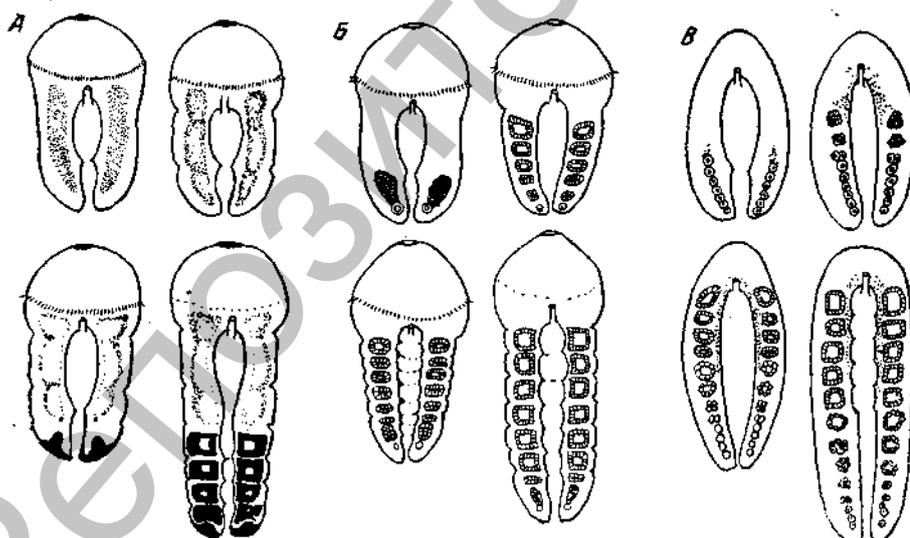


Рис. 31. Схема соотношений между мезодермой ларвальных и постларвальных сегментов при развитии аннелид

Ларвальная мезодерма дана пунктиром, постларвальная – заштрихована или зачернена. А – *Hydroides* (Polychaeta Serpulimorpha); Б – *Polygordius* (Polychaeta Eunicomorpha); В – Oligochaeta (но П.П. Иванову)

Сегменты, возникающие вышеописанным способом на протяжении ларвальной части тела, обозначаются как ларвальные сегменты. Число их у различных полихет различно: 3 (*Nereis*; Serpulidae), 7 (*Polynoe* из

Phyllodoceomorpha), 9 (Capitellidae из Drilomorpha), 12 (*Spio*), 9–13 (*Nerine* из Spiomorpha), 10–13 (*Chaetopterus* из Spiomorpha) и т.д. В некоторых случаях число ларвальных сегментов весьма постоянно, например, у Serpulidae

(рис. 31, А), где три ларвальных сегмента свойственны не только всем особям какого-либо одного вида, но, по-видимому, и всем видам семейства. В других случаях, как у Spionidae, число ларвальных сегментов различно в различных родах, и в некоторых из них (*Nerine*) подвержено значительным индивидуальным колебаниям. Некоторые формы, как, например, *Polygordius* (Eunicomorpha; рис. 31, Б), совсем лишены ларвальной метамерии и стадии нектохеты; у *Polygordius* это, очевидно, связано с некротическим характером его метаморфоза, вследствие которого все тело трохофоры, за исключением теменного и циркуманального имагинальных зачатков, оказывается лишенным каких-либо формативных потенций. Сходство между нектохетой и взрослыми олигомерными аннелидами бывает настолько велико, что некоторые авторы (например, Н. Ливанов, 1940) считают всех олигомерных аннелид неотеническими формами, т.е. полагают, что они произошли от полимерных аннелид вследствие наступления половой зрелости на стадии нектохеты и выпадения процесса образования постларвального тела. Выше мы уже указывали, что олигомерные аннелиды не являются однородной группой, некоторые из них, вероятно, действительно являются неотеническими формами, как, например, Histriobdellidae. Однако для того, чтобы утверждать неотеническое происхождение всех олигомерных аннелид, в частности, мизостомид, достаточных оснований нет. Образование постларвального тела у полихет во всех случаях происходит в основном одинаково – путем субтерминального роста. Такой рост возникает благодаря образованию вблизи заднего конца тела, на переднем краю анальной лопасти, кольцеобразной зоны нарастания. Зона нарастания характеризуется тем, что клетки ее непрерывно размножаются и потому непосредственно впереди зоны нарастания обычно располагается участок тела, состоящий из молодых и быстро растущих тканей. От этого участка по направлению кпереди один за другим отделяются вновь образующиеся сегменты. Каждый из них оказывается отделен от предшествующего и последующего перетяжкой, каждый имеет пару параподий, пару брюшных ганглиев, пару сомитов и т.д. При этом замечательно, что обособление мезодермальных сомитов происходит здесь совершенно самостоятельно, а не под влиянием метамерного расположения параподий или мышц. Мезодермальные полосы оказываются нередко уже сегментированными вблизи самой зоны роста, где внешняя сегментация постларвального тела еще не выражена и параподий еще не образовались. Другими словами, постларвальные сегменты полимерных аннелид обладают самостоятельной и в прототипе весьма полной метамерией целома, которая оказывается

согласованной и с метамерией остальных систем органов. Каждый постларвальный сегмент имеет у примитивных полимерных аннелид пару параподиев, пару целомических мешков с их целомодуктами, пару гонад, пару нефридиев.

Нервный аппарат постларвального тела построен также метамерно, и в каждом сегменте содержит, помимо пары ганглиев, определенный набор коннективов, комиссур и периферических нервов, повторяющийся во всех последовательных сегментах и носящий название невромеры, или н е в р о с о м и т а. Точно так же и кровеносный аппарат каждого постларвального сегмента представляет определенный набор сосудов, повторяющийся в ряде последовательных сегментов – ангиомеру, или а н г и о с о м и т. Строго метамерно построена бывает мускулатура постларвального тела. Метамерно расположены также те группы и пояски мерцательного эпителия, которые сохраняются у многих полихет. В итоге полимерные аннелиды обладают весьма высокой степенью метамерности (рис. 32), которая еще усиливается благодаря тому, что число метамер в их теле бывает иногда весьма велико.

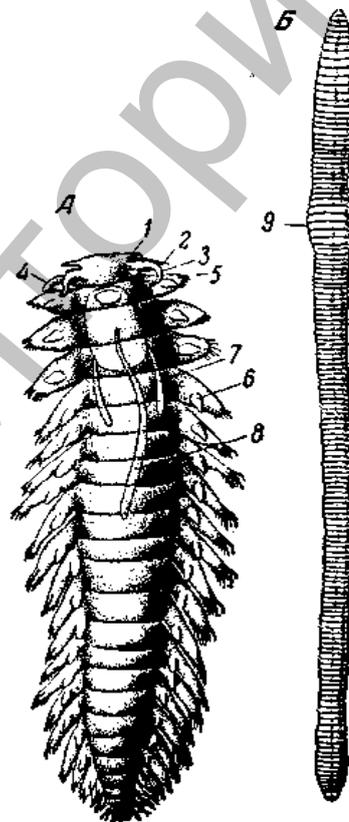


Рис. 32. Метамерия полимерных аннелид

А – *Lopadorhynchus nationalis* (Polychaeta, Phyllodocidae) (no Reiblsch);
 Б – *Lumbricus terrestris* (Oligochaeta) (no Michaelson); 1 и 2 – дорсальные и вентральные антенны; 3 и 4 – головные цирры; 5 – параподий 2-го сегмента; 6 – дорсальные цирры параподий; 7 и 8 – придатки глотки; 9 – clitellum

Так, *Phyllodoce lineata* имеет до 700 сегментов, *Holla parthenopeia* (сем. Eunicidae) и *Notomastus exsertilis* (сем. Capitellidae отряда Drilomorpha) до 800 сегментов и т.д. Полимерные аннелиды, и в особенности бродячие полихеты, представляют наиболее яркий пример высокоразвитой метамерии во всем животном царстве.

Разница между ларвальными и постларвальными сегментами проявляется не только в способе их развития, но также и в их анатомическом строении. В ларвальных сегментах полимерных аннелид никогда не бывает ни половых желез, ни целомодуктов, в них никогда не образуется хлорогенных клеток, свойственных постларвальным сегментам многих полихет и олигохет. Брюшная цепочка лежит и ларвальных сегментах обычно значительно глубже, чем в постларвальных; оба ганглия каждой пары в ларвальных сегментах некоторых форм (*Nereis*, *Serpulidae* из полихет, *Chaetogasler* из олигохет, пиявки) сближены между собой. У других в ларвальных сегментах вместо правильно метамерных поперечных комиссур имеются многочисленные, частью идущие косо и даже анасто-мозирующие, неправильно расположенные комиссуры (*Spirographis* из *Serpulimorpha*). Далее, в ларвальных сегментах обычно отсутствует околкишечный кровеносный синус, и кровеносный аппарат бывает представлен только сосудами, врастающими сюда из постларвального тела. Напомним, что у некоторых форм в ларвальных сегментах взрослого червя отсутствует и метамерность целома и целомической мезодермы (*Prionospio*, *Magelona*).

Таким образом, и в развитии, и в дефинитивном строении полимерных аннелид сказывается различие между ларвальными и постларвальными сегментами. П.П. Иванов обозначает это различие как первичную гетерономность аннелид. Является ли эта гетерономность действительно первичной, мы постараемся рассмотреть несколько ниже, но во всяком случае можно не сомневаться, что эта гетерономность принципиально отличается от вторичной гетерономности, свойственной очень многим аннелидам и связанной не с глубокими различиями в способе развития сегментов, а лишь с узко приспособительными видоизменениями этих последних.

Важную особенность полимерных аннелид, существенную для понимания их организации, представляет свойственный им способ регенерации. П.П. Иванов показал, что при отрезании переднего конца тела, сколько бы ни было отрезано сегментов, многие полихеты регенерируют лишь недостающие ларвальные сегменты. При отрезании заднего конца тела регенерирует только анальная лопасть с зоной роста, и образование новых сегментов происходит дальше путем обычного субтерминального роста. Как говорит П.П. Иванов, после повреждения взрослой аннелиды она регенерирует только ларвальные органы.

Ларвальные сегменты взрослых олигохет отличаются теми же особенностями, которые характеризуют ларвальные сегменты полихет. Кроме того, они отличаются отсутствием также и нефридиев. У многих форм из сем. Naididae в ларвальных сегментах отсутствуют диссепименты и целом ларвальной части тела оказывается неметамерным. Число ларвальных сегментов для каждого семейства олигохет оказывается довольно постоянным, но в различных семействах бывает различно: у Lumbriculidae их семь, у Tubificidae пять, у Naididae их либо пять (подсем. Naidinae), либо семь (подсем. Pristininae), у Lumbricidae пять, у Enchitraeidae, по-видимому, три (П.П. Иванов). Однако зачаток мезодермы ларвальных сегментов у всех олигохет располагается сначала на протяжении семи сегментов и образует такое же число метамерных полостей; поэтому П.П. Иванов (1937) считает, что первичное число ларвальных сегментов для всего класса олигохет – семь. При удалении переднего конца многочисленные изученные в этом отношении олигохеты, как и полихеты, регенерируют одни ларвальные органы; лишь в одном случае, для *Criodrilus*, описана регенерация также постларвальных сегментов.

В развитии олигохет различия между ларвальными и постларвальными сегментами сглажены благодаря явлению, сходному с подменой зачатков (П. Иванов, 1937). В силу этого самостоятельная, независимая от эктодермальной метамерии, целомическая метамерия распространяется у олигохет также и на все передние сегменты их тела (рис. 31, В), хотя во многих чертах своего дефинитивного строения эти сегменты и сохраняют, как мы видели, признаки ларвальных сегментов.

Что касается пиявок (Hirudinea), то эмбриологически наличие у них ларвальных сегментов не доказано; к регенерации переднего конца тела пиявки не способны, так что воспользоваться и этим критерием для установления числа их ларвальных сегментов невозможно. Анатомически для ряда пиявок доказано, что первые четыре или пять пар брюшных ганглиев сливаются у них в общую подглоточную массу, что связано с наличием передней присоски. У *Acanthobdella*, наиболее примитивной из пиявок, ганглии этих сегментов не слиты, а только сближены. Эти же сегменты отличаются у нее от всех остальных наличием в каждом из них двух пар щетинок, а также некоторыми особенностями мускулатуры. Сравнение с олигохетами заставляет признать гомологию этих так называемых головных сегментов пиявок ларвальным сегментам олигохет. В частности, расположение ганглиев в ларвальных сегментах олигохеты *Chaetogaster* очень напоминает их расположение у *Acanthobdella*. Головные сегменты пиявок, подобно ларвальным сегментам олигохет, всегда лишены нефридиев. Итак, у громадного большинства аннелид туловище состоит из двух отделов; из них ларвальный отдел образуется в примитивных случаях на протяжении нижнего полушария трохофоры,

постларвальный возникает как заднебластопоральный вырост трохофоры, несущий на своем конце анальное отверстие и состоящий из длинного ряда постларвальных сегментов. Приставку *пост-* в данном случае можно переводить и как «после», и как «позади»: постларвальные сегменты являются послеличиночными, потому что образуются после образования всех личиночных, и позадиличиночными, так как в теле располагаются позади личиночных.

5.2. Теории метамерии аннелид

Существуют три главные теории происхождения метамерии аннелид, созданные в основном еще в XIX в. 1) теория происхождения метамерии аннелид от антимерии кишечнополостных; 2) теория возникновения метамерии аннелид путем метамерной дифференцировки и упорядочения органов; 3) теория происхождения ее путем подавленного поперечного деления (стробилилярная теория). В настоящее время, перед лицом открытых с тех пор фактов, ни одна из этих теорий не может быть принята в своей классической форме. Однако каждая из них содержит какое-то зерно истины.

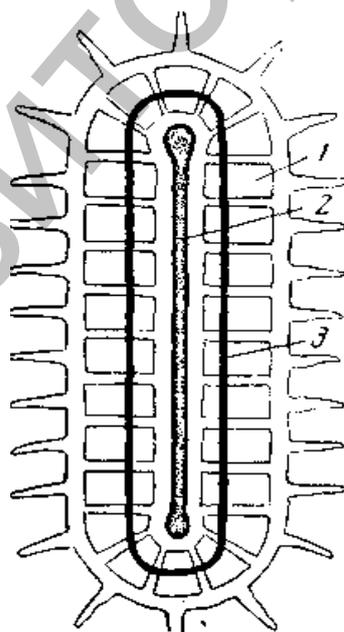


Рис. 33. Схема происхождения метамерии *Articulata* из цикломерии *Coelenterata* согласно гипотезе Sedgwick

1 – радиальные камеры кишечника, гомологичные, по мнению автора, целомическим мешкам *Articulata*; 2 – бластопор; 3 – циркумбластопоральное нервное сплетение (по *Snodgrass*)

Теория происхождения метамерии аннелид от «цикломерии» (антимерии) кишечнополостных была выдвинута А. Sedgwick (1884) (рис. 33) и с тех пор неоднократно находила поддержку у отдельных исследователей. Sedgwick считал, что аннелиды происходят от предков, сходных с Anthozoa. Вслед за F.M. Balfour (1880–1881) он принимает происхождение рта и ануса аннелид из сифоноглиф замкнувшегося щелевидного рта. В связи с этим Sedgwick считает, что брюшная сторона аннелид гомологична оральной стороне тела Anthozoa. Нервное сплетение орального диска полипа, сгустившись, превратилось в нервное кольцо, а последнее после замыкания щелевидного первичного рта образовало множество поперечных комиссур; лежащая впереди дефинитивного рта часть кольца превратилась в мозг. Тело вытянулось в длину. Радиальные камеры кишечника замкнулись и превратились в целомические мешки. Их поры дали начало нефридиям (с современной точки зрения надо было бы сказать – целомодуктам). Щупальца полипа дали начало конечностям. Концевая зона роста аннелид находит себе гомолога в единственной зоне роста *Ceriantharia*. Таковы взгляды Sedgwick. Теория эта поражает своей простотой и далеко идущими гомологиями, которые она устанавливает, но парадоксальность ее бросается в глаза. Парадоксальность ее вытекает из попытки выведения аннелид не из примитивных, а из высоко специализованных форм кишечнополостных, каковыми являются Anthozoa. И тем не менее многие гомологии угаданы Balfour и Sedgwick правильно. Правильно угадана гомология между оральной стороной кишечнополостных и брюшной стороной туловища аннелид, а также гомологии рта и ануса аннелиды сифоноглифам первичного рта кишечнополостного. Правильно и указание о выведении брюшных нервных стволов аннелиды из околоротового сплетения кишечнополостного. Но морфологическое значение мозга аннелид Sedgwick толкует неправильно. Надглоточный ганглий аннелид, развивающийся за счет верхнего полушария трохофоры, соответствует аморальной части нервного аппарата кишечнополостных, а не переднему отрезку околоротового кольца, как думает Sedgwick. Sedgwick вообще упускает из виду гомологию между головной лопастью аннелид и аборальной частью тела кишечнополостных, и виной этому является в значительной мере то обстоятельство, что при выведении аннелид он исходит из высших полипов, которые, подобно большинству Cnidaria, лишены органов чувств аборального полюса.

Чрезвычайно остроумной является гипотеза Седжвика о гомологии между оральными щупальцами полипов и туловищными конечностями аннелид и членистоногих. Как мы выше видели, зачатки параподиальных цирр занимают у метатрохофоры *Lopadorhynchus* как раз те места вокруг замкнувшегося бластопора, где они и должны находиться, если правильна

гипотеза Седжвика. Если принять эту гипотезу, метамерное расположение параподиальных цирр и ряда других эктодермальных органов на протяжении ларвального тела *Lopadorhynchus* прямо вытекает из их расположения у Anthozoa, которое мы в свое время характеризовали, как 2-лучевое или даже двустороннесимметричное, с остатками неполной многолучевой симметрии. С этой точки зрения должна была существовать некоторая преемственность между антимерией кишечнополостных и эктодермальной метамерией ларвального тела трохофорных животных. В таком случае эта последняя не являлась бы всецело метамерией упорядочения, а частично была бы видоизменением радиальной симметрии. Что касается гомологии между целомическими полостями аннелид и периферическими отделами гастроваскулярной системы кишечнополостных, то, как мы ниже увидим, в самой общей форме такая гомология весьма вероятна. Однако производить метамерию целома из двурядного расположения радиальных камер актинии, как это делает Седжвик, вряд ли возможно. Действительно, мы видим, что в ларвальном теле олигомерных аннелид и моллюсков целомические полости неметамерны; в теле полимерных полихет и низших раков метамерия целома в ларвальных сегментах либо отсутствует, либо носит вторичный характер. Хорошо выражена метамерия целома в ларвальных сегментах у олигохет и у высших членистоногих, но в обоих этих случаях, как мы уже видели, явление это несомненно носит вторичный характер. Что касается метамерии постларвальных сегментов, всегда носящей самостоятельный характер, выводить ее из цикломерии, т.е. антимерности кишечнополостных, без дальнейших сложных и мало вероятных допущений невозможно.

Таким образом, теория Sedgwick правильно толкует гомологию оральной стороны тела, а также рта и ануса аннелид (E. Mac Bride, 1910); его учение о происхождении метамерии аннелид из цикломерии кишечнополостных быть может частично приложимо к эктодермальной метамерии ларвального тела, но ни в коем случае не к метамерии целома и его производных, связанной в своем происхождении с постларвальным телом.

Вообще, вопрос о происхождении метамерии аннелид приходится расчленивать; значительно более простой вопрос о происхождении ларвальной метамерии необходимо рассматривать отдельно от более сложного вопроса о происхождении постларвальной метамерии. Если не считаться с теорией Седжвика, происхождение ларвальной метамерии путем метамерной дифференцировки первоначально однородного тела и метамерного упорядочения первоначально беспорядочно разбросанных частей не вызывает сомнений. У различных представителей олигомерных аннелид и низших моллюсков, а также и в ларвальном теле полихет мы

наблюдаем всевозможные стадии этого процесса. Те из старых авторов, которые принимали, что метамерия аннелид происходит путем метамерного упорядочения органов, выводили ее из метамерии упорядочения триклад и самих аннелид выводили из турбеллярий. Однако выше мы уже видели, что аналогия между метамерией турбеллярий и ларвальной метамерией аннелид и моллюсков чисто формальная. Планы строения аннелид и платод слишком различны, оси метамерии тех и других негомологичны между собой, а следовательно, и возникновение метамерии у аннелид не имеет никакого отношения к ее наличию у платод. К тому же, как мы выше видели, и самые органы, подвергнувшиеся метамерному упорядочению, у тех и у других в значительной мере различны.

Трудно сказать, унаследована ли метамерия ларвального тела аннелид и метамерия низших моллюсков от общих предков обеих групп или развилась тут и там независимо. Но чисто морфологически начальные формы метамерии бесспорно можно приписать их общему прототипу. Несколько удлиненная форма тела легко сочетается с метамерным повторением органов различных систем. Общими для обеих групп могли явиться органы, вошедшие у полихет в состав параподий, а у моллюсков – частично в состав эпиподия: щупальца, боковые органы чувств, лопасти, жабры. У полихет, кроме того, появились щетинки, и эволюция пошла в сторону их использования для перистальтического и змеевидного способа передвижения. Весьма возможно, что именно вокруг пучков щетинок произошло объединение и консолидация всех остальных органов, образующих параподий. Использование параподиев для передвижения вероятно сыграло главную роль в возникновении метамерии мускулатуры и полости тела, т.е. в распространении метамерии на мезодермальные органы, как это имеет место и в онтогенезе. Одновременно произошло согласование в расположении метамерных органов разных систем – щетинок, жабр, органов чувств, а также и обслуживающих их внутренних органов. Ранняя эволюция моллюсков была направлена на образование медленно движущегося при помощи плоской подошвы ноги, защищенного раковиной и вооруженного радулой обскребывателя. При этой организации метамерное расположение органов большого значения иметь не может. В связи с этим основная тенденция в эволюции метамерных органов у моллюсков – их олигомеризация. Мы видим неопределенно большое число метамерно расположенных ктенидиев у хитонов, 5 пар – у *Neopilina*, 2 пары – у *Nautilus*, максимум 1 пара – у всех остальных моллюсков; неопределенно много эпиподияльных щупалец у *Haliotis* и некоторых Trochidae, 6–3 пар у большинства Rhipidoglossa, полная их редукция у остальных; 8 пар ретракторов ноги у хитонов, 8–6 у Monoplacophora, 4 – у *Nucula*, 2 – у остальных Bivalvia; 6 пар целомодуктов

у *Neopilina*, 2 пары – у хитонов и головоногих, 1 пара – у *Solenogastres* и большинства других моллюсков. При этом согласование метамерного расположения органов разных систем не поспевает у моллюсков за их олигомеризацией. Согласовано обычно бывает расположение лишь функционально тесно связанных между собой органов: пластинки раковины, их мышцы и, отчасти, артерии у хитонов; органы чувств эпиподия и эпиподальные ганглии у *Rhipidoglossa*; жабры и предсердия у *Nautilus*. Наибольшей согласованности метамерия разных систем органов достигает в роде *Neopilina* (Tryblidiida). У *N. galathea* ее 6 пар почек расположены в соответствии с расположением 6 мускулов-ретракторов ноги; 5 пар ктенидиев (с их нервами и сосудами) – в соответствии с 5 последними парами ретракторов ноги. У *N. (Vema) ewingi* это совпадение, по-видимому, еще точнее, так как у нее описывается 6 пар ктенидиев. Менее точно согласовано с метамерией всех этих органов расположение плевропедальных комиссур. Так как у хитонов согласованность между бранхомерией, миомерией и метамерией целомодульков полностью отсутствует, наличие ее у *Neopilina* очевидно представляет результат вторичного упорядочения. Общей согласованности в расположении всех метамерных систем органов, а следовательно и общей метамерии тела ни у кого из моллюсков нет.

Таким образом, от метамерного расположения отдельных систем органов, несогласованного и несовершенного, который мы можем приписать прототипу и, быть может, исходной форме аннелид и моллюсков, мы видим два расходящихся ряда форм: у полихет – в сторону усиления метамерности, согласования метамерии различных систем органов, распространение ее на новые системы органов, возникновение общей метамерии тела; у моллюсков, в основном, в сторону ликвидации метамерии вследствие олигомеризации или полного исчезновения метамерно расположенных органов. Весьма вероятно, что по этим же направлениям шла и эволюция обеих групп. И в обоих случаях основная тенденция развития метамерии явилась, можно думать, результатом того способа передвижения, который стал характерным для каждой из обеих групп.

Как толковать метамерию постларвальных сегментов? С точки зрения теории упорядочения, метамерию постларвальных сегментов можно было бы считать простым продолжением ларвальной метамерии. По мнению Н.Н. Полежаева (1890), тело полимерных аннелид настолько вытянулось в длину, что за счет яйца оно сразу развиться не может; в силу этого на заднем конце личинки возникает зона роста; этот рост приобретает субтерминальный и ритмический характер и ведет к последовательному причленению одного за другим коротких, вполне законченных отрезков

тела, сразу способных функционировать, в то время когда рост в длину еще продолжается. Так, каждый сегмент имеет законченную систему кровообращения, свой собственный нервный узел, пару законченных нефридиев и т.д., и все эти части способны сразу работать, что гораздо удобнее, чем если бы они были частями какого-то еще недоразвитого целого. Другими словами, Полежаев считает, что причина членистости аннелид – в членистом развитии, а это последнее является техническим способом осуществления длинной аннелиды. В настоящее время мы должны сделать ко взглядам Полежаева одну оговорку: предлагаемое им объяснение может относиться к происхождению только постларвальной метамерии.

Стробилярная теория происхождения метамерии из старых авторов лучше всего была разработана В. Hatschek (1878, 1891). Hatschek принимает за предка аннелид трохозоона и полагает, что этот последний размножался поперечным делением с последующей регенерацией обеими половинами недостающих частей. На дальнейших стадиях эволюции деление стало неполным и начало приводить к возникновению цепочно-образных колоний. В соответствии с этим стала подавляться и регенерация переднего конца у дочерних особей, а регенерация заднего конца – как у материнской, так и у последующих дочерних особей. Параллельно шел процесс объединения колонии в особь высшего порядка и дифференциация ее частей. Ряд ненужных затруднений для своей теории Гатчек создал вследствие неправильного сближения трохозоона и трохофорной личинки с коловратками.

В современной форме стробилярную теорию происхождения метамерии аннелид можно было бы изложить так: рост постларвального тела начинается с того, что анальная лопасть метатрохофоры отделяется от остального ларвального тела; и хотя отделение неполное, она начинает регенерировать на своем переднем крае остальную трохофору. А так как зона регенерации далеко отстоит от верхнего полушария (на две или больше ларвальные метамеры), то при регенерации образуется не вся трохофора, а лишь подобие ларвальной метамеры – постларвальная метамера. Вслед за тем новое неполное деление отрезает эту метамеру от анальной лопасти, и тотчас на переднем крае этой последней опять начинается процесс регенерации, ведущий к образованию следующей метамеры.

Каков может быть биологический смысл образования стробилы у полихет? Смысл этот можно было бы видеть в следующем: у олигомерных аннелид и моллюсков целом является полостью половой железы; у полимерных аннелид ларвальное тело никогда не содержит гонад, а иногда лишено и целома. Наоборот, основу каждого постларвального сегмента

образует пара целомических мешков, обычно несущих половую функцию. Таким образом, легко себе представить, что в прототипе олигомерная аннелида путем бесполого размножения отшнуровывает заднюю, половую особь, в которую полностью попадает половой целом; в дальнейшем подавление бесполого размножения ведет к образованию стробилы, в которой за бесполой передней частью (ларвальное тело) следует длинный ряд недоразвитых половых особей – сегментов, возникших в силу ряда подавленных делений.

На какой бы точке зрения мы ни стояли, несомненно, что постларвальные членики первоначально представляют половой отдел тела полимерной аннелиды. Сильное развитие этого отдела вызвало удлинение животного. С удлинением тела связан терминальный и метамерный рост. Но стробилилярная теория считает способ роста и связанную с ним метамерию чем-то первичным, связанным с самой природой постларвального тела как стробилы; метамерная теория считает метамерный рост лишь приспособлением к более удобному созданию длинного полового отдела, а метамерию этого последнего рассматривает в основном как следствие подобного способа роста.

При выборе между обеими теориями следует принять во внимание следующие соображения: у тех аннелид, которые имеют короткое ларвальное тело (например, *Serpulidae*), путем терминального роста образуется только задний, половой отдел, т.е. постларвальные сегменты. Наоборот, у форм, имеющих длинное ларвальное тело (например, у *Spionidae*), путем терминального роста образуются не только постларвальные, но и часть ларвальных сегментов; при этом вслед за образованием последних ларвальных сегментов без перерыва начинается образование постларвальных сегментов. Однако и здесь между теми и другими остается существенное различие, и прежде всего – лишь постларвальные сегменты являются половыми сегментами. Таким образом, способ образования сегментов полихет путем дифференцировки на месте или путем терминального роста является менее общим различием между ларвальными и постларвальными сегментами, чем их строение.

Как мы выше видели, стробилилярная теория, если и приложима к аннелидам, то лишь для объяснения происхождения метамерии постларвального тела. Основным доводом в пользу этой теории является развитие постларвальных сегментов путем субтерминального роста с ритмической дифференцировкой. Между тем эти процессы встречаются и при развитии ларвальных сегментов, в отношении которых стробилилярная теория явно неприменима. Следовательно, участие этих процессов в развитии постларвальных сегментов перестает быть доводом в пользу применимости стробилилярной теории также и к этим последним. Если субтерминальный рост мог возникнуть для более удобного увеличения в

длину бесполого (ларвального) участка тела, то этим же путем можно объяснить и возникновение субтерминального роста полового отдела, не прибегая к стробилиярной теории.

Таким образом, при анализе происхождения метамерии аннелид прежде всего мы должны различать у них ларвальный отдел, представляющий передний отдел тела, лишенный полового аппарата, и постларвальный задний отдел, содержащий половой аппарат (П.П. Иванов). Далее, мы должны отличать вопрос о происхождении метамерии ларвальных сегментов от вопроса о происхождении метамерии постларвальных сегментов. Метамерия ларвальных сегментов в основном – несомненно метамерия дифференцировки и упорядочения, хотя в отношении отдельных органов она частично, может быть, и представляет видоизменение цикломерии кишечнополостных (А. Sedgwick, 1884). По существу, метамерия постларвальных сегментов скорее всего вполне аналогична ларвальной метамерии, но усилена благодаря субтерминальному росту животного в длину, сопровождаемому ритмической дифференцировкой сегментов. Этот способ роста представляет собой технический прием для наиболее удобного построения сильно вытянутого в длину тела. Изредка, как, например, у *Spionidae*, тем же способом развиваются не только постларвальные, но и часть ларвальных сегментов, что говорит в пользу принципиального сходства метамерии тех и других. Более глубокое понимание взаимоотношений между ларвальной и постларвальной метамерией, между ларвальным и постларвальным отделами тела сможет быть достигнуто лишь после того, как будет с этой точки зрения изучено развитие большего числа полихет из примитивных семейств.

5.3. Гетерономная метамерия аннелид

Как мы видели из предыдущих глав, в наиболее типичном случае тело полимерной аннелиды построено из следующих отделов: 1) головная лопасть, или простомий (*prostomium*), образованная за счет верхнего полушария трохофоры, или, по крайней мере, гомологичная таковому; 2) ларвальный отдел, состоящий из нескольких сегментов; 3) большое число постларвальных сегментов; 4) анальная лопасть. Заметим только, что первичная гетерономность примитивных полихет касается главным образом внутренних органов и на внешнем виде животного сказывается меньше. В силу этого более примитивные аннелиды по внешности представляются гомономнометамерными. Таковыми является большинство так называемых блуждающих, или бродячих, полихет (*Errantia* старых авторов). Однако больше всего к полной гомономности приближаются такие формы, как *Polygordius* (*Eunicemorpha*), у которых

вслед за головной лопастью тотчас начинается серия ничем друг от друга не отличающихся туловищных сегментов; только первый из них – м е т а с т о м и й (*metastomium*) несет на своем переднем крае ротовое отверстие, отличаясь этим от всех остальных и являясь, таким образом, идиосегментом.

У большинства блуждающих полихет метастомий сливается со следующим, вторым туловищным сегментом, и продукт их слияния получает название п е р и с т о м и я (*peristomium*). Сегменты перистомия, как правило, утрачивают двигательные отделы своих параподий, но нередко сохраняют их чувствительные придатки, обозначаемые здесь как тентакулярные или перистомиальные щупальца (*cirri tentaculares s. peristomiales*)

(рис. 34, А). У представителей сем. *Nereidae* и у некоторых других *Nereimorpha* в состав перистомия входят не 2, а 3 туловищных сегмента, а у *Hesionidae* из того же отряда – целых 4. Это наиболее сложный состав перистомия, какой мы наблюдаем у полихет. В состав перистомия обычно входит лишь часть ларвальных сегментов, остальные являются туловищными (например, у *Spionidae*).

У бродячих полихет метастомий или перистомий, вообще говоря, бывают хорошо отграничены от простомия и, таким образом, до возникновения головы как тагмы, т.е. как продукта слияния простомия с одним или несколькими передними сегментами здесь дело не доходит. Перистомий является у них самостоятельным отделом тела, или тагмой, образованной слиянием двух или нескольких передних сегментов, без участия головной лопасти. Однако из этого правила существуют исключения: так, у *Chaetoparia nilssoni* (*Phyllodocidae*) три первых сегмента туловища полностью сливаются между собой и с простомием, образуя сложную голову; ганглии их с надглоточным ганглием отнюдь не сливаются.

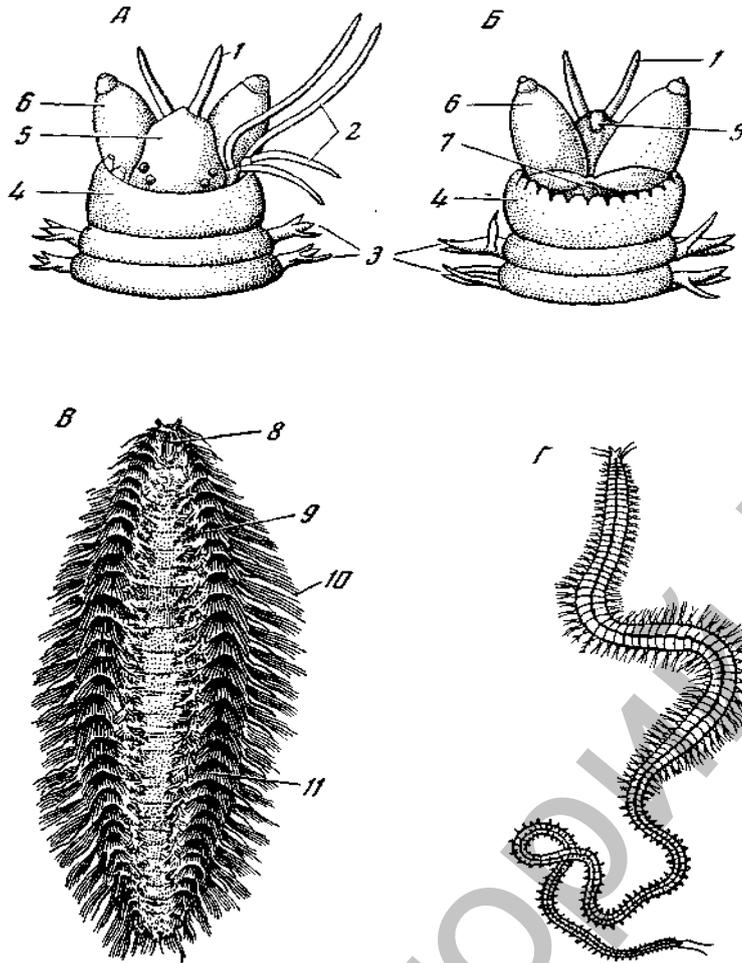


Рис. 34. Элементы гетерономности в метамерии бродячих полихет

Передний конец тела *Nereis*; А – со спинной стороны; Б – с брюшной стороны (по Aspnorth); В – *Chloeia flava* (Amphinomidae), на голове по паре коротких антенн и пальпов; по краям торчат щетинки невроподиев, медиальной – пучки щетинок нотоподиев, еще медиальной располагаются жабры; Г – *Ceratocephale osawai* «японское палоло» (сем. Nereidae), гетеронереидная форма; передняя половина – эпитокная (из Nempelmann); 1 – тентакулы; 2 – перистомиальные цирры; 3 – параподии; 4 – перистомий; 5 – простомий; 6 – пальпы; 7 – рот; 8 – каранкул (направленное кзади разрастание головной лопасти, несущее нухальные органы); 9 – параподиальные жабры; 10 – щетинки невроподиев; 11 – щетинки нотоподиев

В отличие от бродячих, у громадного большинства сидячих полихет простомий сливается с метастомием и таким образом возникает голова в только что указанном смысле этого слова. Надо, однако, заметить, что возникновение головы не является в этой группе прогрессивным признаком, проявлением гармонической интеграции простомия и метастомия, а, скорее, – следствием слабого развития простомия и поглощения его метастомием; слабое же развитие простомия обусловлено ослаблением мозга и органов чувств при сидячем образе жизни.

У представителей сем. Amphinomidae (Nereimorpha) и некоторых других рот сильно сдвинут кзади и в виде продольной щели тянется вдоль

брюшной стороны нескольких передних сегментов туловища, тогда как голова сохраняет обычный состав и скромные размеры. Этим путем без чрезмерного увеличения перистомия достигается значительное увеличение рта, существенное для таких хищников, какими являются Amphinomidae. В то же время участие ряда сегментов в образовании рта ведет к созданию особого рода гетерономности, так как все участвующие в его образовании сегменты этим самым отличаются от всех прочих. На всем протяжении рта брюшные нервные стволы оказываются широко раздвинутыми, их ганглии частично смещены кзади, поперечные комиссуры дугообразно огибают задний край рта. Эта форма гетерономности резко отличается от гетерономности, обусловленной формированием перистомия, хотя и является приспособлением, возникшим в качестве частичного ответа на те же потребности, которые вызвали к жизни и перистомий.

Если учитывать и относительные размеры сегментов туловища, то наиболее гомономными мы должны считать тех блуждающих полихет, все сегменты которых вполне сходны между собою не только по строению своих придатков, но и по размерам; сюда относятся такие формы, как *Nephtys*, *Nereis*, *Phyllodoce* и многие другие. Наряду с этим у многих форм наблюдаются различия в толщине сегментов в разных частях тела. Нередко тело оказывается расширенным посередине и постепенно суживается к обоим концам или же расширено спереди и суживается кзади. Первый тип свойствен очень многим Amphinomidae (Nereimorpha) (рис. 34, В), Aphroditidae (Phyllodocemorpha), Chlorhaemidae (Drilomorpha) и другим; второй тип – некоторым сидячим полихетам, например, Terebellidae. Обычно в таких случаях не говорят о гетерономности до тех пор, пока между отдельными областями тела нет резких границ и ширина последовательных сегментов изменяется постепенно и незаметно. Однако, по существу, даже и при постепенных изменениях ширины сегментов строгая гомономность уже нарушена. Совершенно несомненно, что например, такие формы, как *Aphrodite* (Phyllodocemorpha) или *Chloeia* (Nereimorpha), имеющие оба конца суженные и эллиптические очертания (при взгляде сверху), представляются значительно менее гомональными, чем *Nephtys* (Nereimorpha) с ее длинным телом, имеющим равномерную толщину на всем протяжении. Физиологическое значение такого рода гетерономности тоже совершенно очевидно: веретенovidные или эллиптические очертания животного совершенно меняют характер его движения по сравнению с змеевидно вытянутыми формами. Вместо того, чтобы ползать и плавать при помощи изгибаний тела, как это свойственно примитивногомономным формам, некоторые укороченные эллиптические афродитиды быстро бегают на своих параподиях, ловкостью движения напоминая членистоногих. Морфологически переход к веретенovidным или эллиптическим очертаниям означает большую степень интеграции тела

по сравнению с однообразно метамерными формами, придает ему большее единство и замкнутость в себе.

Итак, явления вторичной гетерономности широко распространены среди полихет и независимо возникают в самых различных крупных и мелких группах этого класса. В теле полихет, стоящих на низших ступенях развития гетерономности, мы нередко видим постепенное нарастание отличий от одного сегмента к другому; хотя в этих случаях строение отдельных участков туловища оказывается разным, но различно построенные участки резко не разграничены, переходы между ними постепенные. При дальнейшем развитии гетерономности дело доходит до резкого обособления в составе туловища двух или трех отделов – таги, отличающихся друг от друга строением составляющих их сегментов. В теле *Nereis* наряду с головной лопастью мы различаем две тагмы: перистомий, состоящий из трех сегментов, и туловище; в теле теребеллид – три тагмы: голова, состоящая из слившихся головной лопасти и перистомия, торакс и абдомен. Анальная лопасть обычно за отдельную тагму не считается, а включается в состав задней тагмы туловища. Далее, для полихет чрезвычайно характерно, что и направление специализации отдельных сегментов, и способы ее осуществления, и число тагм, и число составляющих каждую из них сегментов в отдельных случаях весьма различны. Сплошной гомологии между одноименными тагмами различных представителей через весь класс Polychaeta провести невозможно. Единой линии развития гетерономности или хотя бы нескольких господствующих направлений не существует. Наоборот, перед нами колоссальное многообразие направлений, множество коротких, большей частью дивергентных, лишь частично параллельных друг другу ветвей.

Сравнительно редким осложнением метамерии полихет является возникновение у некоторых из них метамерии 2-го порядка. Наиболее эффектный случай этого рода представляют Aphroditidae (рис. 35, А). В этом семействе дорсальные цирры части параподий превращены в плоские, кроющие пластинки – э л и т р ы, причем эти последние обычно располагаются на 2, 4, 5-м и далее на всех нечетных сегментах туловища, тогда как сегменты 1, 3, 6-й и все дальнейшие четные сегменты вместо элитр имеют обычные усиковидные дорсальные цирры. Наличие сегментов с элитрами и без элитр представляет проявление гетерономии, в частности ритмической дифференцировки метамер. Правильное чередование сегментов обоих родов создает метамерию 2-го порядка. Каждая метамера 2-го порядка состоит у афродитид из двух метамер 1-го порядка: четной с щупальцевидными циррами и нечетной с элитрами. Метамерия 2-го порядка, если не считать тех нарушений ее, которые наблюдаются в ларвальном отделе, является вполне гомономной. Это обстоятельство придает гомономный вид и всему телу животного, наперекор наличию у него сегментов двух столь резко отличающихся между собой типов.

Другой тип метамерии 2-го порядка мы встречаем у некоторых Drilomorpha. Так, у *Dasybranchus caducus* (сем. Capitellidae) каждый из туловищных сегментов разбит тонкой бороздкой на два кольца – переднее и заднее. У *Sclerocheilus* (сем. Scalibregmidae) передние 2–4 туловищных сегмента состоят каждый из двух колец, все остальные – из четырех.

Наружная кольчатость, не отражающаяся ни на внутреннем строении, ни на параподиях, представляет весьма неполную метамерию, но тем не менее это – несомненная метамерия. Каждое из колец является метамерой низшего порядка. Такие кольца по два или четыре вместе составляют сегменты тела, которые являются в данном случае метамерами высшего порядка. Таким образом, сложная метамерия возникает в этом случае не как ритмическая гетерономность цепочки сегментов, а как следствие метамерного подразделения кожи и кольцевых мышц отдельных сегментов.



Рис. 35. Готорономная метамерия в сем. Aphroditidae

А – *Lepidonotus dava*; элитры более или менее одинаковой величины, расположены на сегментах 2, 4, 5 и далее на всех нечетных сегментах туловища, парные тентакулы не видны, задний конец тела несет 1 пару анальных цирр (из *Hernpelmaim*); Б – *Acholoe astericola*, величина элитр по направлению кзади постепенно убывает; В – *Lagisca extenuata*, в задней части тела элитры полностью редуцированы (по Nicol)

У полихет вторичная кольчатость встречается сравнительно редко. Довольно редко она бывает и у олигохет (например, в сем. *Microchaetidae*). Зато большой правильности и постоянства она достигла у пиявок, в формообразовании которых играет существенную роль.

Переходя к рассмотрению гетерономности в классе *Oligochaeta*, мы прежде всего должны напомнить, что первичная гетерономность – различие между ларвальными и постларвальными сегментами – среди представителей этого класса выражена хорошо. Правда, у очень многих форм различие это проявляется исключительно во внутреннем строении животного, однако существуют и исключения. Так, у *Naididae* передние 5 или 7 сегментов, являющиеся у них ларвальными, лишены дорсальных пучков щетинок. Что касается вторичной гетерономности, эта последняя выражена у олигохет значительно слабее, чем у сидячих полихет. Во внутреннем строении она сводится главным образом к концентрации полового аппарата в нескольких «половых» сегментах. В наружном строении животного наиболее постоянное проявление вторичной гетерономности у олигохет – образование пояса (*clitellum*) (см. рис. 32, Б). Как пояс обозначается утолщение кожи, охватывающее несколько сегментов и вызванное сильным развитием желез, выделяющих яйцевые капсулы. Число и номера сегментов, несущих пояс, бывают постоянны и характерны для отдельных групп олигохет.

Число сегментов тела у большинства олигохет велико, и у двухметрового *Rhinodrilus* доходит до 600. Постоянное число сегментов наблюдается у немногих форм. Многие олигохеты, у которых число сегментов в постэмбриональной жизни не увеличивается, представляют тем не менее весьма значительную индивидуальную изменчивость их числа; таковы, например, *Lumbricidae*.

Что касается цефализации, то она выражается прежде всего в том, что первый сегмент тела (метастомий) всегда лишен щетинок. Метастомий обычно срастается с простомием, иногда полностью (зиголобическая голова большинства пресноводных *Neoligochaeta*), иногда между ними остаются борозды. Иногда с первым сегментом сливается и второй (*Phraeoryctes gordioides* и другие). У *Branchiobdellidae* 4 первых сегмента сливаются между собой в хорошо обособленный головной отдел. Некоторый шаг в этом направлении представляет и род *Chaetogaster* (сем. *Naididae*). Все остальные проявления гетерономности у олигохет довольно незначительны или же представляют слишком частный интерес.

В целом можно сказать, что метамерия олигохет, по крайней мере наружная, сохраняет высокую степень гомономности, и настоящих тагм здесь, за немногими приведенными исключениями, не бывает.

Для метамерии пиявок (*Hirudinea*) чрезвычайно характерно постоянное и небольшое число сегментов: у *Acanthobdella* – 30, у остальных – 33. Н.А. Ливанов (1940) связывает это обстоятельство с

присутствием задней присоски, не допускающим существования задней зоны роста. Гетерономность наиболее резко выражается в образовании передней присоски (за счет головной лопасти и трех сегментов) и задней присоски (за счет семи сегментов). У *Acanthobdella*¹ передняя присоска едва намечена, а задняя образована за счет всего четырех сегментов. У пиявок, имеющих жабры, эти последние расположены лишь на части сегментов, например на 11–15 сегментах у *Ozobranchus margoi*, так что тело распадается на тагмы: пребранхиальную, бранхиальную и постбранхиальную. Далее, ширина тела у большинства пиявок в различных его частях весьма различна, к переднему концу оно обыкновенно суживается (интеграция). У *Acanthobdella* – единственной пиявки, снабженной щетинками, эти последние имеются только на пяти передних сегментах.

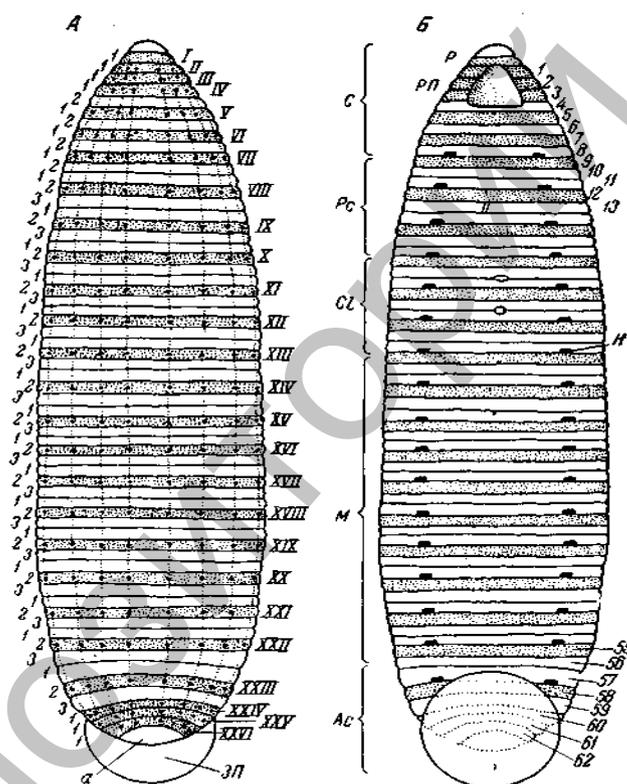


Рис. 36. Наружное строение пиявки (схема)

А – со спинной стороны; Б – с брюшной стороны; С – головной отдел; Рс – преклителлярный; СI – клителлярный; М – постклителлярный; Ас – задний отдел (задняя присоска). Римские цифры обозначают номера сегментов тела, арабские 1-62 (Б) – номера колец всего тела; 1, 2, 3 (А) – номера колец в пределах каждого отдельного сегмента. Обозначения отдельных органов: а – задний проход, Н – отверстия нефридиев; Р – рот; РП – ротовая присоска; ЗП – задняя присоска. На рис. Б в клителлярном отделе половые отверстия: переднее – мужское и заднее – женское

(по Скрибану, видоизменено согласно данным Н.А. Ливанова)

Снаружи сегменты тела пиявок разбиты на кольца. Как указывает Н.А. Ливанов, вторичная кольчатость пиявок обусловлена значительными

размерами тела при постоянном числе сомитов. Число колец в разных случаях различно, но для каждого вида пиявок число колец каждого из сегментов является величиной постоянной. Среднее кольцо каждого сегмента несет органы чувств (чувствительные сосочки или глаза); благодаря этому наличие метамерии высшего порядка становится весьма наглядным

(рис. 36). Принято думать, что первичным и общим для всех пиявок является разделение сегмента на три кольца, соответствующее и внутреннему разделению сомита, в частности невросомита; дальнейшее подразделение каждой трети на то или иное число колец проходит различно у различных пиявок и является следующей ступенью в развитии кольчатости. Очень часто сегменты, расположенные близ концов тела, имеют меньшее число колец, чем средние сегменты. Таким образом, метамерия пиявок и в этом отношении является гетерономной.

Как и у олигохет, у пиявок есть поясок (clitellum). Он характеризуется присутствием особых клителлярных желез, участвующих в образовании яйцевой капсулы. Вне периода половой зрелости они мало развиты, и поясок слабо заметен; наоборот, в период размножения он резко выделяется. У настоящих пиявок он образуется всегда за счет X, XI и XII сегментов, тогда как у олигохет положение пояска и половых органов в разных группах различно.

В целом, по степени гетерономности своей метамерии и централизованности своего строения пиявки стоят значительно выше олигохет. В отличие от многих гетерономных полихет тело большинства пиявок не разбивается на обособленные тагмы. Однако у некоторых пиявок, например, у *Ozobranchus*, мы видим разделение тела на тагмы. Зато для пиявок весьма характерно наличие присосок – неметамерных по своему строению органов, образованных за счет нескольких метамер; аналогичное явление среди полихет встречается лишь в виде исключения (пример – щитки *Sternaspis*). И, наконец, в отличие от полихет для пиявок характерно чрезвычайное постоянство в характере их гетерономности: и общее число сегментов туловища, и номера сегментов клителлярной области, и число сегментов, за счет которых образуются присоски, в пределах всего класса являются почти постоянными. Все это характеризует пиявок как весьма специализованную группу.

5.4. Вопросы для самоконтроля

1. Учение о ларвальной и постларвальной метамерии.
2. Метамерия олигомерных аннелид.
3. Теория происхождения метамерии от антимерии ищечнополостных.
4. Теория возникновения метамерии аннелид путем дифференцировки и упорядочения органов.

5. Теория происхождения метамерии путем подавленного поперечного деления.
6. Разновидности гетерономной метамерии аннелид.

Репозиторий ВГУ

ТЕМА 6

МЕТАМЕРИЯ ТРИЛОБИТОВ И ХЕЛИЦЕРОВЫХ

6.1. Гетерономная метамерия и отделы тела членистоногих

В то время как для аннелид характерна скорее гомономная метамерия и гетерономность в пределах этого подтипа играет подчиненную роль, хотя и широко распространена, членистоногие являются животными, гетерономно-метамерными по преимуществу. В то же время и самый характер гетерономности в обоих подтипах несколько различен, что в значительной мере зависит от различий в характере покровов и функциях конечностей. Наличие толстой кутикулы легко ведет у членистоногих к образованию щитов, объединяющих группы смежных сегментов в отделы, и к слиянию сегментов между собой; у аннелид такое слияние встречается гораздо реже. Параподии полихет выполняют функции локомоторную и вододвигательную (гидрокинетическую), дыхательную и чувствительную. Примитивные конечности членистоногих несут, кроме того, функции хватательную и жевательную. Ни параподии, ни их цирры ни у кого из полихет никогда не используются ни в качестве хватательных органов, ни в качестве вспомогательных частей ротового аппарата, тогда как для членистоногих характерно постоянное использование конечностей для хватания и жевания, а также для разнообразных вторичных функций, развившихся из хватания и жевания. В связи с этим выработка того или иного набора ротовых конечностей является существенным моментом в развитии гетерономности у членистоногих, тогда как у аннелид это направление развития полностью выпадает.

Каждый из больших стволов членистоногих – Trilobita-Chelicerata, Crustacea и Atelocerata (многоножки и насекомые) – начинается формами с длинным, сравнительно гомономно расчлененным телом: таковы трилобиты, листоногие и многоножки; всем трем группам свойственно постэмбриональное увеличение числа сегментов тела за счет преданальной зоны роста (анаморфоз); в этом отношении наиболее примитивные из членистоногих не отличаются от полихет. Однако и листоногие, и многоножки уже имеют дифференцированные ротовые конечности. Основная линия развития каждого из трех главных стволов членистоногих проявляется в уменьшении числа сегментов, в фиксации их числа, в возрастающей их дифференцировке, в разбивке их на тагмы и интеграции в одно целое. Рассмотрим эволюцию гетерономности в каждом из основных стволов членистоногих в отдельности.

6.2. Метамерия трилобитов

Примитивность метамерии трилобитов заключается прежде всего в чрезвычайной гомономности их конечностей. За исключением нитевидных антенн и таких же нитевидных хвостовых нитей (сегси), описанных у *Neolenus*, все остальные конечности трилобита построены по одному общему типу. Они сравнительно немного различаются у разных видов и очень

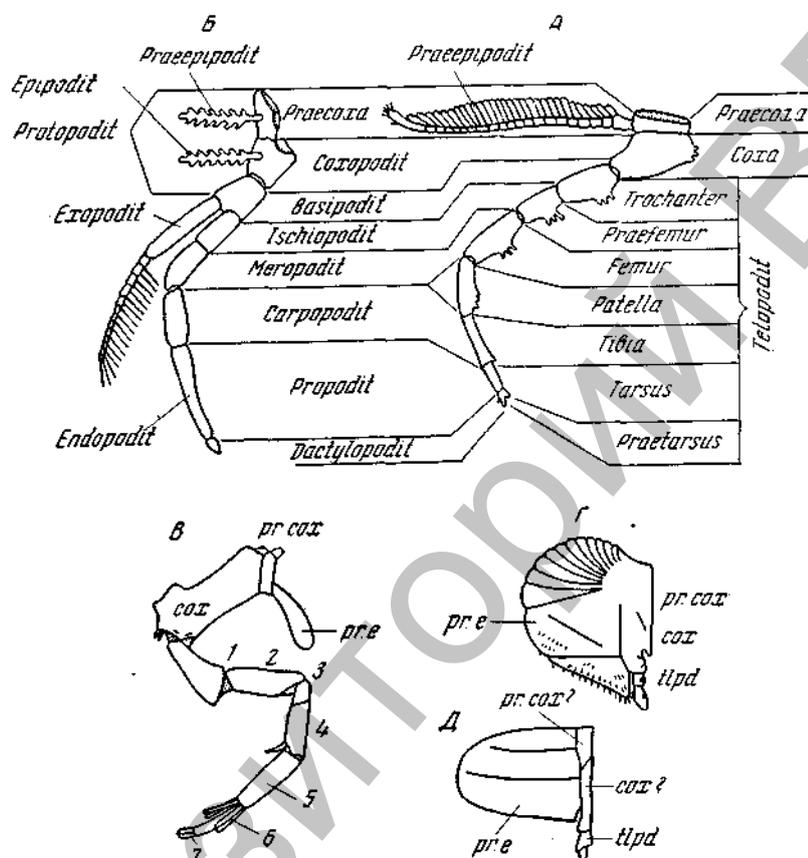


Рис. 37. Сравнение туловищных конечностей трилобитов, хелицерных и ракообразных

А – схема ноги трилобита, Б – ракообразного, В – задней просоматической и Г – жаберной (месосоматической) ноги мечехвоста; Д – схема крышечки (первой месосоматической конечности) *Eurupter*; *cox* – кокса, *pr. cox* – прекоксы; *pr. e.* – преэпиподит; 1–7 – членики телоподита (*tlpd*) (по Storrner)

сходны между собой на различных сегментах тела одной особи. Конечность трилобита (рис. 37, А) состоит из прекоксы, коксы, 6-членистого телоподита и многочисленного, несущего жаберные листочки преэпиподита, прикрепляющегося к прекоксе. Кокса, а иногда и часть члеников телоподита вооружены жевательными или хватательными эндитами. Заканчивается нога несколькими когтеобразными шипами. Головные конечности отличаются от туловищных незначительно, чаще всего размерами телоподитов. Таким образом, по степени гомономности своих конечностей трилобиты не уступают бродячим полихетам. В

направлении объединения сегментов тела в более крупные отделы – тагмы, трилобиты пошли несколько дальше. У наиболее примитивных из них мы различаем две тагмы: голову и туловище.

Тагмы трилобитов характеризуются не особенностями своих конечностей, которые, как мы видели, все более или менее одинаковы, а степенью слияния сегментов тела.

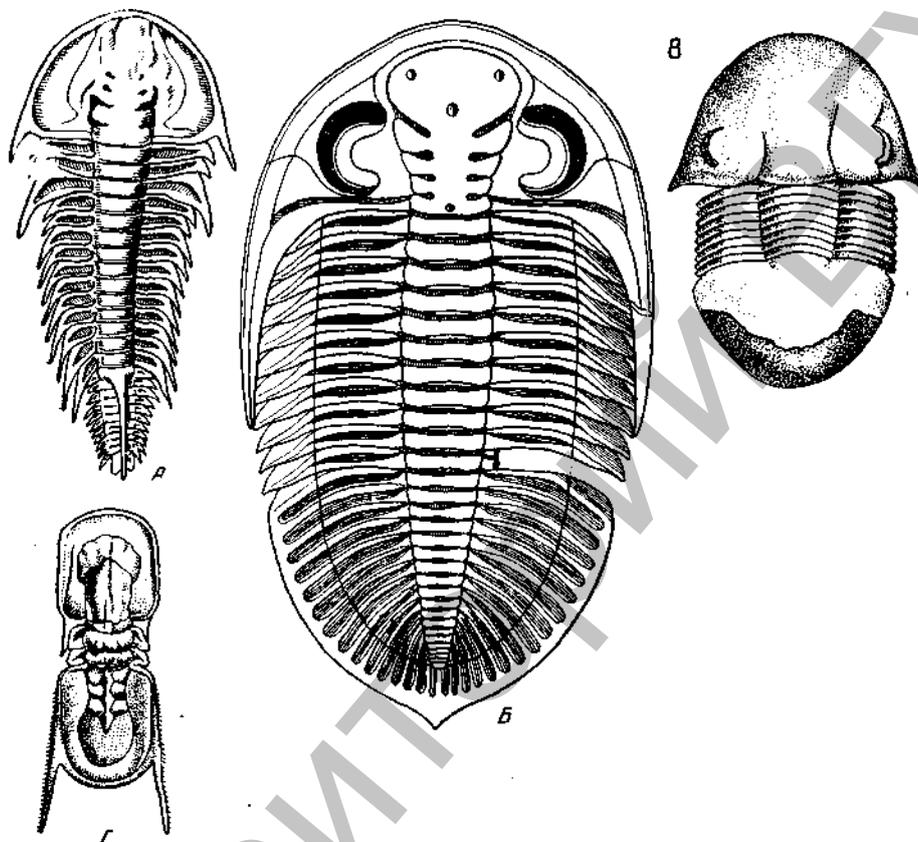


Рис. 38. Развитие тагм трилобитов

А – *Olenellus vermontanus* (Mesonacidae); границы головных сегментов хорошо выражены, пигидия нет, на одном из туловищных тергитов (идиосегмент!) – длинный шип, защищающий конец брюшка (по Walcott); Б – *Dalmmites haussmanni*, в составе головы видимы только 3 ларвальных сегмента + окципитальный, пигидиальный щит со следами метамерии; В – *Iliaenus wahlenbergianus*, полная консолидация как головного, так и пигидиального щита; Г – *Agnostus granulatus*; редукция числа свободных сегментов до двух (из Bronn)

Тергиты туловищных сегментов остаются у примитивных форм свободными, тергиты головных сегментов более или менее сливаются между собой в единый головной щит. Тело трилобитов характеризуется тем, что состоит из медиальной, выпуклой части – г л а б е л л ы, или р а х и с а, и плоских, расширенных боковых частей – п а р а н о т а л ь н ы х выступов, или плевр. Плевры каждого сегмента более или менее отогнуты кзади. В области головы плевры передней, простомиальной, части ее загнуты назад и в сем. Mesonacidae образуют так

называемые свободные щеки, отделенные от надглазничных долей лицевым швом (рис. 38, А). У мезонацид лицевой шов образует интерсегментальную границу, отделяя акрон от первого посторального сегмента. Однако у большинства трилобитов лицевые швы лишь в задней своей части сохраняют интерсегментальное положение; передние их концы пересекают глазничный край и выходят на передний край щита. В силу этого они частично теряют свой метамерный характер, перестают быть полными сериальными гомологами других интерсегментальных швов тела. Наконец в группе Нурорагіа, в связи с изменением способа линьки, лицевые швы вовсе исчезают с дорсальной стороны головы и переходят на ее вентральную сторону, полностью теряя метамерный характер. Лежащие у мезонацид медиальной лицевых швов неподвижные щеки образованы плеврами головных сегментов. Границы отдельных сегментов, составляющих голову, обычно бывают отмечены поперечными бороздками, или швами, пересекающими глабеллу, а иногда и неподвижные щеки. Однако у некоторых специализованных трилобитов число этих бороздок уменьшается до 1–2, например у *Dicellosephalus*, или даже все поперечные швы глабеллы, в том числе и затылочный, вовсе исчезают (рис. 38, В; *Megalaspis*). Таким образом завершается консолидация головы трилобитов и единственным признаком ее метамерного происхождения остаются расположенные на брюшной стороне конечности.

Максимальное число сегментов туловища, известное у трилобитов, равняется 42. У примитивных трилобитов сем. Mesonacidae сегменты туловища кзади постепенно уменьшаются в такой мере, которая указывает на наличие у них постоянно действующей зоны роста (рис. 38, А) – признак, весьма примитивный и напоминающий некоторых полихет. Однако у вышестоящих форм начинается дифференцировка туловища на две тагмы: грудь (торакс) и пигидий. Происходит этот процесс путем слияния тергитов задних сегментов в единый пигидиальный щит, тогда как сегменты груди остаются свободными и подвижными. У многих трилобитов (например, у *Phacops*, *Dalmanites*, рис. 38, Б) на поверхности пигидия еще остаются поперечные борозды, указывающие на его метамерное строение, но у других, вроде *llaenns* (рис. 38, В), они полностью исчезают, и пигидий представляется с дорсальной стороны совершенно однородным. Иногда пигидий может охватить весьма значительное число сегментов. У *Agnostus* (рис. 38, Г) между головным и пигидиальным щитом вставлено всего 2 свободных торакальных сегмента.

6.3. Метамерия скорпионов

Древнейшим известным скорпионом является силурский водный скорпион *Palaeophonus* (подотряд Арохуродес, заостренноногие)

(рис. 39, А, Б). Во многих отношениях он сходен с эвриптеридами, например, с родом *Slimonia*. Просома покрыта щитом, несущим медиальные и, вероятно, боковые глаза. Скульптура его напоминает скульптуру щита современных скорпионов, но сзади имеется поперечное вдавление, быть может, след шва между 5 и 6-м тергитами просомы. Просома несет 6 пар конечностей: короткие клешневидные хелицеры, длинные клешневидные педипальпы и 4 пары ходильных ног, довольно сходных с ногами эвриптерид. Они короткие, состоят каждая из 7 члеников и заканчиваются заостренным члеником. Метастом, как и у эвриптерид, лежит позади 4-й пары ног, так что все конечности группируются вокруг рта. Мезосома состоит из обычных 6 сегментов. На 1-м сегменте расположено половое отверстие; половых крышечек не сохранилось. На 2-м сегменте располагаются гребневидные органы, свойственные и современным скорпионам. Они представляют видоизменение преэшиподитов трилобитной конечности. У *Palaeophonus* при гребневидных органах были и рудименты телоподитов (рис. 39, В). На 4 последующих сегментах, вероятно, сидели жаберные ножки, хотя они сохранились плохо. Дыхалец, которые имеются на этих сегментах у современных скорпионов, у *Palaeophonus*, во всяком случае, не было. Метасома состояла из шести сегментов и непарного придатка анальной лопасти. Первый сегмент метасомы приблизительно одной ширины с мезосоматическими сегментами, остальные образуют узкий «постабдомен». Они были покрыты ребрышками, как у современных скорпионов, и, как у этих последних, тергит и стернит каждого сегмента были слиты между собой. Последний сегмент метасомы скорпионов несет анальное отверстие и является, вероятно, анальным сегментом, т.е. продуктом слияния последнего сегмента тела и анальной лопасти. Как и у эвриптерид, он несет непарный придаток, у водных скорпионов снабженный изогнутым крючком, сходным с таковым их современных родичей.

По расчленению тела *Palaeophonus* ничем принципиально не отличается от эвриптерид и близок к ним по набору конечностей. Его особенности почти не выходят за пределы того многообразия, которое свойственно этим последним. Подобно эвриптеридам, это было водное животное, жившее, вероятно, в неглубокой части моря. Если бы не наземные скорпионы последующих эпох (подотряд *Dionychorodes*, двукогтистые), к которым силурские морские скорпионы так близки, вряд ли кому-либо пришло бы в голову выделять этих последних из отряда *Eurypteroidea*.

Dionychorodes известны с карбона и в эту эпоху были представлены уже многочисленными родами, из которых лишь немногие (*Palaeoscorpiones*) сколько-нибудь существенно отличались от современных скорпионов, тогда как другие должны быть отнесены к тому

же отделу Neoscorpiones, к которому относятся и современные скорпионы.

В чем же заключается отличие наземных Dionychopodes (рис. 39, Б и В) от морских Арохуродов? Первое отличие заключается в том, что метастом наземных форм (рис. 39, Г) увеличивается в размерах и вдвигается между основаниями ног, так что две последние пары ног теряют коксальные эндиты, а рот укорачивается. Фактически рот современных скорпионов представляет собой небольшое отверстие, ограниченное со спинной стороны основанием верхней губы, с брюшной стороны – коксами 1 и 2-й пар ног; отростки этих кокс (эндиты) вытянуты вперед и образуют дно так называемой предротовой полости; крышу ее образует верхняя губа, с боков предротовая полость ограничена коксами педипальп. Второе отличие современных скорпионов от силурских заключается в строении ног. Ноги значительно удлиняются, членики их дифференцируются, одни из них остаются короткими, другие удлиняются; из цилиндрических членики ног становятся плоскими. Наконец на концах ног развивается пара коготков, как у большинства наземных членистоногих. Большинство этих изменений является приспособлениями к наземному образу жизни. Третье отличие: вместо жаберных ножек, на 10–13-м сегментах тела появляются 4 пары дыхалец, ведущих в легочные мешки. Это изменение также является приспособлением к наземной жизни.

Из всех этих изменений только укорочение рта и связанная с ним потеря базэндитов задними парами ног представляют некоторое увеличение степени гетерономности высших скорпионов по сравнению с *Palaeophonus* и эвриптеридами.

В целом, наземные скорпионы поразительно мало отличаются от *Palaeophonus*, в частности и дифференцировка тагм в обеих группах совпадает. Рудиментарный 7-й сегмент, который мы видели у мечехвоста, имеется и в развитии скорпионов и несет у них зачатки пары конечностей, впоследствии бесследно исчезающие. У взрослого скорпиона в составе наружного скелета склериты 7-го сегмента не представлены, но сохранились пара боковых артерий и пара лигаментов сердца, принадлежащих этому сегменту. Надо думать, что этот сегмент имелся и в развитии эвриптерид. Анатомическая близость между скорпионами и эвриптеридами настолько велика, что скорпионов почти можно назвать наземными эвриптеридами. Благодаря наличию приспособлений к наземному образу жизни, скорпионы и другие отряды наземных хелицероных обычно объединяются в один класс паукообразных – Arachnoidea. Однако класс паукообразных в таком объеме, несомненно, является искусственным. Скорпионы стоят ближе к эвриптеридам, чем к некоторым из отрядов паукообразных, например к бихоркам (*Solifugae*) или к *Palpigradi*. Ввиду этого правильнее всех

хелицеровых рассматривать как один класс, а эвриптерид и мечехвостов считать отрядами этого класса наряду с отдельными наземными отрядами. Термин «паукообразные» можно сохранить в качестве собирательного названия для наземных хелицеровых.

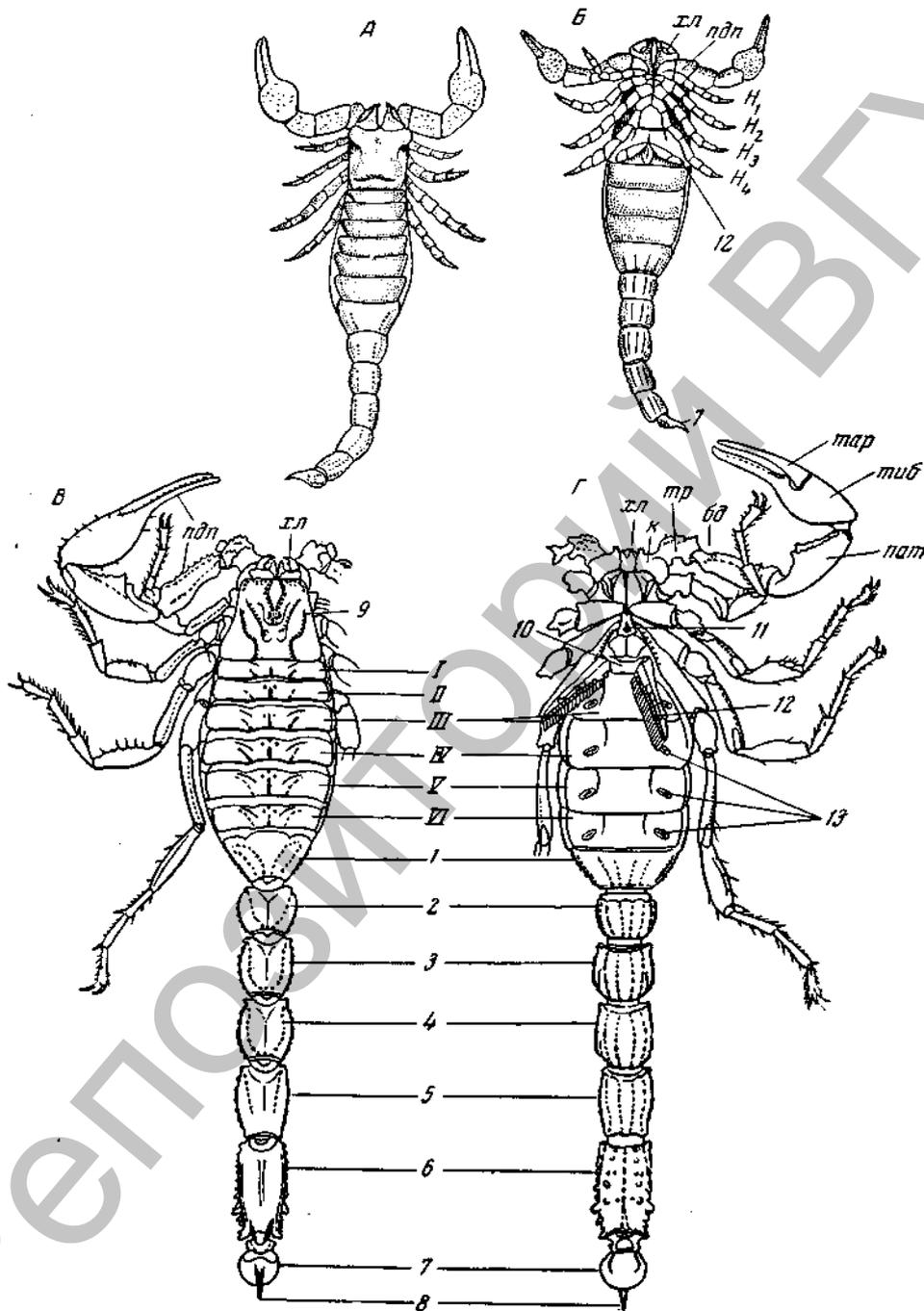


Рис. 39. Наружное строение скорпионов

А – *Palaeorhonus nuncius*, со спинной стороны; Б – *P. caledonicus*, с брюшной стороны (силур, реставрация, из Бялыницкого-Бирули); *Buthus eurus*, самка: В – со спинной стороны; Г – с брюшной стороны (по Бялыницкому-Бируле)

1–6 в – сегменты метасомы (из них 6-й – анальный сегмент); 7 – подвижно сочлененный придаток тельсона; 8 – хвостовой шип; 9 – карапакс (спинной щит просомы); 10 – стернит 9-го сегмента; 11 – «sternum»; 12 – гребневидный орган (9-

й сегмент); 13 – легочные отверстия; I–V I – сегменты мезосомы, не включая прегенитальной; *бд* = бедро (femur); *к* – ляжка (соха); *н₁- н₄* – ноги; *пат* – patella; *пдп* – педипальпы; *тар* – tarsus + praetarsus; *тиб* – голень (tibia); *тр* – вертлуг (trohanter); *хл* – хелицеры

6.4. Меиамерия других хелицеровых

Наземные хелицеровые, или паукообразные, отличаются значительной древностью: многие отряды паукообразных известны уже с карбона (Telyphones, Araneina – подотряд Mesothelae, Solifugae, Ricinulei, Opiliones, а также вымершие Anthracomarti, Kustarachnida и др.); клещи отряда Acariformes известны даже с девона.

Общее число сегментов тела в различных отрядах паукообразных различно. Среди Araneina *Heptathela kimurai* имеет 12 тергитов опистосомы (не включая прегенитальный сегмент), что соответствует полному, как у скорпионов, числу сегментов тела. Ни у кого другого из паукообразных оно не достигает полного числа – 19 сегментов, свойственного скорпионам (придаток анальной лопасти в счет, конечно, не входит). У Telyphones, Amhlypygi, Schizopeltidia, Pseudoscorpionoidea и Araneina имеется по 18 сегментов, у Palpigradi, Solifugae и Opiliones – 16 сегментов, у Ricinulei, Opilioacarina и Parasitiformes – 15 и, наконец, у Acariformes – 13 сегментов. Таким образом, у Acariformes вся метасома полностью редуцирована. Мало того, у некоторых представителей последнего отряда в результате педоморфоза (сохранения личиночных признаков у взрослой формы) число это уменьшается еще значительно, и, например, Tydeidae (подотряд Prostigmata) имеют всего 10 сегментов.

Но и среди Araneina 18 сегментов у взрослого животного хорошо выражены только в подотряде Mesothelae (сем. Liphistiidae) (рис. 40, Б, В). У высших Araneina 6 задних сегментов испытывают частичную редукцию – их вентральные части не развиты. В целом, мы видим у паукообразных тенденцию к укорочению тела путем редукции задних сегментов, доходящую до полного исчезновения метасомы, а у части акариформных клещей – также 1–3 последних сегментов мезосомы. У многих групп последние сегменты метасомы, еще не исчезнув, приобретают рудиментарный характер, представляя собой маленький постабдомен из сильно суженных и укороченных сегментов. Такой постабдомен свойствен Telyphones, Schizopeltidia (рис. 40, А; рис. 44, Б), а также Palpigradi и Ricinulei (рис. 46, 3); во всех этих группах он состоит из двух сегментов и анальной лопасти.

Частичный анаморфоз, который мы видели у эвриптерид, из наземных групп встречается только у Acariformes; например, в очень яркой форме – у *Packygnathus*. Личинка *P. dugesi* имеет 3 мезосоматических сегмента и анальную лопасть, протонимфа – 4, дейтонимфа – 5 и, наконец, тритонимфа – 6 мезосоматических сегментов.

Таким образом, с каждой линькой у *P. dugesi* прибавляется по одному сегменту. У Tudeidae анаморфоз выпадает, и они на всю жизнь сохраняют личиночное число сегментов вместе с рядом других личиночных признаков (педоморфоз).

Своеобразную черту в метамерию всех хелицероных вносит судьба последнего – 7-го сегмента просомы. Только у *Limulus* он несет рудиментарные конечности. В других отрядах он выражен в весьма различной степени, хотя всегда слабее окружающих сегментов и никогда не несет конечностей (см., однако, выше: о метастоме эвриптерид).

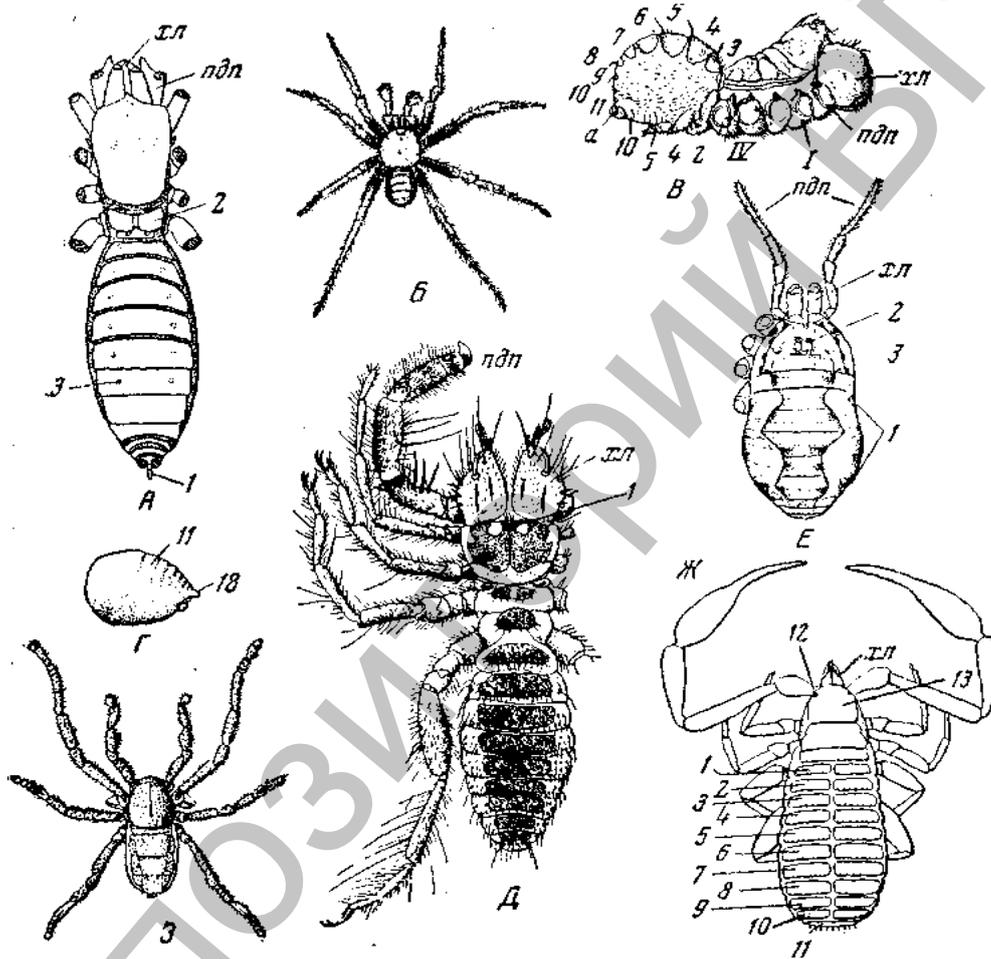


Рис. 40. Расчленение тела наземных Chelicerata

А – *Trithyraeus Cambridge!* (Schizopeltidia), самка со спинной стороны: 1 – хвостовая нить (flagellum); 2 – метапелтидий; 3 – ямки на тергитах опистосомы – места прикрепления дорсо-вентральных мышц; *пдп* – коксы педипальп; *хл* – хелицеры (по Börner); Б – *Liphistius malayanus* (Araneina, Mesothelae), видны тергиты опистосомы (по Abraham); В – *Heptatela kimurai* (Araneina Mesothelae), сбоку: I – 1-я пара ног; IV – 4-я пара ног; 1–11 – сегменты опистосомы, считая сегмент стебелька (прегенитальный) за первый; а – анус (по Kashida); Г – опистосома молодого паука сем. Lycosidae (Araneina Labidognatha); на спинной стороне видны границы сегментов от 11 до 17-го включительно; 18 – анальная лопасть; сегменты 8–10 слились воедино; эта сегментация исчезает на протяжении трех линек (по Kastner); Д – *Galeodes araneus* (Solifugae); самец: 1 – глаза (из Kaestner); Е – *Phalagium opilio* (Opiliones) самец; пелтидий

отделен от опистосомы резкой чертой; на нем две бороздки – границы мезо- и метапельтидия; границы тергитов опистосомы намечены тонкими линиями: 1 – опистосома; 2 – глаза; 3 – просома (по Lessert); Ж – *Chelifer cancroides* (Pseudoscorpiones), самец: 1–11 – номера тергитов опистосомы; 12 – боковые глаза; 13 – пропельтидиальная часть карапакса (по Baier); 3 – *Ricinoides sjoestedti* (Ricinulei), самец со спинной стороны; третья пара ног видоизменена в качестве совокупительных органов (по Hansen and Sorensen)

Лучше всего он развит у Palpigradi (рис. 44, А), где представляет настоящий, обособленный, хотя и узкий, сегмент, служащий соединительным стебельком между просомой и мезосомой. У телифонов, схизопельтидий и пауков он тоже образует стебелек и снабжен тергитом истернитом

(у пауков обозначаемым как *loga* и *plagula*). Стебелек служит для придания подвижности опистосоме; телифонам это необходимо для нацеленного выпрыскивания секрета защитной железы, открывающейся на конце тела; паукам – для маневрирования паутинными бородавками, так же как перепончатокрылым аналогичный стебелек брюшка облегчает маневрирование жалом. Palpigradi нуждаются в гибком сочленении опистосомы, вероятно, в связи с протискиванием в скважинах почвы. У зародышей Solifugae

7-й сегмент выражен хорошо, у взрослого имеет по маленькому тергиту и стерниту, хотя гомология склеритов этой части тела у бихорок является спорной. У Opiliones, Pseudoscorpiones и многих Acariformes 7-й сегмент имеет хорошо выраженный тергит, но стернит рудиментарен или отсутствует. У Amblypigi 7-й сегмент развит слабо. Из Parasitiformes он известен у зародыша *Boophilus calcaratus*; многие Gamasoidea и во взрослом виде сохранили часть принадлежащих ему щетинок. У скорпионов 7-й сегмент достоверно известен только при эмбриональном развитии. У Ricinulei он вообще неизвестен (развитие их не изучено). Таким образом, 7-й сегмент является более или менее рудиментарным у всех Chelicerata, но лишь сравнительно редко полностью выпадает у взрослых и вряд ли полностью выпадает из развития.

Основной принцип специализации конечностей по тагмам, установившийся у водных хелицероных, остается в силе и у наземных отрядов, но с некоторыми отклонениями. Конечности просомы остаются ротовыми и локомоторными, конечности мезосомы – дыхательными. Однако участие конечностей в принятии пищи сильно ограничено. Тогда как у мечехвостов рот окружен коксальными отростками всех просоматических конечностей, кроме хелицер, у современных скорпионов в образовании предротовой полости участвуют педипальпы и 2 пары ног, у Opiliones – педипальпы и 1 или 2 пары ног, у большинства других – одни педипальпы. Все 4 пары ног несут коксэндиты у зародыша *Ischnocolus* (Araneina, Tetraneumones). Но жевательную функцию коксэндиты утрачивают у всех, без исключения,

наземных хелицероных и для хватания и размельчения пищи больше не служат. В отличие от остальных паукообразных, у Palpigradi ротовое отверстие лежит на бугорке, совершенно независимо от кокс каких-либо конечностей. R. Snodgrass (1948) считает это строение примитивным, но оно является, несомненно, упрощенным. Иногда функция пережевывания переходит к клешнеобразным окончаниям хелицер (скорпионы, бихорки, некоторые клещи), в других случаях она полностью выпадает, как, например, у имеющих наружное пищеварение и принимающих разжиженную пищу *Araneina*.

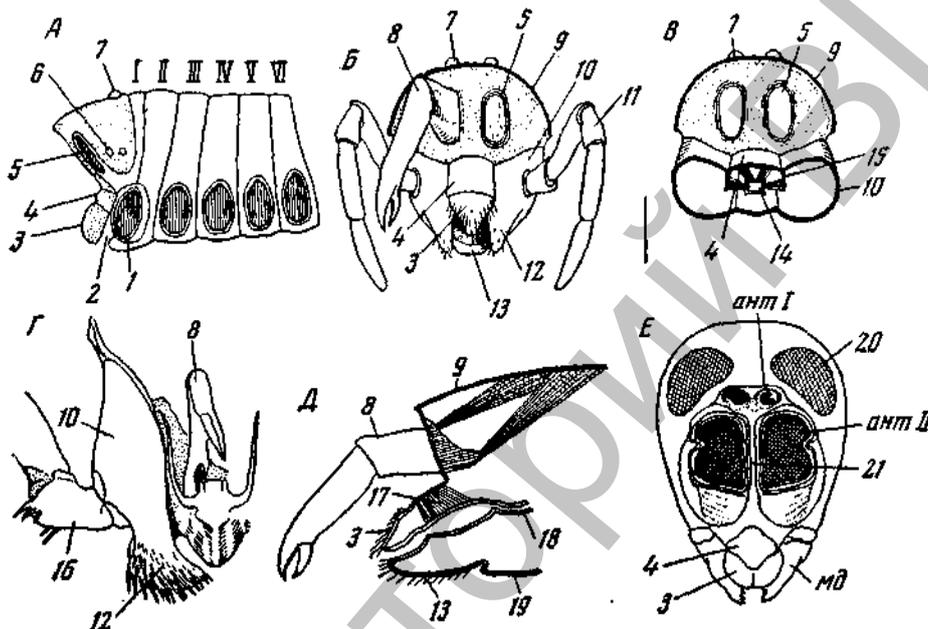


Рис. 41. Ротовые органы хелицероных (кроме клещей) и сравнение передней части тела хелицероных с головой ракообразного (по Snodgrass)

А – схема сегментации просомы паукообразного, пунктированы головная лопасть и ее производные; Б – паукообразное, вид спереди (схема), нижняя губа представляет собой стернит сегмента педипальп, как у *Araneina*; В – то же, после удаления хелицер; ротовые части срезаны позади пальп; Г – *Xiphosura polyphemus*, передний край рта; Д – схематический продольный разрез через Б; Е – *Talorchestia longicornis* (Crustacea, Amphipoda), голова спереди; антенны занимают сходное положение с хелицерами паукообразного

1 – основания педипальп; 2 – предротовая полость; 3 – верхняя губа (labrum); 4 – эпистом; 5 – основание хелицер; 6 – боковые глаза; 7 – медиальные глаза; 8 – хелицеры; 9 – просоматический щит (сагарах); 10 – коксы; 11 – телоподиты педипальп; 12 – коксальные эндиты педипальп; 13 – стернит сегмента педипальп; 14 – глотка; 15 – аподемы (эндоскелетные выросты) в месте срастания кокс педипальп с эпистомом; 16 – вертлуг (trochanter) педипальп; 17 – спинной дилататор глотки, у всех хелицероных отходящий от эпистома; 18 – пищевод; 19 – стернит III сегмента просомы; 20 – сложные глаза (вероятно, гомологи боковых глаз паукообразного); 21 – мостик, соединяющий переднюю часть головной лопасти (эпистом) с задней частью, несущей глаза и антенны I; ант I – антенны первые; ант II – антенны вторые; мд – мандибулы (гомологичные эндитам педипальп)

Коксальные эндиты педипальп у этих последних покрыты волосками, образующими фильтр, который задерживает твердые частицы пищи и не допускает их в ротовую полость; после окончания еды скопившиеся на фильтре частицы счищаются работой других конечностей. Такую же роль предротового фильтра несут коксэндиты и у некоторых других паукообразных.

В деталях строения ротовой аппарат паукообразных представляет замечательное разнообразие: почти в каждом отряде он построен по особому плану. Это позволяет думать, что все эти аппараты более или менее независимо возникали из примитивного ротового аппарата водных хелицеровых, с которыми мы знакомы на примере мечехвоста (рис. 41).

Для части клещей (*Parasitiformes*, *Opilioacarina*) весьма характерно появление обособленного отдела тела, несущего ротовые органы и обозначаемого как головка (*capitulum*), или гнатосома. Головка включает переднюю часть головной лопасти, иногда с частями двух первых сегментов тела – сегментов хелицер и педипальп; топографически заднедорсальная часть головной лопасти, несущая глаза, остается вне головки. Обособленность головки вытекает из двух особенностей (R. Snodgrass, 1948), из коих первая – склеротизация ее дорсальной стенки над основанием хелицер, т.е. образование *tectum capituli* (рис. 42, А–Б). На боках *tectum* срастается с заднедорсальными краями кокс педипальп, которые, в свою очередь, срастаются между собой на вентральной стороне тела; в силу этого основание головки образует сплошное склеритное кольцо – *basis capituli*. Вторая ее особенность в том, что головка, а именно *basis capituli*, тонкой перепонкой подвижно сочленена с остальным туловищем и обычно может втягиваться в углубление, называемое камеростомом, и высовываться из него действием протракторов. Телоподиты педипальп образуют свободные щупальца.

Под основанием хелицер коксы педипальп соединяются между собой при помощи эпистома, который, как и у других паукообразных, несет на своем переднем крае верхнюю губу. На вентральной стороне коксы педипальп образуют вырост (гипостом), представляющий дно предротовой полости, крышу которой образует верхняя губа.

Что касается *Acariformes*, у них настоящего *capitulum*, по-видимому, не бывает; их хелицеры либо вообще остаются свободными, либо срастаются с коксами педипальп (у *Cheyletidae*), но во всяком случае не лежат в трубке, образованной срастанием кокс педипальп с *tectum capituli*.

Однако при всем многообразии строения ротовых органов клещей весьма характерным является непременно участие в их образовании коксоподитов педипальп. В этом отношении клещи принципиально сходны с большинством паукообразных.

Итак, возрастающая гетерономность просоматических конечностей паукообразных сводится к постепенному уменьшению числа конечностей, участвующих своими коксоподитами в принятии пищи, причем дольше всего эту функцию сохраняют педипальпы. Полностью она выпадает только в отряде Palpigradi. Заметим, что по номеру сегмента, к которому они принадлежат, педипальпы являются гомологами мандибул ракообразных, насекомых и многоножек.

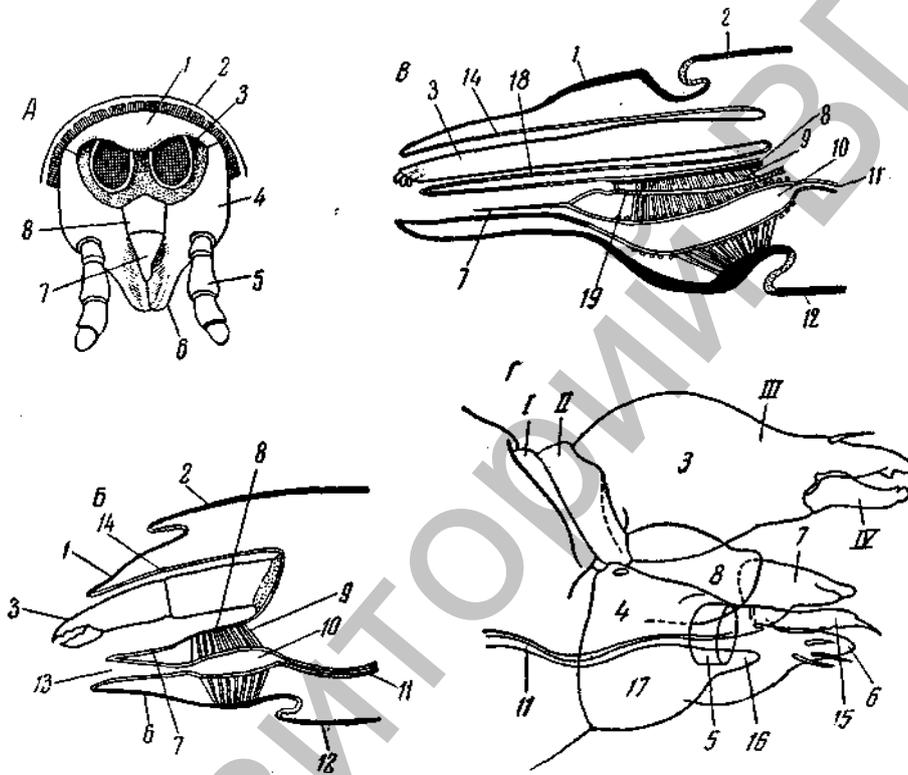


Рис. 42. Ротовые органы клещей

А – схема головки (capitulum) Parasitiformes, хелицеры удалены; Б – схематический продольный разрез через переднюю часть тела паразитического клеща; Б' – то же, в частности – Ixodoidea (по Snodgrass); Г – ротовой аппарат низших Acariformes (полусхематично, вид с правой стороны, телоподиты педипальпов отрезаны).

Обратить внимание на свободные, 4-члениковые хелицеры (по А.А. Захваткину)
 1 – tectum capituli; 2 – спинной щит (сагарах); 3 – хелицеры (на рис. А – места их прикрепления); 4 – коксы; 5 – телоподиты педипальп; 6 – коксэндиты; 7 – верхняя губа (labrum); 8 – эпистом; 9 – дорсальный дилататор глотки; 10 – глотка; 11 – пищевод; 12 – стернит III сегмента просомы (тритостернум); 13 – рот; 14 – верхняя стенка влагалища хелицер; 15 – придатки коксальных эндитов педипальп, так называемые максиллы; 16 – нижняя губа (вероятно часть стернита сегмента хелицер); 17 – дейтостернум (стернит сегмента педипальп); 18 – нижняя стенка влагалища хелицер; 19 – слюнной проток; римскими цифрами обозначены номера члеников хелицер

Что касается конечностей мезосомы, то для всего класса паукообразных характерна тенденция к их последовательной редукции.

Столь полного набора мезосоматических конечностей, какой свойствен скорпионам, мы больше не находим ни в одном из отрядов. Половых крышек на 8-м сегменте больше нет ни у кого, если не считать части *Opiliones*. У *Araneina* на заднем крае этого сегмента располагаются легочные отверстия; можно было бы думать, что эта передняя пара легочных мешков принадлежит следующему, 9-у сегменту, а сидящая позади него задняя пара легочных мешков – 10-у. Однако 10-й сегмент имеет собственные конечности в виде первой пары паутинных бородавок. Таким образом, приходится допускать, что вторая пара легочных мешков *Araneina* принадлежит 9-у сегменту, а первая пара – 8-у, половому, сегменту и гомологична, таким образом, половым крышечкам (*operculum*) мечехвоста. Легкие телифонов и фринов расположены на 8 и 9-м сегментах, единственная пара легких схизопельтидий лежит на 8-м сегменте. Одинаковое расположение легких у телифонов, фринов и пауков подтверждает близость этих отрядов между собою.

9-й сегмент, у скорпионов несущий гребневидные органы, у большинства отрядов лишен конечностей и только у телифонов, фринов (*Amblypygi*) и части *Araneina* несет вторую пару легочных мешков, а у других *Araneina* – пару трахей, гомологичную, как принято думать, легочным мешкам; у *Solifugae* он тоже несет пару трахей, но гомологичны ли эти последние легочным мешкам, сказать трудно. 10-й сегмент несет трахеи у лжескорпионов и бихорок и 1-ю пару паутинных бородавок у пауков.

11-й сегмент также несет трахеи у лжескорпионов и бихорок и 2-ю пару паутинных бородавок у пауков. 12 и 13-й сегменты ни у кого из паукообразных, за исключением скорпионов, конечностей не несут.

Таким образом, из 6 пар мезосоматических конечностей у пауков остается не более 4 пар, у телифонов и фринов – 2 пары, у схизопельтидий – 1 пара и, быть может, у лжескорпионов – 2 пары (если их трахеи считать гомологами легких, что не доказано). Мезосоматические трахеи имеются, сверх того, у сенокосцев (1 пара) и бихорок (3 пары), но их гомология легочным мешкам менее вероятна. *Palpigradi*, *Ricinulei* и клещи подобного рода остатков мезосоматических конечностей, хотя бы предполагаемых, вовсе не имеют.

Таким образом, наряду с тенденцией к уменьшению числа сегментов метасомы у паукообразных наблюдается вторая тенденция – к редукции мезосоматических конечностей. Теряя свои конечности, мезосома теряет свое отличие от метасомы, и определение границ между обоими этими отделами нередко становится возможным лишь на основании точного счета сегментов. Поэтому в теле наземных хелицероных очень часто различают не три отдела, а всего два: просому и опистосому, причем

опистосома представляет сумму всех наличных сегментов мезосомы и метасомы.

Видоизменения метамерии наружного скелета паукообразных весьма многообразны, но некоторые общие тенденции улавливаются и тут. Наиболее примитивный скелет членистоногого, как мы выше видели, носил бы гомономный характер и был бы представлен метамерно и гомономно расположенными наборами многочисленных склеритов. Наиболее примитивный скелет, фактически наблюдаемый, обычно уже несколько уклоняется от этого типа благодаря своей меньшей гомономности и взаимному слиянию одних склеритов и редукции или разрастанию других. Рассмотрим развитие гетерономности скелета членистоногих на примере Chelicerata.

У всех водных хелицероных все тергиты просомы сливаются в один общий щит – карапакс (сагарах). В этом отношении многие из наземных паукообразных сохранили более примитивное строение, больше приближающееся к расчленению скелета трилобитов. Действительно, у ряда паукообразных, вместо сплошного щита, одевающего всю просому, имеется щиток – пропельтидий (*propeltidium*), покрывающий только ларвальный отдел тела, т.е. сегменты хелицер, педипальп и двух первых пар ног. Как полагает P. Schulze (1937), покрытый таким щитком отдел туловища вполне гомологичен голове трилобита, и пропельтидий более или менее гомологичен головному щиту трилобита. У *Palpigradi* и *Schizopeltidia* вслед за пропельтидием идет разбившийся на две парные пластинки мезопельтидий (тергит сегмента ног III), затем – метапельтидий (тергит сегмента ног IV) и затем ряд свободных и не слитых между собой тергитов опистосомы (рис.40, А). У бихорок (*Solifugae*) за пропельтидием следуют две пары склеритов (*arci anteriores* и *posteriores*), быть может соответствующие в своей совокупности мезопельтидию; затем идет метамерный ряд тергитов, включающий во всяком случае метапельтидий и тергиты опистосомы (рис.40, Д). Таким образом, по степени самостоятельности своих тергитов эти три отряда паукообразных значительно примитивнее водных хелицероных и стоят на уровне трилобитов.

Наряду с этим большинство паукообразных – *Scorpiones*, *Telyphones*, *Amblypygi*, все *Araneina*, *Pseudoscorpionoidea*, *Ricinulei* – имеет сплошной щит, прикрывающий всю просому, как у мечехвостов и эвриптерид.

Среди сенокосцев (*Opiliones*) в сем. *Phalangidae* (рис. 40, Е) также имеется общий просоматический щит, но у *Gagrellinae* на нем поперечными швами намечены границы двух последних тергитов, т.е. видны еще следы первоначального расчленения щита на про-, мезо- и метапельтидий. У других *Opiliones* с просоматическим щитом сливается

еще несколько тергитов опистосомы, но границы этих последних так же, как и границы мезо- и метапельтидия, большей частью продолжают быть заметны в виде швов.

Что касается тергитов мезосомы, они остаются самостоятельными у *Scorpiones*, *Telyphones*, *Amblypygi*, *Schizopeltidia*, *Palpigradi*, *Solifugae*, *Pseudoscorpionoidea*, *Ricinulei*, в примитивных группах *Acariformes* и среди *Araneina* – у примитивного сем. *Liphistiidae* (подотряд *Mesothelae*).

У остальных *Araneina* склериты как таковые в пределах опистосомы вообще исчезают, вся опистосома покрыта мягкой кожей, и внешние проявления метамерии исчезают.

Чрезвычайное разнообразие представляет расчленение спинной стороны тела у клещей.

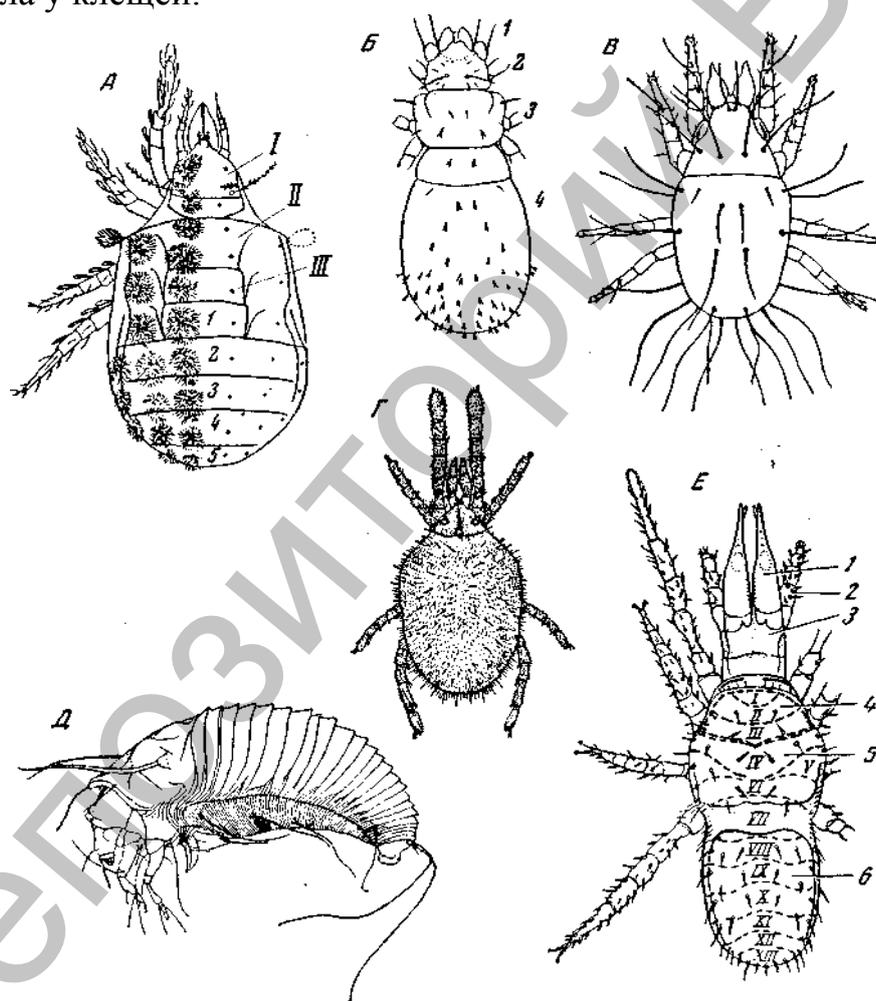


Рис. 43. Расчленение тела у различных клещей

А – *Arthrosebaia palmacea* (*Acariformes Endeostigmata*), со спины, трилобитоидное расчленение: I – пропельтидий; II – мезопельтидий; III – метапельтидий; 1–5 – видимые со спинной стороны сегменты мезосомы; Б – *Speleorchestes poduroides* (*Endeostigmata*), со спины; тритиреоидное расчленение; 1 – гнатосома (т.е. ротовой аппарат, образованный хелицерами и педипальпами); 2 – проподосома; 3 – метаподосома; 4 – опистосома (из А.А. Захваткина); В – *Tyrollichua casei* (*Acariformes Tyroglyphoidea*), самец со спины; акароидное расчленение; ряды щетинок определяют последовательные сегменты гистеросомы

(по А.А. Захваткину); Г – *Microtrombidium hystricinum* (Acariformes Parasitengona), никаких следов ни тагм, ни метамерии опистосомы (по Vitzthum); Д – *Phyllocoptei tricerus* (Acariformes Tetrapodily), самка сбоку; акароидное расчленение две задние пары ног редуцированы; вторичная метамерия постларвального тела, негомологичная метамерии зародыша (по Borner); Е – *Rhodacarus* (Parasitiformes Rhodacaridae), арахноидное расчленение; шунктиром показаны предполагаемые границы сегментов, установленные на основании изучения хетотаксии: I–VI – сегменты просомы; VII – прегенитальный сегмент; VII – XIII – сегменты мезосомы; 1 – хелицеры; 2 – педипальпы; 3 – tectum capituli, заканчивающийся спереди копьевидным выступом; 4 – передний отдел спинного щита; 5 – задний отдел спинного щита; 6 – дорсальный щит мезосомы (оригинал А.Б. Ланге)

У Acariformes прежде всего мы встречаем расчленение, приближающееся к таковому бихорок, схизопельтидий, а в конечном итоге также и примитивных трилобитов, которое мы можем обозначить как трилобитоидное: головная лопасть и 4 первых сегмента, обозначаемые в совокупности как протеросома, покрыты общим щитом (пропельтидием), тогда как 2 последних сегмента просомы и все сегменты мезосомы остаются свободными. Такой тип расчленения представляют, например, Pachygnathi-dae (Acariformes, Endeostigmata) (рис. 43, А). Далее мы встречаем тип расчленения, обозначаемый Захваткиным как тритиреоидный; тело разбито на три отдела: протеросома, состоящую из головной лопасти и 4 сегментов, метаподосома – из 2 последних сегментов просомы и опистосомы (рис. 43, Б); этот тип среди клещей довольно широко распространен.

Между первыми двумя типами существуют и переходные формы; например, первый наличный тергит мезосомы может остаться свободным, остальные сливаются между собой (*Probrachybilwnius* из Acariformes Oribatei).

Из тритиреоидного типа путем слияния метаподосомы с одним из прилегающих крупных отделов выводятся два следующих типа расчленения: акароидный и арахноидный. Первый возникает в том случае, когда метаподосома сливается с метасомой в единую гисторосома (рис. 43, В). Этот тип расчленения свойствен очень многим Acariformes. Арахноидный тип расчленения возникает при слиянии метаподосомы с протеросомой, т.е. при полной интеграции просомы; среди клещей ему следуют Parasitiformes (рис. 43, Е). Спинной щиток (scutum) иксодовых клещей гомологичен, по P. Schmlze (1937), просоматическому щиту (сагарах) пауков.

Наконец у очень многих клещей происходит полное слияние всех отделов тела наряду с исчезновением метамерии скелета, и тело приобретает полностью интегрированную, иногда почти шарообразную форму (например, у многих Hydrachnida и других Acariformes Prostigmata; рис. 43, Г). В противоположность очень распространенному в

популярной литературе мнению, столь полная интеграция всего тела свойственна далеко не всем «клещам» и никоим образом не может служить признаком, объединяющим их в один отряд. Это – лишь крайняя ступень в развитии наружной морфологии хелицеровых, конвергентно достигаемая представителями не~ скольких различных рядов развития.

Замечательную особенность некоторых сенокосцев, например подотряда *Cyphophthalmi*, составляет загибание заднего конца тела на брюшную сторону. Внешне оно выражается в том, что 9 и 10-й опистосомальные тергиты смещаются у них на брюшную сторону. При этом 10-й тергит оказывается впереди 9-го; соответственно сдвинуто вперед и анальное отверстие, а стерниты 6, 7, 8 и 9-й изогнулись дугообразно, чтобы дать место передвинувшимся сюда тергитам (рис. 44, Д). Аналогичное явление в гораздо большем масштабе мы встречаем и у многих *Acariformes* (*Oribatei*, *Tyroglyphoidea*), у которых на брюшную сторону сместились тергиты трех последних сегментов мезосомы. Интеграция и укорочение тела путем загибания заднего конца на брюшную сторону свойственны и другим членистоногим, например, *Crustacea Decapoda*; однако у клещей и сенокосцев это загибание сопровождается редукцией брюшной стороны загнутых сегментов, т.е. ведет к значительно более высокой степени интеграции туловища, чем у десятиногих раков.

Обращаясь к скелету вентральной стороны, мы прежде всего должны заметить, что у трилобитов стернитов нет. Между коксами ног трилобитов тянется узкая борозда, морфологически занимающая место шва замкнувшегося бластопора; по аналогии с листоногими раками можно полагать, что она служила для проведения ко рту пищи, подхватываемой эндитами туловищных ног. У хелицеровых, как мы видели, происходит последовательная редукция этих эндитов, сначала в области опистосомы, а затем и в области просомы.

Вместе с этим исчезает и пищевая борозда, и может начаться склеротизация вентральной стороны тела. Эта последняя происходит за счет двух процессов: 1) образование метамерных или неметамерных (объединенных) стернальных щитов и 2) разрастание кокс и неподвижное прирастание их к брюшной стенке тела. Первый тип образования вентрального скелета в чистом виде наблюдается у *Palpigradi*. Причисляемый иногда сюда верхнеюрский *Sternarthron zitteli* имел отдельные стерниты во всех сегментах просомы и мезосомы. У современных *Koeneniidae* сегменты хелицер, трех задних пар ноги большинство сегментов опистосомы обладают самостоятельными стернитами, и лишь стерниты педипальп и ног I слились в одну общую пластинку (рис. 44, А), а стерниты сегментов постабдомена (метасомы) слились каждый со своим тергитом в цилиндр. Второй тип образования вентрального скелета в чистом виде представлен в просоме сенокосцев,

лжескорпионов, *Ricinulei* и ископаемых *Kustarachnida*; здесь брюшная сторона сплошь занята коксами ног, а стернитов нет вовсе или они представлены ничтожными рудиментами. В других отрядах мы встречаем различные промежуточные состояния. У телифонов (рис. 44, Б), наряду с увеличенными коксами, в просоме имеются три стернита. У *Amblypygi* и родственных им *Araneina* (рис. 44, В) ноги расставлены в стороны и между ними остается свободное пространство, занятое единым грудным щитом (*sternum*). Последний представляет результат склеротизации брюшных покровов, охватывающей область всех сегментов ходильных ног, кроме, может быть, последнего из них. Стернит сегмента педипальп у пауков хорошо развит и играет у них роль нижней губы. В области опистосомы стерниты почти во всех отрядах развиты хорошо и независимы друг от друга; отсутствуют они только у *Araneina* и во всех отрядах клещей; у ряда клещей вентральная поверхность опистосомы несет парные и непарные щитки неметамерной природы. У скорпионов, сенокосцев и *Ricinulei* наблюдается сильный сдвиг передних стернитов опистосомы кпереди, особенно резко выраженный у сенокосцев (рис. 44, Д). Благодаря этому сильно сдвигается кпереди и половое отверстие. Во всех трех отрядах этот сдвиг совершается за счет гипертрофии ближайших постгенитальных стернитов (9 и отчасти 10-го) и влечет за собой полную редукцию стернита прегенитального (7-го) сегмента и значительное уменьшение стернита (8-го) полового сегмента. У сенокосцев происходит в то же время слияние стернитов 9 и 10-го сегментов.

Итак, рассмотрение метамерии скелета паукообразных показывает, что весьма мало вероятно происхождение всех отрядов паукообразных от известных нам водных хелицерных: первичных скорпионов, эвриптерид и мечехвостов. У многих из современных паукообразных мы находим метамерию, значительно более примитивную, приближающуюся к таковой трилобитов, а у *Asariformes* имеет место даже частичный анаморфоз. Более вероятным является независимое происхождение отдельных групп наземных хелицерных от различных групп водных хелицерных, из которых большая часть нам пока неизвестна. Однако можно считать очень вероятным, что все группы наземных хелицерных исторически произошли все-таки от водных хелицерных, а не непосредственно от трилобитов. В пользу этого положения, помимо редукции антенн I, говорит постоянство числа сегментов просомы и мезосомы и, в особенности, рудиментация 7-го сегмента тела у всех хелицерных. Надо заметить, что в других группах членистоногих подобная редукция сегментов, лежащих на сгибе между двумя таγμαми, хотя и встречается, но далеко не с тем постоянством, которое мы видели здесь. Таким образом, при допущении полифилетического происхождения хелицерных пришлось бы считать наличие рудиментарного сегмента на сгибе двух тагм у всех представителей этой группы, в особенности же тот факт, что

этот сегмент всегда является 7-м по общему счету, – трудно объяснимым совпадением.

Подводя итоги, мы можем сказать, что эволюция метамерии в ряду от трилобитов к высшим хелицерным сводилась к следующим изменениям: 1) дифференцировка трех отделов тела, или тагм, характеризующихся специализацией их конечностей или редукцией этих последних;

2) фиксация числа сегментов в каждой из тагм; 3) постепенная редукция сегментов метасомы, ведущая к укорочению тела; 4) дифференцировка и постепенная редукция конечностей мезосомы; 5) рудиментация или полная редукция 7-го сегмента, лежащего на сгибе между просомой и мезосомой; 6) интеграция просомы; тенденция к интеграции просомы проявляется прежде всего в последовательном слиянии тергитов просомы, ведущем во многих отрядах к образованию единого просоматического щита – карапакса; тенденция к интеграции мезосомы проявляется реже и выражена слабее, в метасоме она отсутствует; 7) S-образное изгибание оси тела, ведущее,

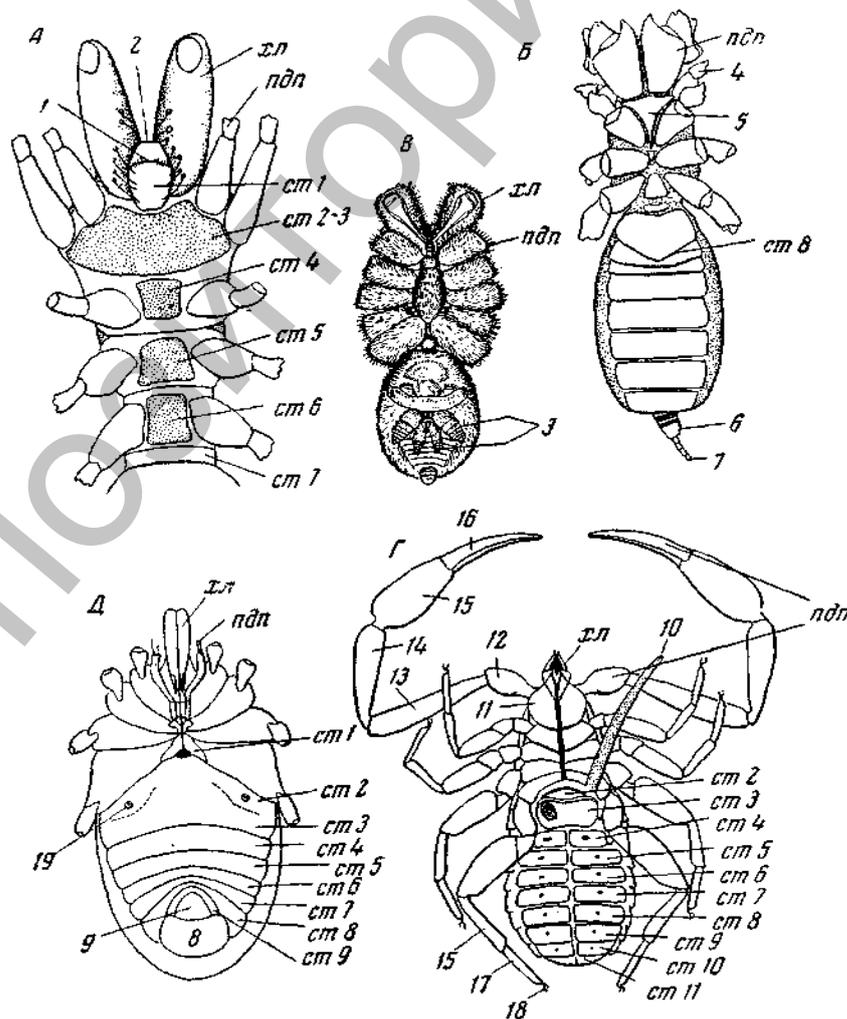


Рис. 44. Метамерия скелета вентральной стороны наземных Chelicerata

А – *Koenenia mlrabilis* (Palpigradi), просома самки; Б – *Telyphonus caudatus* (Telyphones), самка; хвостовая нить изображена лишь частично (по Borner); В – *Heptatela kimurui* (*Araneina Mesothelae*) (no Kashida); Г – *Chelifer cancroides* (Pseudoscorpionoidea), самец (по Borner); Д – *Stylocellus* (Opiliones Cyphophtlialmt) (no Hansen and Sorensen)
 1 – рот; 2 – верхняя губа; 3 – паутинные бородавки; 4 – вертлуг первой пары ног; 5 – слившиеся стерниты третьего и четвертого сегмента просомы; 6 – постабдомен; 7 – хвостовая нить; 8 и 9 – сместившиеся на вентральную сторону последние тергиты; 10 – парные половые мешки, из которых один выпячен; 11 – кокса; 12 – вертлуг (trochanter); 13 – бедро (femur); 14 – patella; 15 – голень (tibia); 16 – tarsus + praetarsus; 17 – tarsus; 18 – praetarsus; 19 – дыхалец; *ndn* – педипальпы; *хл* – хелицеры; А: *см 1* – *см 6* – стерниты просомы; *см 7* – седьмой стернит (врегенитальный); Б: *см 8* – задний край 8-го сегмента тела (генитального); близ него половое отверстие и первая пара дыхалец; Г: *см 2* – *см 11* – стерниты опистосомы; Д: *см 1* – *см 9* – стерниты опистосомы

во-первых, к смещению головной лопасти вдоль спинной стороны кзади и всего сегмента хелицер на спинную сторону тела и, во-вторых, к смещению тергитов последних сегментов опистосомы на брюшную сторону со сдвигом анального отверстия по брюшной стороне кпереди и с редукцией соответствующих стернитов; 8) в ряде случаев – далеко идущая общая интеграция тела. В результате этой эволюции наиболее специализированные хелицеровые, вроде многих клещей, обладают коротким, компактным телом, интеграция всех метамер которого повела к почти полной редукции метамерии, а будто бы упрощенная архитектура скрывает сложные перестройки, связанные с изгибанием оси метамерии.

6.5. Вопросы для самоконтроля

1. Характеристика метамерии трилобитов.
2. Строение конечностей трилобитов, хелицеровых и ракообразных.
3. Наружная морфология скорпионов.
4. Расчленение тела других хелицеровых.
5. Расчленение тела у различных клещей.
6. Метамерия скелета паукообразных.
7. Вопросы происхождения наземных паукообразных.
8. Эволюция метамерии хелицеровых.

ТЕМА 7

МЕТАМЕРИЯ РАКООБРАЗНЫХ

7.1. Метамерное строение головы ракообразных

Среди ракообразных наиболее примитивный план строения и, в частности, наиболее гомономную метамерию сохранили *Anostraca*, во многих отношениях являющиеся примитивнейшими из всех членистоногих вообще. Однако наряду с этим примитивные черты, отсутствующие у *Anostraca*, разбросаны по другим группам ракообразных.

Низшие раки – очень древняя группа. В кембрии из ее представителей уже существовал ряд форм, примыкающих к различным группам *Phyllopoda*, а также формы, быть может соединяющие признаки *Phyllopoda* *Conchostraca* с таковыми *Ostracoda*.

При сравнении *Anostraca* и *Phyllopoda* с трилобитами мы видим, что каждая из этих групп сохранила некоторые черты гомономной метамерии, отсутствующие в другой группе. Трилобиты отличаются более гомономной метамерией своих конечностей, зато процесс цефализации зашел у них очень далеко, ибо, как мы видели, всем трилобитам свойственна голова, включающая по меньшей мере четыре постантеннулярных сегмента. Наоборот, у *Phyllopoda* *Anostraca* (рис. 45, А) в состав головы входит всего-навсего один постантеннулярный сегмент; зато четыре первые пары постантеннулярных конечностей резко специализованы и различаются как между собой, так и по сравнению с остальными туловищными ногами.

Туловище ракообразных также никогда не достигает той степени гомономности, которую мы встречаем в примитивных семействах трилобитов.

В подклассе *Malacostraca* обычно все сегменты тела несут конечности, как у трилобитов, однако в отличие от трилобитов, передний отдел туловища высших раков (грудь) значительно отличается от заднего отдела (брюшка) как по форме своих сегментов, так и по направлению специализации их конечностей.

У *Entomostraca*² туловище обычно содержит по меньшей мере две тагмы: грудь и брюшко, из которых последнее, подобно метасоме хелицеровых, лишено конечностей. Однако у *Conchostraca* все сегменты тела, вплоть до анальной лопасти, несут конечности, которые лишь постепенно уменьшаются в размерах к заднему концу (рис. 47, В), так что говорить здесь о наличии обособленного брюшка не приходится. *Lipostraca*

² Собирательное название для остальных подклассов.

15 — эпистом; ант I — ант II — первые и вторые антенны, мд — мандибулы; мкс I — мкс II — первые и вторые максиллы (по Snodgrass)

Все это показывает, что представление о наиболее примитивном типе метамерии членистоногих мы могли бы получить, лишь соединив примитивные черты, разбросанные в различных группах.

Строение головы ракообразных проанализовано R. Snodgrass (1938), выводов которого мы и придерживаемся ниже при изложении этого вопроса. Голова бранхиопод (Anostraca, рис. 45, А) образована предротовой лопастью (включая в это понятие и область антенн I) и одним постантеннулярным сегментом, дающим начало тритоцеребральному ганглию. Конечности этого сегмента имеют у личинки (у науплиуса) обычную двуветвистую форму, свойственную конечностям ракообразных, и коксы их снабжены жевательными эндитами; у взрослого животного эти конечности специализуются в качестве второй пары антенн (антенны II). Голова *Eubranchipus* представляет широкую монолитную капсулу, несущую стебельчатые сложные глаза, две пары антенн и верхнюю губу. Последняя, подобно верхней губе трилобитов и хелицероных, представляет собой опускающуюся над передним краем рта складку кожи. Голова Anostraca, состоящая из предротовой лопасти и одного сегмента, обозначается в анатомии ракообразных как первичная голова, или протоцефалон (protocéphalon). Вслед за головой лежит второй сегмент тела, представленный небольшим тергитом и несущий пару конечностей специализованных в качестве жвал, или мандибул. Тергиты третьего и четвертого сегментов тела сливаются в один; их конечности — максиллы I, или максиллулы, и максиллы II, или максиллы, — также специализованы у громадного большинства раков в качестве жевательных органов; однако у *Hutchinsoniella macracantha* (Cephalocarida) максиллы II ничем не отличаются от туловищных конечностей, а максиллы I отличаются от них меньше, чем у всех других раков. У Phyllozoa обе пары максилл рудиментарны. Мускулы обеих пар антенн, а также мускулы глаз и верхней губы прикрепляются у Phyllozoa к стенкам головной капсулы. Мускулы мандибул прикрепляются в пределах своего сегмента, так что места прикрепления мышц строго метамерны.

Кроме Anostraca, самостоятельный протоцефалон свойствен всем высшим ракам (Malacostraca), за исключением Leptostraca, Amphipoda и Isopoda. Маленькая головка высших раков обычно бывает более или менее прикрыта сверху направленным кпереди выступом мандибулярного сегмента, так называемым рострумом (rostrum, рис. 45, Е). Она бывает подвижно сочленена с мандибулярным сегментом и несет глаза, обе пары антенн и верхнюю губу. У крабов (Decapoda Brachyura) эта голова очень мала (рис. 45, Ж) и запрятана в углубление под передним краем панциря (сагарах). У Stomatopoda (рис. 45, З) она, наоборот, очень сильно развита и покровы ее распадаются на несколько метамерно

расположенных склеритов; однако метамерия их не совпадает с эмбриональной метамерией, с метамерией нервной системы и т.д., а следовательно, с обычной метамерией членистоногих.

Из этого описания легко видеть, как неточны ходячие представления, согласно которым голова раков всегда состоит из 5 сегментов (включая сегмент антеннул), а у десятиногих сливается с сегментами груди в единую голову. Утверждение о пятичленистой голове, свойственной всем ракам, основано лишь на том, что первые 5 пар конечностей более или менее сходно специализованы во всем классе ракообразных и что у многих ракообразных несущие их сегменты слиты в единую голову. Однако у десятиногих раков и ряда других форм челюстные сегменты в состав головы фактически не входят и эта последняя представлена одним протоцефалом. Челюстные сегменты Decapoda входят в состав особой тагмы, свойственной этим последним, а именно челюстегруди (*gnathothorax*) (см. ниже).

Всем прочим ракообразным свойственна гораздо более сложная голова, в состав которой, помимо первичной головы (*protocephalon*), входят по меньшей мере все сегменты челюстного отдела (*gnathosephalon*). При этом максиллярная область головы очень часто образует щит или двустворчатую раковину в виде складки, покрывающей переднюю часть туловища (*Notostraca*, *Leptostraca* и другие), все туловище (*Cladocera*) или даже все тело (*Conchostraca*, *Ostracoda*). Образование это чрезвычайно характерно для ракообразных, являясь не только защитным приспособлением, но у многих форм также и струенаправляющим. У *Notostraca* тергиты первичной головы образуют переднюю часть спинного щита, часто отграниченную швом (рис. 45, В). Позади них хорошо заметен тергит мандибулярного сегмента, тогда как максиллярные тергиты, за счет которых образуется и свободная задняя часть щита, полностью слиты между собой, как у *Eubbranchipus*. Щит *Notostraca*, подобно щиту трилобитов, образован за счет головной лопасти (включая область антенн I) и 4 первых сегментов. Однако в отличие от трилобитов, головная лопасть *Notostraca* лежит всецело на переднем краю щита и не образует кзади боковых продолжений, соответствующих свободным щекам трилобитов; вся задняя часть щита *Notostraca* всецело образована за счет максиллярных тергитов. Таким образом, несмотря на состав из тех же метамер, щит щитней представляет значительно более простое образование, с менее нарушенной метамерией, чем щит трилобитов или мечехвостов. Возможно, что состав щита трилобитов и щитней из одних и тех же метамер является простым совпадением; но весьма вероятно, что это сходство говорит о действительной близости обеих групп.

Раковинные листоногие – Conchostraca и Cladocera (рис. 45, Г) – по строению головы в принципе сходны с Notostraca, однако головной щит погибает у них по бокам тела, что придает ему двустворчатую форму; кроме того, границы сегментов на щите исчезли и о задней границе первичной головы можно судить лишь по местам прикрепления мышц. Голова Leptostraca принципиально не отличается от головы раковинных листоногих. Такой же щит, или панцирь (сагарах), имеется и у большинства Malacostraca, у которых он охватывает все челюстные сегменты и часть торакальных, причем протоцефалон, как мы видели, большей частью остается свободным. Ввиду этого так называемую головогрудь (cephalothorax) десятиногих раков правильной было бы называть челюстегрудью (gnathothorax).

У свободноживущих веслоногих (Copepoda) панциря в виде складки, прикрывающей туловище, не образуется, но все челюстные сегменты и первый постмаксиллярный сливаются между собой и с первичной головой (protoccephalon) в одну крупную составную голову (syncephalon) (рис. 49, А). Конечности последнего сегмента этой головы принимают участие в работе ротового аппарата и обозначаются как челюстные ножки (максиллипеды). Голова веслоногих не представляет, однако, укороченного компактного целого. Это – просто слившиеся передние сегменты тела, сохраняющие форму простого участка метамерного туловища. Голова веслоногих не имеет подвижного сочленения с грудью.

Голова синкарид (рис. 45, Д; 46) по уровню интеграции стоит не выше головы Copepoda. По составу она включает у Bathynellacea и ископаемых Gamponychidea протоцефалон и гнатоцефалон, а у современных Anaspidacea, кроме того, и первый постмаксиллярный сегмент. Наиболее совершенной формой головы из всех ракообразных обладают Amphipoda и Isopoda. Голова бокоплавов и равноногих имеет такой же морфологический состав, как и голова Anaspidacea; она также включает протоцефалон, три челюстных сегмента и обычно один сегмент челюстных ножек; реже ногочелюстных сегментов бывает два или ни одного. Однако в отличие от головы веслоногих голова бокоплавов или равноногих представляет компактное, высокоинтегрированное целое, нередко подвижно сочлененное с грудью, напоминающее по внешнему виду голову насекомых (рис. 45, И). Это сходство побуждало некоторых авторов выводить насекомых из высших раков. Однако в действительности оно представляет лишь яркий пример конвергенции.

У трилобитов и тех из ракообразных, у которых пища поступает в рот сзади (Phyllopora, Cephalocarida, Copepoda, Euphausiacea, часть Mysidacea и другие – большей частью фильтраторы), в соответствии с этим рот нейтрален и направлен назад, labrum и антенны II тоже расположены вентрально, антенны I – вентрально или терминально;

брюшная нервная цепочка у таких форм прямая, вплоть до deutocerebrum, и лишь protocerebrum несколько отклонен в дорсальную сторону. Другими словами, ось метамерии остается на своем переднем конце столь же прямой, как у аннелид. В отличие от этого, у тех из Malacostraca, которые перешли к хватанию пищи челюстями, в особенности у большинства изопод и части амфипод, рот направлен вперед и лежит почти терминально, функционально-передний конец тела образован наружным краем labrum, обе пары антенн значительно сдвинуты на спинную сторону, глаза дорсальны. В нервной цепочке самым передним из ганглиев оказывается tritocerebrum, тогда как deuto- и protocerebrum загнуты дорсально и каудально, так что лежат над- и несколько позади тритоцеребра. Таким образом, изменение в способе принятия пищи повело к изменению в направлении рта, к сдвигу вперед labrum и ротовых конечностей, к сдвигу на спинную сторону антенн, к искривлению мозга. Напомним про такой же процесс искривления оси метамерии в передней части тела наземных хелицерных; он имеет место и у многих насекомых, независимо возникая во всех трех классах.

7.2. Метамерия груди и брюшка низших ракообразных

Туловище ракообразных, как уже упомянуто, распадается на два отдела: грудь и брюшко. Исключение из этого правила составляют только Euphyllopoda Conchostraca, туловищные сегменты которых лишь постепенно уменьшаются к заднему концу тела и все несут одинаковые листовидные ножки. Однако не вполне исключена возможность, что отсутствие у Conchostraca abdomена является следствием его редукции.

Листоногие обладают большим числом сегментов тела и притом различным в различных группах; в этом отношении они являются наиболее примитивными из раков. У Notostraca общее число сегментов (включая голову) обычно больше 40, у Conchostraca – от 14 до 36, у Anostraca – от 23 до 31, у девонских Lipostraca – 23.

Другая весьма примитивная группа современных ракообразных – Cephalocarida (рис. 50) – имеет всего 13 пар постантеннулярных конечностей, включая головные, и 10 безногих сегментов; таким образом, по общему числу сегментов они сходны с Lipostraca и многими Anostraca, но число туловищных конечностей у них меньше, а число безногих сегментов больше, чем у этих последних.

У большинства Anostraca грудь состоит из 13 сегментов, из которых 11 передних несут по одной паре одинаковых листовидных ножек, тогда как конечности 12 и 13-го сегментов превращены в половые придатки; 13-й сегмент несет половое отверстие. Брюшко состоит из 6 безногих сегментов, за которыми следует анальная лопасть – т е л ь с о н (t e l s o n), несущая парные придатки, образующие в и л к у (f u r c a). Грудные

ноги нерасчлененные, листовидные, на наружном крае несут один или два преэпиподита, один эпиподит и нерасчлененный экзоподит; на внутреннем крае они несут жевательные эндиты. У *Polyartemiella* грудных сегментов не 13, а 19, у *Polyartemia* – 21; половое отверстие неизменно лежит на последнем сегменте груди, и две последние пары ножек всегда превращены в половые придатки.

Репозиторий ВГУ

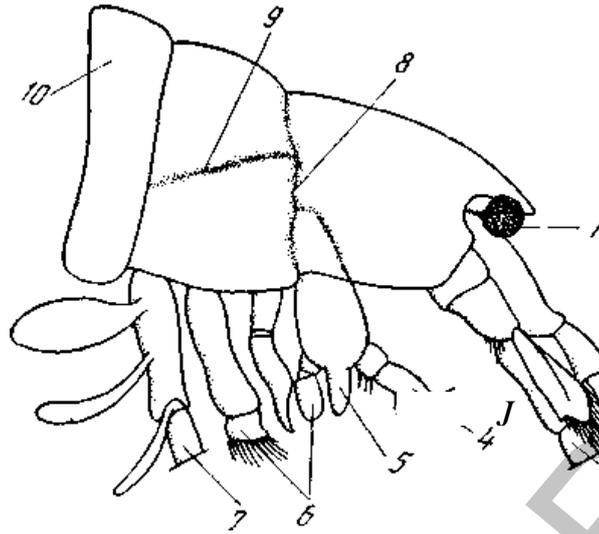


Рис. 46. Голова *Anaspides tasmaniae* (Syncarida, Anaspidacea) в профиль, включен также первый сегмент груди

1 – глаз; 2 – антенна I; 3 – антенна II; 4 – щупик (телоподит) мандибулы; 5 – мандибула; 6 – максиллы I и II; 7 – 1-я пара парейопод; 8 – постмандибулярный шов; 9 – боковой продольный шов; 10 – второй сегмент груди (по Caiman, из Slewing)

Девонский *Lepidocaris rhiniensis* (рис. 47, Д) – представитель вымершего отряда Lipostraca – сходен с Anostraca отсутствием щита или раковины, общим расчленением тела и отроением ротовых придатков; подобно большинству Anostraca, он имеет 11 пар локомоторных конечностей. За ними следуют гоноподии и дальше брюшко. Общее число сегментов туловища равняется 19, тельсон заканчивается вилкой. Двухветвистые, плавательные антенны II напоминают таковые Conchostraca и Cladocera. Главное отличие от остальных Phyllopora заключается в том, что только 3 передние пары ног – листовидные, остальные 8 пар несколько напоминают двухветвистые плавательные ноги Copepoda (Scourfield, 1926, 1940). В целом, форма эта не более примитивна, чем современные листоногие, однако имеет и примитивные признаки, например присутствие рудиментарных конечностей на первом и последнем сегментах абдомена.

У Notostraca и Conchostraca половое отверстие всегда помещается на 11-м сегменте туловища, конечности которого видоизменены, но меньше, нежели конечности половых сегментов Anostraca. За половым сегментом следует еще ряд сегментов, несущих листовидные ножки. У Conchostraca ножки сидят, как мы видели, на всех сегментах туловища. Общее число этих последних, в отличие от Anostraca, колеблется даже в пределах отдельных видов.

Чрезвычайно своеобразна метамерия туловища Notostraca. Если первые 11 сегментов груди имеют и у них по одной паре ножек, то

последующие 16–20 сегментов несут по несколько пар – от 2 до 6 на каждом сегменте, причем число пар ножек, приходящихся на один сегмент, увеличивается кзади, а размеры ножек уменьшаются.

Подобная полиподия сегментов – явление совершенно исключительное. Ее обычно объясняют слиянием или неразделением сегментов.

F. Linder (1945) указывает, что в постэмбриональном развитии *Conchostraca* обособление каждого нового сегмента начинается с вентральной стороны и в некоторых случаях, например, в заднем конце брюшка *Limnadia*, не доходит до конца; аналогичным процессом автор объясняет и полиподию щитней. И действительно, у щитней «умножению» подвергаются не только ноги, но и другие метамерные органы брюшной стороны: метамерия брюшной нервной цепочки и вентральных мышечных лент согласована с метамерией ног, а не с метамерией кутикулы и продольной мускулатуры спинной стороны тела.

Помимо полиподии, постгенитальные сегменты груди щитней значительно отличаются от прегенитальных и по строению мускулатуры и иннервирующим ее периферическим нервам. В силу всех этих различий карцинологи нередко считают грудью *Notostraca* и *Conchostraca* только прегенитальные сегменты, а все остальные относят к брюшку; однако, придерживаясь обычных критериев, приходится принимать, что в состав груди входят все снабженные ногами сегменты. При такой трактовке следует все же различать в составе груди два подотдела: переднегрудь, состоящую из 11 первых сегментов, и заднегрудь, включающую все остальные. Последние 4–15 сегментов тела щитней лишены ног и образуют брюшко, которое заканчивается анальной лопастью, с парными нитевидными церками.

Отдельные виды *Notostraca* различаются между собой числом постгенитальных (многоногих) сегментов, числом ног и числом безногих абдоминальных сегментов; все эти величины варьируют в пределах каждого отдельного вида.

Непостоянство числа сегментов тела в пределах вида – черта глубоко примитивная и среди членистоногих очень редкая; кроме *Notostraca* и *Conchostraca*, такое непостоянство свойственно лишь части трилобитов и многоножек.

Итак, в теле *Phyllopora* по строению конечностей мы можем различить 4 отдела: 1) антеннальный отдел (*protocephalon*), в состав которого входит акрон и один сегмент; конечности его имеют характер антенн; этот отдел самостоятелен у *Anostraca* и слит со следующим отделом у *Conchostraca* и *Notostraca*; 2) челюстной отдел (*gnathocephalon*) с чисто жевательными конечностями (частично рудиментарными); 3) грудь (*thorax*, или *paraeion*) с конечностями

неспециализованными, выполняющими все основные функции примитивной конечности членистоногого: локомоторную, дыхательную и хватательно-жевательную; часть грудных конечностей бывает изменена в половые придатки; грудь разделяется на два подотдела: прегенитальный (prothorax) и постгенитальный (metathorax); 4) брюшко (abdomen, или pleon), вовсе лишенное конечностей. Заканчивается тело анальной лопастью (telson).

Очень важной примитивной чертой листоногих и цефалокарид является наличие жевательных придатков (эндитов) на всех парах локомоторных конечностей. Придатки эти участвуют в захвате пищи и перенесении ее ко рту. В этом отношении листоногие и цефалокариды сходны только с трилобитами. У *Hutchinsoniella* (Cephalocarida) эндиты на антеннах II сохраняются вплоть до сравнительно поздних стадий постэмбрионального развития (H. Sanders, 1957), тогда как у других ракообразных антенны II бывают снабжены эндитами только на стадии науплиуса. У всех других ракообразных, кроме Phyllozoa и Cephalocarida, жевательные эндиты сохраняются лишь на тех конечностях, которые специализовались в качестве челюстей (мандибулы, максиллы I и максиллы II) или челюстных ножек. Это обстоятельство создает весьма существенное различие между ракообразными и хелицеровыми. У большинства ракообразных захват и жевание пищи при помощи коксальных эндитов становится основной функцией определенных пар конечностей, утративших при этом локомоторную функцию; наоборот, у хелицеровых подобных конечностей, специализованных в качестве челюстей, не бывает: у водных хелицеровых в жевании участвуют гнатобазы всех локомоторных просоматических конечностей, у наземных эта функция гнатобаз утрачена или приобретает своеобразное выражение (например, у Parasitiformes). Тем не менее наиболее постоянной связью с ротовым отверстием у паукообразных обладают, как мы видели, педипальпы, по номеру своего сегмента являющиеся гомологами мандибул Crustacea. Как мы видели, число сегментов туловища у примитивных листоногих велико и непостоянно и эволюция в пределах класса ракообразных, так же, как и в ряду Trilobita – Chelicerata, идет по пути стабилизации и уменьшения их числа. Уменьшение числа сегментов тела является одним из путей интеграции метамерного тела и перехода от однообразно расчлененной, червеобразной цепочки сегментов к компактному, гетерономному, централизованному целому. Однако уменьшение числа сегментов является таким путем, который влечет в качестве побочных последствий упрощение строения, уменьшение морфогенетических возможностей и преждевременную специализацию.

Такого рода преждевременная специализация исключает возможность далеко идущего прогрессивного развития, хотя вполне допускает большое многообразие в деталях.

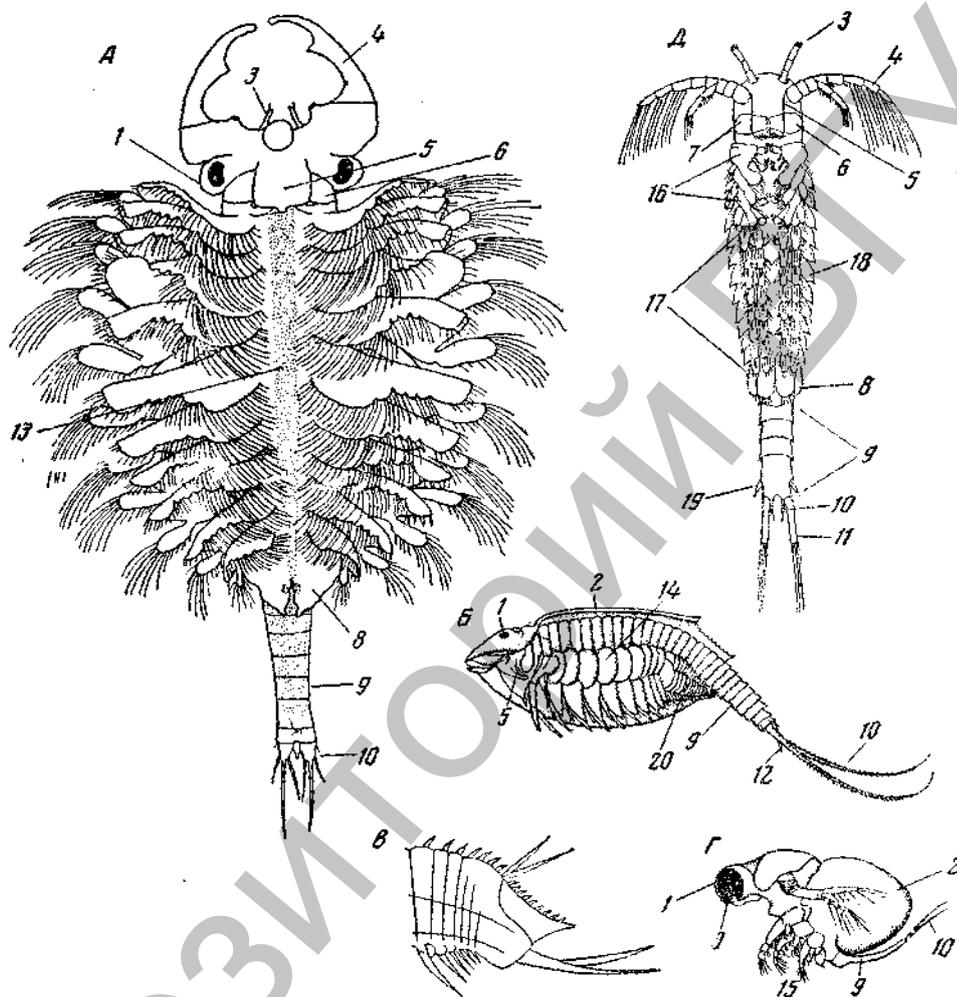


Рис. 47. Расчленение тела Phyllopora

А – *Artemiopsis stephensoni* (Anostraca), самец, с вентральной стороны (по Линдеру); Б – *Lepidurus productus* (Notostraca), сбоку (из Kukenthal); В – *Limnadia* (Conchostraca), задний конец тела, сбоку (по binder); Г – *Polyphemus pediculus* (Gladocera Onychopoda), самка, сбоку (из Eukenthal); Д – *Lepidocaris rhiniensis* (Lipostraca), девон, самка с брюшной стороны (реконструкция, по Scourfield);

1 – глаза; 2 – щит или раковина; 3 – антенны I; 4 – антенны II; 5 – верхняя губа; 6 и 7 – мандибулы; 8 – половые конечности; 9 – брюшко; 10 – вилка (первичная); 11 – вторичная вилка; 12 – тельсон; 13 – вентральная (пищепроводящая) борозда; 14 – эпиподиты грудных конечностей; 15 – грудные конечности; 16 – три пары листовидных грудных ног; 17 – восемь пар двуветвистых грудных ног; 18 – боковые чешуйки сегментов груди; 19 – рудиментарные конечности последнего сегмента брюшка; 20 – многоногие сегменты

Уже среди Phyllozoa мы находим подобный ряд уменьшения числа сегментов и их стабилизации на низких цифрах, а именно – ряд Conchostraca – Cladocera. Среди Conchostraca Limnadiidae имеют 17–32 пары ног, большинство других семейств – 14–28 пар, но Lynceidae – всего 10–12 пар; притом по размерам и общему облику линцеиды представляют уже значительный шаг в сторону Cladocera. Среди этих последних Stenopoda (Sididae, Holopediidae) имеют 6 пар торакальных ног, Anomopoda (большинство Cladocera) – 5 пар, изредка 6, и, наконец, Onychopoda (Polyphemidae) – всего 4 пары (рис. 47, Г). Сегменты брюшка у Cladocera

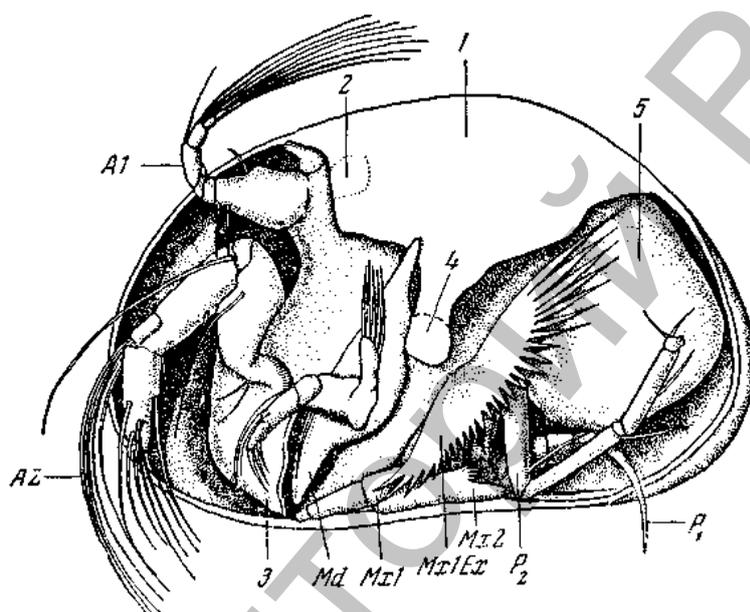


Рис. 48. *Cypridopsis vidua* (Ostracoda), вид слева, часть левой створки удалена

1 – место отхождения створок от головы; 2 – науплиевый глаз; 3 – верхняя губа; 4 – мускул – замыкатель раковины; 5 – брюшко; A1 – левая антеннула; A2 – антенна; Md – мандибула; Mx1 – максилла первая; Mx1Ex – ее экзоподит; Mx2 – максилла вторая; P₁ – ноги первые; P₂ – ноги вторые (по Cannon)

слиты между собой, и лишь у *Leptodora* оно состоит из 4 сегментов; если принять столько же сегментов брюшка и для других Cladocera, общее число постантеннулярных сегментов полифемид будет 12 – одна из крайних степеней олигомеризации среди членистоногих.

Отряд Ostracoda (рис. 48) представлен конечными, высокоспециализованными формами другого аналогичного ряда уменьшения числа сегментов и укорочения тела. Тело их полностью закрыто двустворчатой раковиной. Раковина имеется уже у науплиуса – еще один, пример сдвига на более раннюю стадию первого появления органа, особенно сильно развитого у взрослой формы (правило Кейбеля – Менерта, установленное на примерах из эмбриологии позвоночных).

Голова несет антеннулы и обычные 4 пары постантеннулярных конечностей. Большинство представителей имеет, кроме того, еще 2 пары грудных ноги, в некоторых семействах – так называемую чистилку, которая, быть может, также представляет видоизмененную пару конечностей. У *Polyscope* обе пары торакальных ног редуцированы. Таким образом, максимальное число постантеннулярных конечностей равняется у *Ostracoda* 6 или 7 (считая чистилку), минимальное – 4 парам. Брюшко, так же, как и грудь, не расчленено; у самцов оно несет сложный пенис, который некоторые считают видоизмененной парой конечностей. P. Weugoldt (1960) считает, что пенис принадлежит сегменту чистилки. Определить число сегментов, входящих в состав тела *Ostracoda*, очень трудно, но во всяком случае оно сильно редуцировано. Остракоды – один из древнейших отрядов ракообразных, известных с кембрия.

Большой отряд *Copepoda* (веслоногие) в отношении состава тела из сегментов также построен довольно однообразно, если оставить в стороне сильно видоизмененные паразитические формы. Свободноживущие веслоногие (рис. 49, А) имеют голову, состоящую из протоцефалона и 4 следующих сегментов (включая сегмент максиллипед), грудь, состоящую из

5 сегментов, и брюшко – из 4 сегментов и анальной лопасти. Таким образом, общее число постантеннулярных сегментов у всех свободноживущих веслоногих равняется 14, а число сегментов головы и груди – 10.

Число и характер специализации конечностей являются для свободноживущих веслоногих более постоянными признаками, чем число свободных сегментов; у различных *Copepoda* мы наблюдаем разные степени слияния сегментов: сегментов груди с головой и друг с другом, абдоминальных сегментов – между собой. Наиболее измененные паразитизмом семейства веслоногих (*Lernaeidae*, *Lernaeopodidae* и другие) во взрослом состоянии почти полностью теряют метамерное строение.

Веслоногие в ископаемом состоянии неизвестны.

Представители небольшого отряда *Branchiura* (рис. 51) являются эктопаразитами рыб. Их голова и грудь покрыты общим щитом. Головные придатки личинки довольно типичны, но у взрослого все они сильно видоизменены в связи с паразитизмом. Грудь несет 4 пары двуветвистых плавательных ног. Нерасчлененное брюшко превращено в небольшой плавник, в выемке которого лежит furca. Соблазнительно считать плавательные ноги гомологами плавательных ног *Copepoda*, но тогда пришлось бы допустить полную редукцию не только 6, но и 1-й пары парейопод (максиллипеды веслоногих), в пользу чего никаких доказательств пока нет. Примитивный признак *Branchiura* – наличие щита (сагарах) и сложных глаз.

Усоногие (Cirripedia) сильно видоизменены сидячим образом жизни. Часть усоногих подвергается еще большему видоизменению благодаря переходу к паразитизму. Известны с палеозоя. Свободноплавающие личинки усоногих проходят стадию науплиуса, несколько метанауплиальных стадий и стадию циприсовидной личинки (рис. 49, Б).

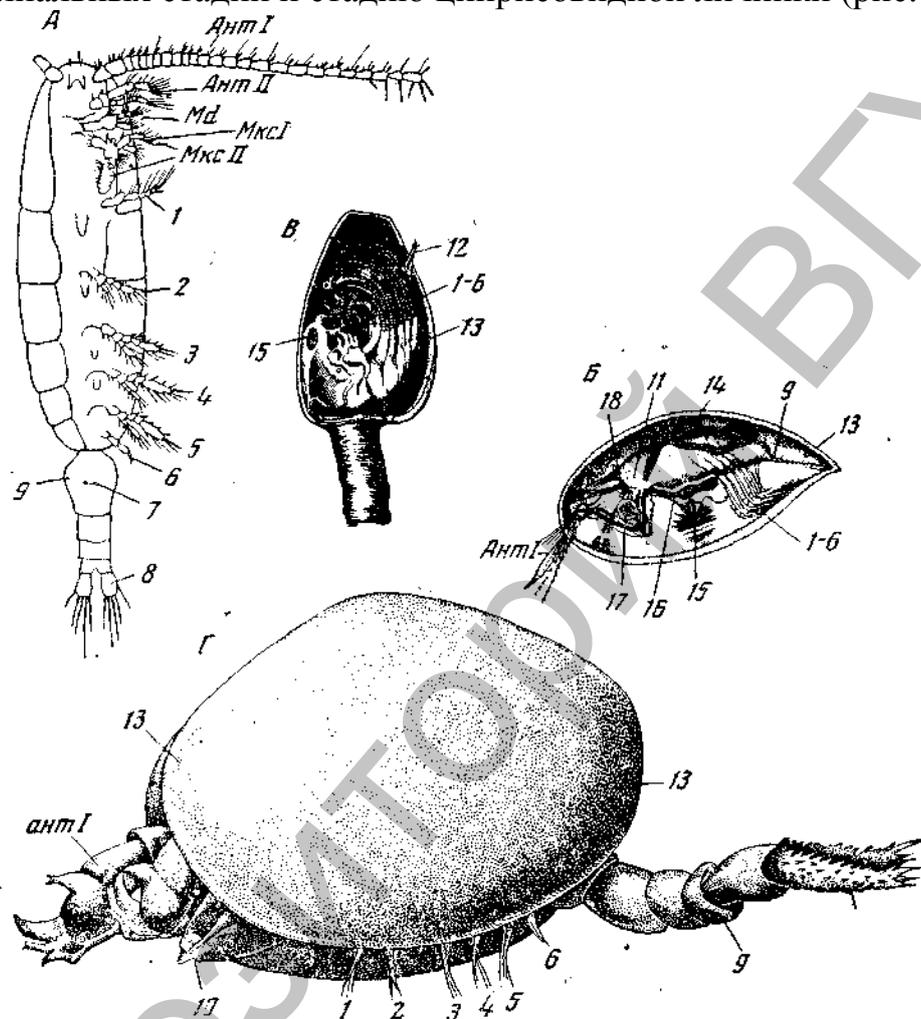


Рис. 49. Расчленение тела Соперодоидея

А – схема свободноживущего веслоногого (Соперода), самка, с брюшной стороны (из Kukenthal); Б – циприсовидная личинка *Lepas fascicularis* (Cirripedia) (из Mao Bride); В – *Lepas*, взрослая особь (по Ch. Darwin); Г – *Aecothorax ophiactenus*, самец (по В.Л. Вагину)

ант I – антенны первые; ант II – антенны вторые; мд – мандибулы; мкс I – максиллы первые; мкс II – максиллы вторые; 1–6 – торакальные конечности; 7 – половое отверстие; 8 – вилка; 9 – брюшко; 10 – ротовой конус *Ascothorax*; 11 – кишечник; 12 – пенис; 13 – раковина; 14 – раковинная (максиллярная) железа; 15 – мускул-аддуктор раковины; 16 – цементная железа; 17 – парные глаза; 18 – науплиальный глаз

У *Balanus crenatus* бывает от 6 до 8 предциприсовых стадий. Циприсовидная личинка наличием и формой двустворчатой раковины напоминает взрослых Ostracoda, однако состав тела из сегментов и

специализация конечностей отличны и напоминают веслоногих, а не остракод. Личинка усонюгих имеет 2 пары антенн, мандибулы, 2 пары максилл и 6 пар грудных ножек. Всего постантеннулярных конечностей 10 пар. Брюшко рудиментарно, и число вошедших в состав его сегментов определить нельзя. Такая личинка, поплавав, прикрепляется головой к субстрату, антенны при этом редуцируются, и прикрепленная к голове раковинная складка образует мантию, в которой у типичных усонюгих (рис. 49, В) и развиваются характерные для этих последних пластинки. Ротовые и грудные конечности у типичных форм (*Pedunculata* и *Operculata*) сохраняются полностью, у *Acrothoracica* число грудных уменьшено. Наконец у *Rhizocephala* (корнеголовых) никаких конечностей и вообще никаких следов метамерии у взрослого животного не остается.

Итак, неопределенно большое число сегментов груди мы находим только среди *Euphylloroda*. Во всех остальных рядах мы видим уменьшение и стабилизацию их числа, причем в различных рядах типичное число торакальных сегментов оказывается не совсем одинаковым: у *Cladocera* – 4–6, у *Copepoda*, *Mystacocarida*, *Cirripedia* и *Ascothoracida* – 6; то же число гипотетически можно приписать и *Branchiura*. Пять последних отрядов имеют много общего и могут быть объединены в один надотряд *Copepodoidea*; общим для них является сходное расчленение тела, а также торакальные конечности, построенные по двуветвистому, членистому типу,

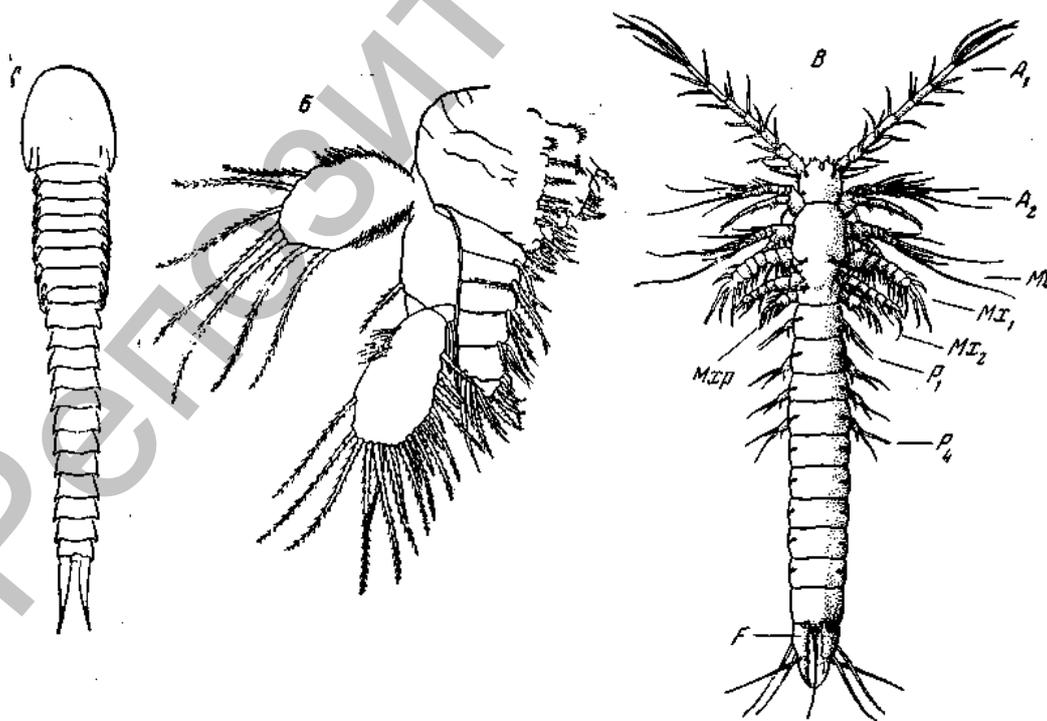


Рис. 50. Наружная морфология *Cephalocarida* и *Mystacocarida*

А, Б – *Hutchinsoniella macracantha* (Cephalocarida): А – вид с дорсальной стороны (конечности не врисованы); Б – одна из грудных конечностей (по Н. L. Sanders); В – *Delrocheilocaris gemanei* (Mystacocarida), вид с дорсальной стороны (по Delamare et Chappuis)

без жаберных и жевательных придатков. Исходное число торакальных конечностей для всех *Copepodoidea* равняется 6 парам; у *Cirripedia* и примитивных *Ascothoracida* они все специализированы одинаково, у *Copepoda* и *Mystacocarida* 1-я пара превращена в максиллипсды, а последняя у большинства копепод – в половые придатки, а у *Mystacocarida* – редуцирована. У *Branchiura*, если они принадлежат сюда, редуцированы и 1-я и последняя пары торакальных ног. Таким образом, в этих четырех отрядах состав груди, по-видимому, один и тот же, несколько различна лишь дифференцировка торакальных конечностей. *Ostracoda* и *Phyllopora* сильнее отличаются как от них, так и между собой.

7.3. Метамерия брюшка ракообразных

Что касается брюшка низших раков, то оно лишь в немногих случаях (часть *Phyllopora*, *Copepoda* и примитивных *Ascothoracida*) сохраняет метамерное строение. Уже у *Cladocera* среди *Phyllopora* и у некоторых *Copepoda* сегменты брюшка сливаются между собой и делаются неразличимы. У *Branchiura* брюшко становится рудиментарным. Укорочение ряда сегментов достигает своего предела среди паразитических усконогих у *Rhi-zocephala*; у них ципривидная личинка при метаморфозе сбрасывает путем автотомии весь грудной отдел вместе с рудиментарным брюшком, и взрослое животное развивается за счет одного головного отдела личинки.

Все *Copepodoidea* представляют ряд черт редукции, связанной либо с малыми размерами (*Copepoda*), либо с сидячим образом жизни (*Cirripedia*), либо с паразитизмом (*Branchiura*, *Ascothoracida*). Иногда два из этих факторов действуют одновременно, как в случае паразитических веслоногих и паразитических усконогих, и тогда получаются крайне видоизмененные и упрощенные формы. Лучше всего облик нормального ракообразного сохранили низшие представители *Ascothoracida* (рис.49, Г). Карапакс из всех низших раков отсутствует только у *Anostraca* и у *Copepoda*, и, если у первых отсутствие его является скорее первичным, у веслоногих оно, вероятно, вторично.

Брюшко низших раков представляет значительную аналогию с метасомой хелицерных: в обоих случаях мы имеем перед собой задние сегменты тела, утратившие свои конечности. Судьба этих образований также во многих случаях сходна: мы видим среди низших раков

тенденцию к редукции брюшка так же, как у хелицеровых – тенденцию к редукции метасомы, причем в обеих группах наблюдаются случаи полного исчезновения этих отделов. Наоборот, исчезновения задних сегментов мезосомы мы не видели ни у кого из хелицеровых, кроме пedomорфных Acariformes; точно так же и на торакальные сегменты низших раков редукция не распространяется, если не считать совершенно aberrантных Rhizocephala.

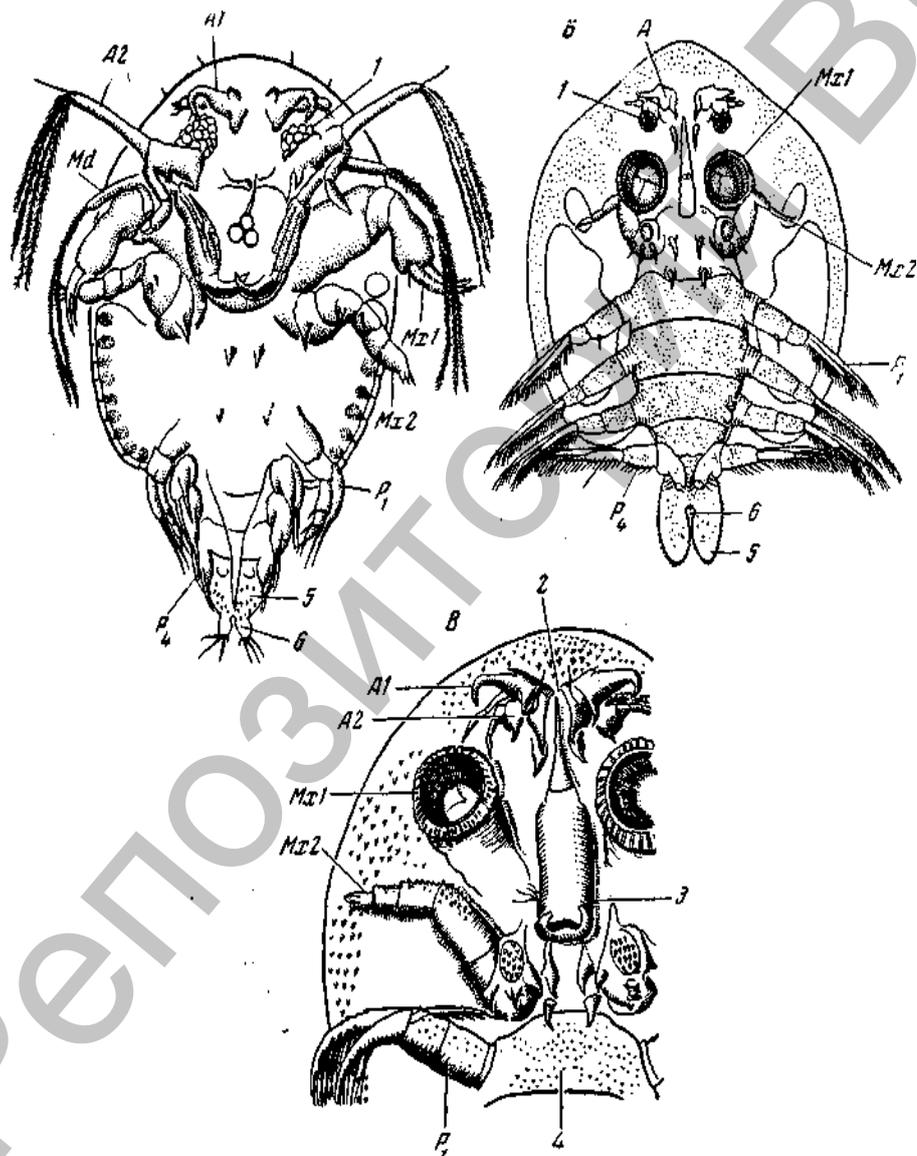


Рис. 51. Расчленение тела Branchiura

А – первая свободноплавающая личинка *Argulus japonicus*; Б–Б – *Argulus foliaceus*, взрослая самка (Б – передний конец, сильное увеличение) А, А1 – антеннулы; А2 – антенны; Мd – мандибулы; Мx1–Мx2 – максиллулы и максиллы; P₁ – первая пара

грудных ног; 1 – боковые глаза; 2 – стилет; 3 – хоботок с ротовым отверстием; 4 – стернит первого сегмента груди; 5 – брюшко; 6 – фурка (из Kaestner)

7.4. Метамерии высших ракообразных

Тогда как у низших раков число торакальных сегментов непостоянно и лишь стремится стабилизироваться на 6, у Malacostraca число это строго фиксировано и всегда равняется 8. Правда, из этих 8 сегментов 1–3 могут сливаться с головой, и тогда собственно грудь остается в составе 7–5 сегментов. Но во всяком случае, между максиллами II и первым сегментом брюшка всегда бывает вставлено 8 сегментов. Число сегментов брюшка у Malacostraca несколько менее постоянно: у громадного большинства их бывает 6, но у некоторых представителей наиболее примитивных отрядов их 7. Вероятно, это последнее число является исходным для всего подкласса.

Полное число сегментов брюшка (7) имеют прежде всего Leptostraca, хотя 7-й сегмент и у них всегда лишен конечностей. Далее, зародыши *Hemimysis* и *Lophogaster* (Mysidacea) также имеют 7 сегментов брюшка, причем 7-й сегмент имеет собственные мезодермальные сомиты и собственную пару ганглиев; в процессе развития 7-й сегмент сливается с 6-м: сливаются и ганглии, а ноги 6-го сегмента сдвигаются к заднему концу бывшего 7-го сегмента. Однако у *Lophogaster* сохраняются межсегментальная бороздка и следы неполного слияния обоих сегментов в строении мускулатуры. В надотряде Sycarida 7 сегментов брюшка имели представители верхнепалеозойского отряда.

Следы 7-го сегмента имеются и у низших Eucarida, в частности у *Nyctiphanes* (Euphausiacea). У громадного большинства современных Malacostraca 7-й сегмент брюшка бесследно утрачен: очевидно, он слился с предыдущим, 6-м, сегментом.

В силу изложенного общее число постантеннулярных сегментов у Malacostraca также оказывается постоянным и, за исключением упомянутых форм, для всех остальных равно 18.

Склонность к укорочению тела путем редукции задних сегментов, свойственная всем большим группам членистоногих, проявляется и среди Malacostraca, хотя не во всех отрядах этого подкласса.

Примитивные формы имеют хорошо развитое брюшко, несущее сильные плавательные конечности; таковы Euphausiacea (рис. 52, Д), наиболее примитивные из мизид (например, *Gnathophausia*), раки-кузнечики (Stomatopoda) (рис. 52, Ж) и некоторые другие. У равноногих (Isopoda) (рис. 52, В) брюшные конечности обычно выполняют дыхательную функцию, брюшко, как правило, редукции не подвергается. Наоборот, у большинства Mysidacea и еще больше у роющих Cumacea брюшко хотя и длинное, но уже груди, конечности его слабее грудных.

Особенно наглядный ряд последовательных стадий редукции брюшка представляют Decapoda. У *Macrura* брюшко большое, плеоподы хорошо развиты, у наиболее примитивных форм (*Natantia*) они являются плавательными ножками. У *Anomura* брюшко никогда не служит для локомоторных целей; однако у части *Anomura* оно еще велико, хотя подогнуто под грудь (*Galathaeidae*) или асимметрично, с сильно видоизмененными и частично редуцированными плеоподами. У *Hippidea* брюшко сильно сужено и без веера. Родственные отшельникам *Lithodidae*, с их коротким панцирем и подогнутым на брюшную сторону небольшим плоским абдоменом, вполне напоминают крабов.

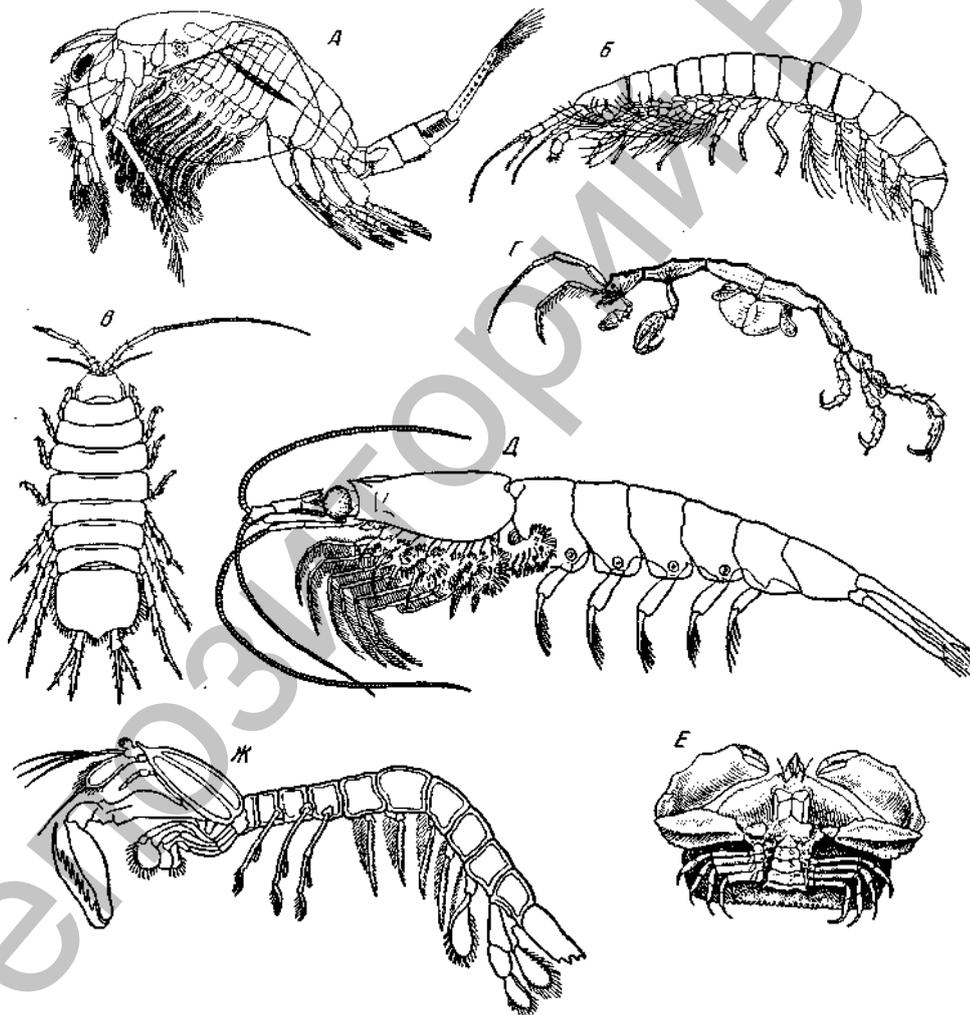


Рис. 52. Расчленение тела Malacostraca

А – *Paranebalia longipes* (Phyllocarida Leptostraca) (no Sars); Б – *Koonunga cursor* (Syncarida Anaspidaea) (no Sayce); В – *Asellus aquaticus* (Peracarida Isopoda Asellota) (no Sars); все тергиты брюшка слились в один пигидиальный щит; Г – *Caprella septentrionalis* (Peracarida Amphipoda. Laemodipoda) (из Гаевской); Д – *Meganyciophanes norvegica* (Eucarida Euphausiacea) (no Holt a Tattersall); Е – *Cryptopodia concava*, самец (Eucarida Decapoda Brachiura); Ж – *Squilla* sp. (Hoplocarida Stomatopoda) (no Calman)

У крабов (*Brachiura*, рис. 52, Е) панцирь, одевающий челюстегрудь, короткий и широкий, голова спрятана в вырезке под его передним краем, узкое брюшко подогнуто на брюшную сторону и так сплющено, что на общей форме тела его присутствие не отражается. Однако оно состоит из полного числа сегментов и несет у самца 1–2, у самки 4 пары плеопод. Последние малы и служат лишь половыми придатками. Для ходьбы служат 4 последние пары парейпод, тогда как 3 передние пары, как и у других *Decapoda*, превращены в челюстные ножки, 4-я – в мощные клешни. Крабы с их коротким, монолитным телом, 4 парами бегательных конечностей и хватательными клешнями обладают высшей степенью подвижности и наиболее сложным комплексом движений. В то же время укорочение тела и уменьшение числа локомоторных конечностей до наиболее эффективного минимума достигается у них не редукцией всех остальных сегментов, а резкой дифференцировкой как самих сегментов, так и их конечностей.

Исторически *Anomura* и *Brachiura* значительно моложе, чем *Macrura*. Последние известны с триаса, тогда как крабы и *Anomura* появились только в юре.

Более значительная редукция брюшка, доходящая до уменьшения числа его сегментов, встречается среди *Malacostraca* крайне редко. Примером может служить подотряд *Laemodipoda* среди бокоплавов (*Amphipoda*), к которому относятся *Squamidae* (китовые вши) и *Caprellidae* (рис. 52, Г). И те, и другие обладают нерасчлененным, рудиментарным брюшком.

Обратный процесс консолидации брюшка среди *Malacostraca* встречается у некоторых перакарид и заключается в слиянии сегментов брюшка с анальной лопастью и между собой, без уменьшения их размеров, с образованием пигидиального щита. Случаи слияния последнего сегмента брюшка с тельсоном встречаются во всех надотрядах *Malacostraca*, кроме *Phyllocarida*: среди *Syncarida* такое слияние происходит у всех *Bathynellacea*, среди *Pancarida* – у *Thermosbaena* (но не у *Monodella*), среди *Peracarida* – у всех *Tariaidacea*, *Isopoda*, *Spelaeogriphacea* и у немногих *Cumacea* и *Amphipoda*, среди *Hoplocarida* – у *Protosquilla*, среди *Eucarida* – у некоторых крабов. У некоторых *Tanaidacea* с тельсоном сливается не один, а несколько последних сегментов брюшка; дальше всего этот процесс пошел у *Agathotanaeis*, у которой все сегменты брюшка и даже последний сегмент груди покрываются общим пигидиальным щитом. Среди *Isopoda* наиболее законченная пигидизация встречается у *Valvifera* и большинства *Asellota*. Среди *Amphipoda* слияние брюшных сегментов друг с другом и с тельсоном хорошо выражено в сем. *Atylidae* и некоторых других.

Гетерономность конечностей, выражающаяся в чрезвычайном разнообразии строения, в связи с разделением труда между ними, достигает в

некоторых отрядах Malacostraca весьма высокой степени. Не вдаваясь в подробности этого вопроса, сошлемся на рис. 52, Ж, изображающий рака-кузнечика с его необыкновенным набором высокоспециализованных ножек.

7.5. Эволюция метамерии ракообразных

Итак, уже наиболее примитивным ракообразным и даже общему прототипу всех ракообразных свойственны два отклонения от гомономной метамерии: 1) слияние сегмента антенн II с головной лопастью для образования протоцефалона; 2) дифференцировка конечностей трех следующих сегментов в качестве пары мандибул и двух пар максилл, 3) всем ракообразным, кроме, может быть, Euphyllopoda Conchotraca, свойственна разбивка остального тела на две тагмы: грудь и брюшко. Всем примитивным ракообразным, кроме Euphyllopoda Anostraca, свойственны щит или раковина, образующиеся разрастанием тергитов головы и прикрывающие часть тела или даже все тело. Отсутствие такого щита или его гомологов у Soropoda и в некоторых группах Malacostraca (Syncarida, Tanaidacea, Amphipoda, Isopoda) является, вероятно, вторичным.

Дальнейшая эволюция метамерии сводится к следующим изменениям: 1) слияние трех челюстных сегментов с протоцефалом для образования сложной головы; процесс этот протекал независимо в различных отрядах и подклассах; 2) присоединение к голове 1, 2 или 3 следующих сегментов, конечности которых превращаются в челюстные ножки (Soropoda, Amphipoda и др.); у десятиногих раков с челюстным отделом головы сливается вся грудь; однако конечности первых грудных сегментов могут превращаться в челюстные ножки и без того, чтобы соответствующие сегменты сливались с челюстными сегментами (Stomatopoda); 3) уменьшение числа сегментов груди и стабилизация этого числа на 4, 5, 6 (низшие подклассы) или 8 (Malacostraca); 4) стабилизация числа сегментов брюшка; встречается у некоторых отрядов низших раков (например, у Soropoda) и составляет общее правило у Malacostraca; 5) прогрессивное уменьшение числа сегментов брюшка путем слияния и редукции; часто встречается в низших подклассах, где брюшко лишено конечностей, и лишь изредка – у Malacostraca (Amphipoda Laemodipoda); впрочем, 7-й сегмент брюшка, рано лишившийся конечностей, сливается с 6-м сегментом у громадного большинства Malacostraca; 6) уменьшение диаметра брюшка; свойственно многим низшим ракам и части Malacostraca (Mysidacea, Cumacea, высшие Decapoda); 7) подгибание брюшка на вентральную сторону, ведущее к созданию укороченной внешней формы тела без соответственного укорочения ряда сегментов тела (главным образом у Decapoda); 8) далеко идущая дифференциация конечностей; 9) слияние ряда сегментов, наблюдающееся, помимо головы, также в области груди и в области брюшка, в последнем случае иногда с образованием

пигидиального отдела (часть Isopoda и Tanaidacea); 10) у некоторых паразитических форм из отрядов Copepoda, Cirripedia и Isopoda постепенное исчезновение всех признаков метамерии, в том числе и конечностей.

Укороченная, компактная высокоинтегрированная форма тела достигается у ракообразных двумя различными путями: путем резкого уменьшения числа сегментов – у Ostracoda и Cladocera – и путем высокой степени дифференциации сегментов тела – у крабов. В обоих случаях мы имеем перед собой повышение специализованности животного по сравнению с примитивными, гомономнометамерными формами, вроде бранхиоподид. Но лишь во втором случае мы имеем перед собой не только повышение специализованности, но и повышение сложности, повышение уровня организации.

7.6. Вопросы для самоконтроля

1. Метамерное строение головы ракообразных.
2. Расчленение тела листоногих раков.
3. Расчленение тела ракушковых раков.
4. Расчленение тела копепод и усоногих раков.
5. Расчленение тела высших раков.
6. Гетерономность конечностей высших ракообразных.
7. Эволюция метамерии ракообразных.

ТЕМА 8

МЕТАМЕРИЯ МНОГОНОЖЕК И НАСЕКОМЫХ

8.1. Метамерия головы многоножек и насекомых

Наиболее примитивные членистоногие, обладают еще довольно гомономной метамерией. Отдельные черты гомономности разбросаны в четырех классах: *Symphyla*, *Diplopoda*, *Paucipoda* и *Chilopoda*, часто объединяемых в один надкласс многоножек (*Myriapoda*). Наоборот, представители класса насекомых отличаются высокой степенью гетерономности. Тело всех многоножек разбивается только на два отдела: голову и туловище. Последнее состоит часто из очень большого числа сегментов, из которых все или почти все несут по паре более или менее одинаковых конечностей. Сами сегменты в более примитивных случаях очень мало различаются между собой, так что разбивка туловища на более мелкие тагмы отсутствует или зачаточна. Благодаря этому некоторые многоножки по степени своей гомономности немногим уступают трилобитам и превосходят большинство ракообразных, со свойственным этим последним разделением туловища на грудь и брюшко. По внешнему облику, по скелету и мускулатуре туловища из всех истинных членистоногих многоножки больше всего еще напоминают червей. Однако по устройству своей головы они значительно менее примитивны, чем *Phyllopora*; в то же время они не уступают этим последним по степени специализации своих головных конечностей и далеко превосходят в этом отношении трилобитов.

Голова многоножек и насекомых представляет результат слияния акрона и четырех сегментов. Обычно она представляет собой монолитное образование почти без следов метамерного происхождения, если не считать наличия нескольких пар конечностей. Впрочем у некоторых многоножек максиллярные сегменты имеют еще обособленные стерниты, отсутствующие у большинства многоножек. У насекомых иногда сохраняются интерсегментальные швы на головной коробке, между тергитами составляющих ее сегментов. В частности, встречается шов на задней, а у *Thysanura* – и на передней границе максиллярного сегмента. У пермского *Dasyleptus brognarti* (Monura) были отграничены тергиты мандибулярного, максиллярного и лабиального сегментов. Стерниты челюстных сегментов, за исключением лабиального, входят в состав гифофаринкса. Таким образом, у низших членистоногих мы еще видим ряд стадий консолидации головы. Однако голова большинства стоит по степени своей интеграции и обособленности от туловища значительно выше, чем голова трилобитов и большинства ракообразных; к ним в этом

отношении приближаются, как мы видели выше, только бокоплав и равноногие.

Из всех многоножек наиболее примитивным набором головных конечностей обладают *Symphyla* (рис. 53), развитие которых к тому же хорошо изучено на примере *Hanseniella*. Голова их несет антенны и 4 пары постантеннулярных конечностей. Предантенн у зародыша *Hanseniella* нет, хотя соответствующие ганглии и целомические мешочки имеются. Первый из постантеннулярных сегментов, гомологичный по своему номеру сегменту антенн II ракообразных, снабжен у зародыша временными конечностями, которые затем редуцируются и исчезают. Ганглии этого сегмента – образуют тритоцеребрум. Редукция конечностей первого постантеннулярного сегмента – признак, общий для всех *Atelocerata*; этому признаку – отсутствию второй пары усиков – они обязаны и своим названием: *Atelocerata*, неполноусые. Сегмент антенн II обозначается несколькими различными именами: его называют и тритоцеребральным сегментом, и премандибулярным, и вставочным (интеркалярным). Второй постантеннулярный сегмент несет хорошо развитые конечности, представляющие собой жвалы, или мандибулы. Мандибулы *Atelocerata* построены в принципе по одному типу с мандибулами раков, и сходство между мандибулами отдельных представителей обоих стволов порой бывает весьма значительно. Конечности 3 и 4-го постантеннулярных сегментов представлены двумя парами максилл. Максиллы многих *Atelocerata* опять-таки очень сходны с максиллами ракообразных. Максиллы II у *Symphyla* и насекомых срастаются в непарный орган – нижнюю губу (*labium*). Следующий, 5-й, сегмент у *Symphyla* и насекомых является уже туловищным и несет ходильные ноги.

Итак, у *Symphyla*, *Chilopoda* и *Insecta*, мы находим те же головные сегменты и почти тот же набор конечностей, расположенных в той же последовательности, как и у раков. Это точное совпадение является важным признаком, несомненно, сближающим между собой обе группы и резко отличающим их от *Chelicerata*. R. Snodgrass (1938) на этом основании даже объединяет ракообразных, многоножек и насекомых в группу *Mandibulata* – жвалоносных.

Голова насекомых по своему составу не отличается от головы *Symphyla* и также несет антенны и конечности трех челюстных сегментов (рис. 53, Д); антенны отсутствуют у *Protura*, что является чертой вторичной. Конечности тритоцеребрального сегмента у взрослого насекомого обычно отсутствуют, а у некоторых насекомых отсутствуют даже и в развитии. У взрослых насекомых они сохранились в виде небольших бугорков у *Campodea*; аналогичные образования описаны также у *Machilis* и у одной кобылки. У зародышей некоторых насекомых встречаются и предантенны, у взрослого животного никогда не выраженные.

Голова Chilopoda несет те же конечности, что и голова Symphyla, но конечности первого туловищного сегмента Chilopoda превращены в мощные челюстные ноги, снабженные ядовитыми железами. Несущий их сегмент остается, однако, свободным и в состав головы не включается.

Голова Diplopoda и Paupoda отличается редукцией одной пары максилл. Считается, что у Diplopoda – это максиллы I, зачатки которых появляются в развитии некоторых форм, у прочих же выпали даже из развития. У Paupoda за сегментом максилл I идет так называемый шейный сегмент, лишенный конечностей даже в онтогенезе.

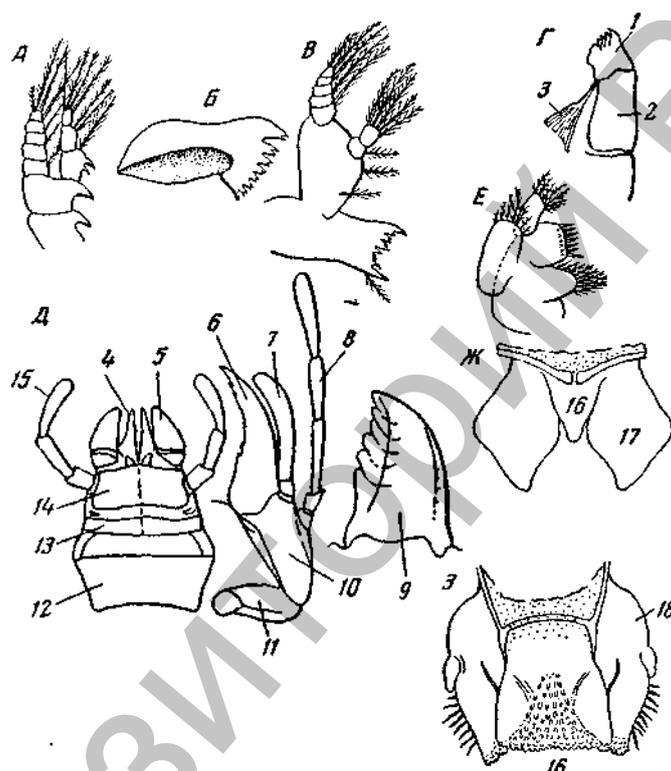


Рис. 53. Ротовые конечности Mandibulata

А – мандибула науплиуса Cirripedia; Б – то же взрослого Phyllopora; В – то же взрослого Copepoda Gymnoplea; Г – Symphyla; Д – ротовые органы *Gryllus* (Insecta Orthoptera); Е – максилла I личинки *Euphausia* (Crustacea Malacostraca Euphausiacea) (из Lang); Ж – гипофаринкс Crustacea Isopoda; З – гипофаринкс *Nesomachilis* (Insecta Thysanura) (из Snodgrass) 1 – дистальный членик мандибулы; 2 – проксимальный членик; 3 – мускул-аддуктор мандибулы; жевательные лопасти (galea и lacinia): 4–5 – максилл II; 6–7 – максилл I; 8 – щупик или телоподит максилл I (palpus maxillaris); 9 – мандибула; 10 – stipes; 11 – cardo максилл I; 12–13 – слившиеся cardines максилл II (submentum); 14 – слившиеся stipites максилл II (mentum); 15 – щупик или телоподит максилл II; 16 – lingua; 17 – paragnatha; 18 – superlinguae

8.2. Метамерия туловища многоножек

Число туловищных сегментов и степень постоянства этого числа у Atelocerata бывают весьма различны. Среди Chilopoda у

Geophilomorpha (рис. 54, А) число их колеблется от 39 до 177, у представителей различных родов Scolopendromorpha (рис. 54, Б) их бывает 25–27, тогда как у Lithobiomorpha (рис. 54, В) и Scutigermorpha (рис. 54, Г) число туловищных сегментов постоянное и равняется 19. Среди Diplopoda Proterandria Julidae имеют большое, но неопределенное число сегментов; анаморфоз и связанное с ним увеличение числа сегментов продолжают у них всю жизнь. В других семействах число сегментов уменьшается и фиксируется.

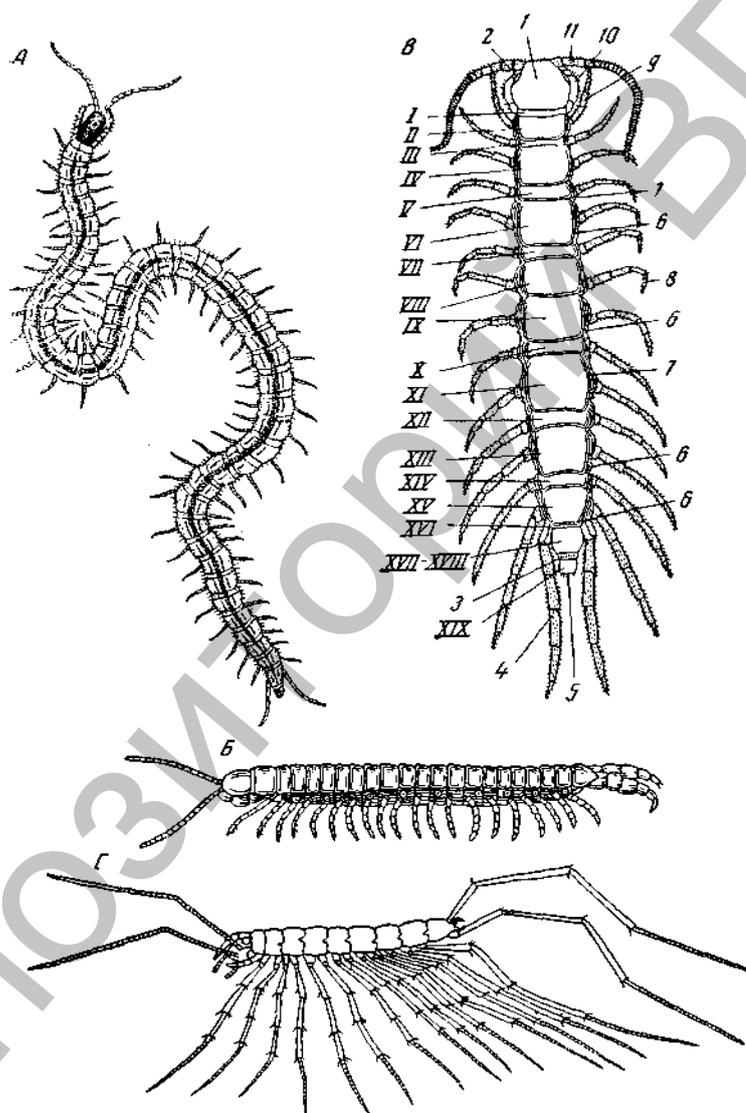


Рис. 54. Расчленение тела многоножек Chilopoda

А – *Pachimerium ferrugineum* (Ериморфа Geophilomorpha), в общем гомономная метамерия, но последняя пара ходильных ног увеличена, а половые сегменты изменены (по Attems); Б – *Sciripes amphieuris* (Ериморфа Scolopendromorpha); гомономная метамерия туловища нарушается только ритмическим расположением стигм; половые сегменты втянуты в сегмент последних ног (по Kohlrausch); В – *Lithobius forficatus* (Анаморфа Lithobiomorpha), вид со спинной стороны; резко выраженная анизотергия, хорошо видны половые сегменты: 1 – голова; 2 – глазное поле; 3 – глаза; с – глаза;

3 – полоска интерсегментарной кожи; 4 – нога XVI сегмента; 5 – анальное отверстие; 6 – стигмы; 7 – мягкая кутикула плевры; 8 – нога VIII сегмента; 9 – нога II сегмента; 10 – ногочелюсть; 11 – антенна; I–XIX – тергиты сегментов туловища (по А.В. Иванову); Г – *Scutigera* (Anamorphia Scutigeraomorpha) (схематически, по Koch) – анизотергия, доведенная до полного исчезновения микротергитов

Уменьшение числа сегментов идет путем укорочения развития, так как все Diplopoda анаморфны. Так, у большинства представителей семейства Chordeumidae (Proterandria) постоянное число сегментов 30, но у некоторых родов число их доходит до 32, у других спускается до 28 и даже 26. У Polydesmidae (Proterandria) обычно 20 сегментов, но у некоторых родов – 22. Среди Oniscomorpha (Opisthandria) различные роды имеют 14–16 сегментов, среди Pselaphognatha – 11–13. Иногда, в неволе, представители 20-сегментного вида проделывают лишнюю линьку и получают

21 сегмент (*Polydesmus illyricus*). В некоторых родах быстрее заканчивающие свое развитие самцы имеют на один сегмент меньше, чем самки (например, *Cylindrodesmus*); у Chordeumidae и Polydesmidae взрослые особи имеют под кожей, в области новообразования сегментов (т.е. впереди анальной лопасти), 1–4 пары зачаточных недоразвивающихся ножек. С. Attems (1926) считает это обстоятельство наилучшим доводом в пользу того, что пожизненный анаморфоз и большое число сегментов являются у Diplopoda признаками филогенетически-первичными (эпистатическими) и что сокращение и стандартизация числа сегментов совершаются путем прекращения анаморфоза с наступлением половой зрелости.

У Symphyla (рис. 55, А) имеются 14 туловищных сегментов, из которых последний слит с анальной лопастью; личинка вылупляется из яйца с 9 туловищными сегментами, остальные добавляются путем анаморфоза.

У Pauropoda (рис. 55, Б) – 11 туловищных сегментов (считая шейный) и независимая от них анальная лопасть. Личинка I возраста (рис. 55, В) имеет, так же, как и личинка Diplopoda, 3 пары ног и развивается путем анаморфоза. Три пары ног личинки *Pauropus* принадлежат 5, 6 и 7-му постантеннулярным сегментам и, таким образом, вполне гомологичны 3 парам ног насекомых. Легко допустить, что насекомые могли первоначально возникнуть путем распространения на взрослое животное шестиногости, которая уже была свойственна личинкам их многоногих предков, т.е. путем неотении. Напомним аналогичный способ возникновения шестиногих форм среди клещей (*Phytoptipalpus*, *Locustacarus*). В каждой из четырех групп Atelocerata, относимых к насекомым (Collembola, Gamphoidea, Protura, Thysanura вместе с Pterygota), этот процесс произошел, вероятно, независимо, как и в

различных группах клещей. Однако у насекомых возникновение шестиногости явилось одной из больших дорог эволюции и повело к возникновению крупных таксономических единиц, тогда как у клещей этого до сих пор не случилось и шестиногость свойственна, самое большее, отдельным семействам.

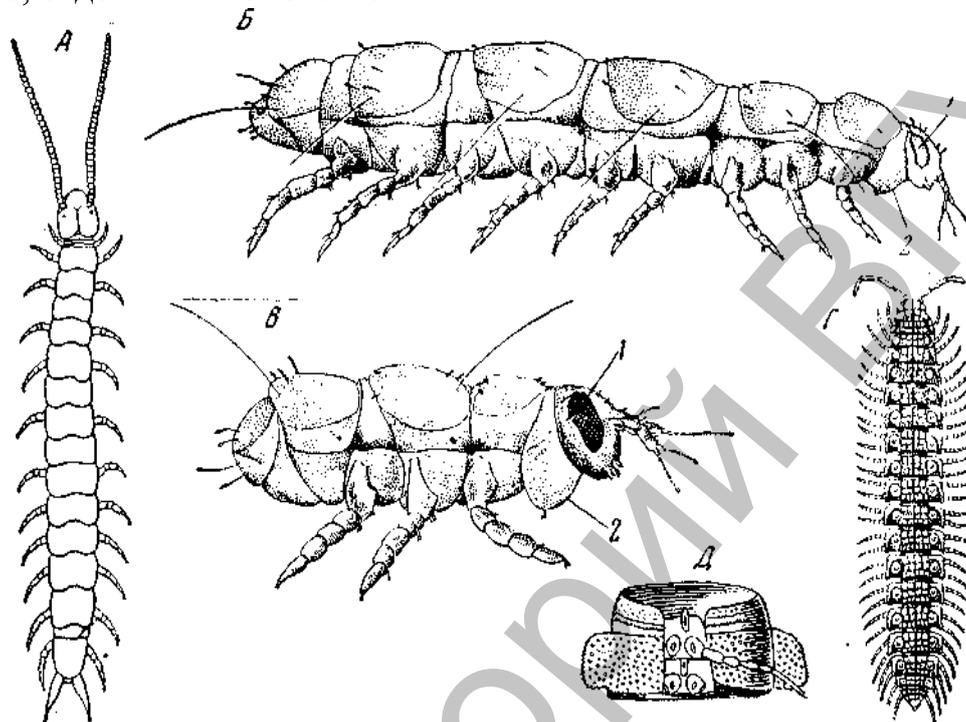


Рис. 55. Расчленение тела многоножек: Symphyla, Pauropoda, Diplopoda
 А – *Scolopendrella immaculata* (Symphyla) (из Snodgrass) – диплотергия; Б и В – *Pauropus silvaticus* (Pauropoda): Б – взрослое животное, вид сбоку – анизотергия, доведенная до полной редукции микротергитов; В – шестиногая личинка; ноги расположены на тех сегментах, на которых они расположены у насекомых (по Tiegs): 1 – «мнимые глаза» (pseudoculi) – своеобразный орган чувств, специфичный для Pauropoda и не имеющий ничего общего с глазами; 2 – шейный сегмент, по своему номеру гомологичный сегменту максилл II Symphyla, Ghilopoda и насекомых и лишенный конечностей; Г – *Polydesmus complanatus* (Diplopoda), со спинной стороны – диплоподия; Д – один диплосегмент *Pheacobius complanatus* (Diplopoda), с брюшной стороны; метазонит – с крыловидными придатками, оба стернита несут по медиальному бугорку (по Attems)

Для большинства насекомых характерно, так же, как и для Symphyla, наличие 14 туловищных сегментов. Среди низших насекомых единственное исключение составляют Collembola (рис. 56, Д), у которых их лишь 9, как у первой личиночной стадии Symphyla. Protura (рис. 56, А) – единственные насекомые, обладающие анаморфозом, хотя бы частичным. Личинка I возраста имеет 8 абдоминальных сегментов и тельсон, три остальных сегмента добавляются при трех первых линьках.

Мы видим, что типичное для Symphyla и насекомых число туловищных сегментов – 14 – характерно и для большинства современных

Malacostraca, тогда как Leptostraca и наиболее примитивные представители других надотрядов Malacostraca имеют по одному лишнему сегменту и, таким образом, по общему числу сегментов тела сходятся с примитивными Chelicerata – эвриптеридами и скорпионами. Эти совпадения послужили поводом для попыток выведения насекомых из ракообразных, сходных по числу сегментов с Malacostraca.

Вообще для членистоногих, так же, как и для всех метамерных животных, обладающих терминальным ростом, пожизненный анаморфоз и неопределенно большое число сегментов чисто морфологически являются бесспорно первичными. Исторически (филогенетически) эти явления также большей частью первичны, но историческая их первичность все же должна быть доказана для каждой группы животных в отдельности. Для членистоногих историческая первичность большого и неопределенного числа сегментов является по меньшей мере чрезвычайно вероятной. Впрочем, крайние случаи удлинения тела (*Polyartemia* среди Phyllopora и многие многоножки) исторически могут оказаться и вторичными. В частности, палеонтология не дает нам ни одной переходной формы, ведущей к насекомым, будь то от многоножек, от раков или от трилобитов. В силу этого вопрос о числе сегментов у предков насекомых остается пока открытым.

Уклонения от гомономной метамерии в туловище многоножек идут в двух направлениях: 1) региональная дифференцировка сегментов, ведущая к образованию зачаточных таги; 2) ритмическая дифференцировка сегментов, ведущая к возникновению метамерии 2-го порядка.

У Symphyla региональная дифференцировка сегментов почти отсутствует. В передней части туловища она выражается лишь в более слабом развитии 1-го сегмента и его конечностей, в заднем конце тела – в превращении последней пары конечностей в одночленистые церки, снабженные прядильными железами. В сем. Geophilellidae 1-й тергит и 1-я пара ног развиты хорошо, но styli и брюшные мешочки 1-го сегмента отсутствуют; в семействе Scutigereidae 1-й тергит рудиментарен, 1-я пара ног развита довольно хорошо; в семействе Scolopendrellidae 1-я пара ног вдвое короче 2-й; первый тергит рудиментарен.

У Paupoda шейный сегмент, по своему номеру гомологичный сегменту максилл II, в состав головы не вошел. Фактически он выглядит как первый туловищный сегмент. Конечностей шейный сегмент не имеет. Последний сегмент (XI) у Paupoda также лишен конечностей. У Diplopoda (рис. 55, Г) 1-й сегмент (гомолог шейного) совершенно лишен конечностей, лишен стигм, но тергит его и стернит сохраняются; 3 следующих сегмента диплопод имеют хорошо развитые конечности, но в отличие от всех последующих остаются простыми, не сливаясь попарно в

диплосегменты. Вследствие этого эти 3 сегмента вместе с 1-м сегментом противопоставляются остальному туловищу и обозначаются как грудь, остальные – как брюшко. В области брюшка все стерниты точно соответствуют по положению своим тергитам; в области груди стерниты обычно бывают значительно сдвинуты кпереди. Несмотря на эти отличия, противоположность между «грудью» и «брюшком» выражена у диплопод несравненно слабее, чем у ракообразных или насекомых, и в отношении *Diplopoda* можно говорить лишь о зачатках региональной специализации сегментов туловища.

Обращаемся к специализации абдоминальных конечностей диплопод. У *Pselaphognatha* ни одна пара не превращена в половые придатки.

У *Proterandria* одна, иногда обе пары ног 7-го абдоминального кольца превратились у самцов в гоноподии; иногда в качестве вспомогательных гоноподиев видоизменены также конечности 6 и 8-го колец. У *Opisthandria* гоноподиев нет, но самец имеет на заднем конце тела на 1–2 пары ног больше, чем самка, и эти так называемые телоподы служат для придерживания самки во время копуляции.

Таким образом, для всех классов многоножек описывается редукция 1-го туловищного сегмента; однако у *Symphyla* это действительно 1-й туловищный, у *Pauropoda* и *Diplopoda* «шейный» сегмент. Кроме того, у *Diplopoda* три первых настоящих туловищных сегмента несколько отличаются от последующих.

У *Symphyla* зона роста занимает необычное для *Articulata* положение, а именно – она лежит на переднем крае 2-го сзади сегмента тела; другими словами, последние 2 сегмента обособлены уже у личинки Г возраста и соответствуют 13 и 14-му туловищным сегментам взрослой формы;

к 13-му сегменту спереди примыкает 7-й. Все остальные сегменты (8–11-й), возникающие при анаморфозе, образуются один за другим за счет переднего края 13-го сегмента. Точно так же и у *Ghilopoda*, в частности у яванской сколопендры *Rhysida*, зона роста лежит перед 3-м с конца сегментом тела. У *Symphyla* два последних сегмента тела не носят рудиментарного характера, но 13-й (преанальный) обычно не отделен от 12-го, а последний, 14-й, – от анальной лопасти, образуя анальный сегмент. Анальный сегмент свойствен также и *Chilopoda*. Два предшествующих сегмента тела *Chilopoda* являются половыми, 2-й из них (предпоследний) несет половое отверстие; конечности генитального или прегенитального сегмента, или обоих бывают превращены в половые придатки. Все три задних сегмента по сравнению с сегментами ходильных ног резко сужены и у некоторых форм (например у *Scolopendromorpha*) втянуты в сегмент последних ног. Таким образом, у *Chilopoda* имеется хорошо обособленный

маленький половой отдел туловища, состоящий из трех сегментов. Благодаря незначительным размерам этого отдела его наличие мало отражается на общем гомономном облике представителей этого класса.

Метамерия 2-го порядка свойственна всем классам многоножек. Полностью она отсутствует лишь у части Chilopoda, а именно – у Geophilomorpha, у которых все снабженные ходильными ногами туловищные сегменты более или менее одинаковы между собой и все, начиная со 2-го сегмента до предпоследнего, несут по паре дыхалец.

Из Scolopendromorpha многие также имеют гомономные тергиты, но у всех ноги кзади становятся постепенно все длиннее, что является проявлением обычной аксиальной дифференцировки. Однако дыхальца из всех сколопендр только у *Plutonium* имеются на каждом сегменте (с 3 по 21-й). У всех остальных сколопендр дыхальца имеются не на каждом сегменте, а приблизительно через один, в сегментах 4, 6, 8, 9, 11, 13, 15, 17, 19, 21 и 23-м. Мало того, тергиты промежуточных сегментов, лишенных дыхалец (1, 2, 3, 5, 7, 10, 12, 14, 16-го), у некоторых сколопендр оказываются несколько короче остальных. У Lithobiomorpha и Scutigermorpha дыхальца развиты в тех же сегментах, в которых они сохраняются и у сколопендр, однако за исключением 8-го, т.е. в сегментах 2, 4, 6, 9, 11, 13 и 15-м. Впрочем, в 8-м сегменте дыхальца отсутствуют уже у некоторых сколопендр (рис. 54, Б). Наряду с этим у Lithobiomorpha (рис. 54, В) происходит дальнейшая дифференцировка тергитов: тергиты 1 (сегмента максиллипед), 3, 5, 7, 10, 12, 14 и 16-го сегментов сильно уменьшаются в размерах, тергиты 2, 4, 6, 8, 9, 11, 13 и 15-го – увеличиваются. Эта дифференцировка достигает своего максимума у Scutigermorpha, у которых нечетные тергиты – с 3-го по 7-й – и четные – с 10-го по 16-й – редуцируются совсем, так что на 15 пар ходильных ног остается всего 8 тергитов, которые являются общими для следующих туловищных сегментов: 2, 3–4, 5–6, 7–8, 9–10, 11–12, 13–14 и 15–16-го и принадлежат, в сущности, сегментам 2, 4, 6, 8, 9, 11, 13 и 15-му (рис. 54, Г). Остальные тергиты сохраняются в виде незначительных рудиментов.

Итак, у Lithobiomorpha, помимо обычной метамерии туловища, выражающейся во внешнем виде присутствием стернитов и ног, возникает метамерия 2-го порядка: каждая метамера 2-го порядка состоит из двух метамер 1-го порядка, из коих одна имеет дыхальца и большой тергит, а другая лишена дыхалец и имеет маленький тергит. При этом в передней половине тела микротергиты лежат впереди макротергитов, в задней половине – позади. Два срединных сегмента – 8 и 9-й – оба имеют макротергиты. Это ведет к возникновению плоскости неполной симметрии, проходящей перпендикулярно к продольной оси тела, между 8 и 9-м сегментами; этой симметрии подчиняются только тергиты, со 2-го по 16-й включительно, и дыхальца. Указанное обстоятельство

представляет значительное осложнение в плане метамерии *Lithobius*, в силу которого тело животного значительно выигрывает в целостности.

Изменение ритма анизотергии у *Lithobiomorpha* между 8 и 9-м сегментами туловища связано с различиями в способе развития: первые 8 сегментов закладываются, как известно, у зародыша; все остальные образуются путем анаморфоза. Если такая связь существует, сходное изменение ритма анизотергии, наблюдаемое у некоторых сколопендр, говорило бы о том, что их предки обладали таким же анаморфозом, как и современные *Lithobiomorpha*.

У *Scutigermorpha*, благодаря почти полной редукции микротергитов, происходит видимое упрощение общего плана метамерии, и начиная с 3–4-го туловищных сегментов вплоть до 15–16-го, мы наблюдаем однообразный ряд из метамер 2-го порядка, каждая с одним тергитом, одним; спинным дыхальцем, но, с двумя парами ног, двумя наборами стернальных элементов и т.д.

Ту форму сложной метамерии, которая свойственна *Lithobiomorpha* и, отчасти, сколопендрам, я обозначаю как ритмическую а н и з о т е р г и ю, или, более общо, как ритмическую а н и з о м е р и ю. Анизотергия – неравномерное развитие рядом лежащих тергитов – тесно связана у *Chilopoda* со строением их туловищной мускулатуры. Кроме коротких продольных мышц, соединяющих между собой тергиты соседних сегментов, *Scolopendromorpha* (в том числе и внешне гомономные виды) и все *Anamorpha* имеют также и длинные мышцы, соединяющие между собой тергиты сегментов, расположенных через один друг от друга. В результате те из тергитов, к которым прикрепляются эти длинные мышцы, развиваются в макротергиты.

Symphyla также обладают метамерией 2-го порядка, которая проявляется у них, однако, совершенно иначе, чем у *Chilopoda*. У *Geophilella* после сегментов, соответствующих всем парам ног, начиная с III до XII, вставлено по «безногому сегменту». История развития и внутренняя анатомия показывают, что по существу никаких, безногих сегментов у *Symphyla* нет, что в этой группе происходит удвоение по меньшей мере части тергитов, а в частности у *Geophilella* – всех тергитов, за исключением двух передних и двух задних. Удвоение тергитов вызвано у *Symphyla* соответствующим расчленением туловищной мускулатуры. У *Geophilella* мы наблюдаем наличие метамерии 2-го порядка на всем протяжении средней части туловища; однако здесь метамерами 2-го порядка являются обычные метамеры членистоногого; метамерия низшего порядка неполная и касается только тергитов и их мускулатуры. Этот вид сложной метамерии, в отличие от анизотергии *Chilopoda*; я обозначаю как д и п л о т е р г и ю – удвоение тергитов.

В сем. Scolopendrellidae удвоение тергитов имеет место в сегментах – 4, 6, 8, 10 и 12-м, т.е. только в четных сегментах, так что порядок метамерии еще более осложняется. В семействе Scutigereidae удвоение тергитов происходит только в четных сегментах передней части тела, т.е. в 4, 6 и 8-м; таким образом, метаметрия 2-го порядка приобретает региональный характер.

Среди Paupoda семейство Brachipauropodidae имеет почти столько же пар тергитов, сколько и сегментов (тергиты в этом семействе в виде редкого среди членистоногих исключения – парные, кроме непарного 10-го тергита, принадлежащего безногому, 10-му туловищному сегменту). Только шейный сегмент не имеет собственного тергита. У остальных Paupoda на 11 туловищных сегментах бывает всего 6 тергитов, расположенных на 1, 2, 4, 6, 8-м туловищных сегментах и на 10-м, безногом. Наоборот, стернальные и плевральные отделы хорошо развиты во всех сегментах. Таким образом возникает метамерия 2-го порядка, конвергентно близкая к таковой Scutigera. Подобно этой последней, метамерия

2-го порядка пауропод также является анизотергией, доведенной до полной редукции микротергитов.

Для хорошо дифференцированной туловищной мускулатуры Paupoda характерно наличие, в числе прочих, продольных мышц, идущих от одного макросегмента к другому, как это имеет место у высших Chilopoda. Подобно этим последним, Paupoda отличаются быстрыми и ловкими движениями; этому способствует и их укороченное тело.

Наиболее широко известна метаметрия 2-го порядка, наблюдаемая в классе Diplopoda и обычно обозначаемая как диплоподия. У Diplopoda все туловищные тергиты, начиная с тергитов 5 и 6-го сегментов, сливаются попарно между собой. В силу этого образуются двойные сегменты – д и п л о с е г м е н т ы. Каждый диплосегмент имеет единое тергитное кольцо, охватывающее спинную и боковые стороны сегмента и прерванное лишь на брюшной стороне (рис. 55, Д). В каждом кольце можно различить переднюю часть – протозонит – и заднюю – метазонит, которые соответствуют обоим слившимся тергитам. Следы слияния в разной мере сохранились у разных форм; у палеозойских диплопод (Archipolypodia) слияние часто неполное. Кроме тергитного кольца, каждый диплосегмент имеет два стернита. В некоторых семействах, например у Julidae (Proterandria), оба стернита каждого диплосегмента сливаются с его диплотергитом в одно сплошное кольцо.

Далее, каждый диплосегмент несет две пары стигм, две совершенно одинаковые пары ног и включает в себе две пары ганглиев брюшной нервной цепочки. Сердце в каждом диплосегменте имеет две пары остий; в

развитии каждого диплосегмента участвуют две пары целомических мешков. Следы шва на месте слияния протозонита и мета-зонита и сравнение с ископаемыми формами указывают на то, что тергитные кольца диплосегментов возникли у диплопод путем попарного слияния тергитов.

Итак, метамерия 2-го порядка необычайно широко распространена среди многоножек. Тенденция к созданию метамер 2-го порядка присуща всем классам, хотя почти в каждом из них проявляется различно. Однако во всех случаях к появлению метамерии 2-го порядка ведут изменения тергитов – их дифференцировка, расщепление или слияние. Мы видели, что эти изменения скелета тесно связаны с соответствующей перестройкой туловищной мускулатуры. Физиологически они, очевидно, связаны с изменениями способов передвижения. Особенно наглядна их связь с локомоторной функцией на примере Chilopoda: сколопендры с несколько укороченным телом и зачаточной дифференцировкой тергитов, несомненно, более ловки и подвижны, чем вполне гомономные геофилиды; литобииды с еще меньшим числом сегментов и чередующимися макро- и микротергитами бегают значительно искусней сколопендр, а скутигеры, у которых эволюция метамерии 2-го порядка завершилась исчезновением микротергитов, носятся с изумительной быстротой и ловкостью. Чрезвычайная подвижность скутигеров обусловлена всей их организацией – строением ног, глаз, трахей и т.д., но в том числе и особенностями их метамерии.

8.3. Метамерия туловища насекомых

Теперь перейдем к рассмотрению метамерии туловища насекомых. Характернейшей особенностью насекомых, в отличие от многоножек, является разбивка их туловища на два отдела, или тагмы: грудь и брюшко. Грудь всецело берет на себя локомоторную функцию: здесь сохраняются ноги (локомоторные конечности), и у высших насекомых (Pterygota) возникают крылья. Брюшко, наоборот, большей частью теряет все или почти все конечности; если же последние частично и сохраняются, они перестают активно участвовать в передвижении животного; они принимают на себя функцию половых придатков, органов чувств и т.п. или низводятся на степень простых рудиментов.

Исключение составляют главным образом брюшные ножки некоторых личинок, а во взрослом состоянии – вилка Collembola. Итак, грудь насекомого почти всецело берет на себя функцию передвижения. В силу этого мускулатура грудных сегментов усиливается, диаметр их увеличивается, наружный скелет осложняется. В сегментах брюшка, наоборот, мускулатура и скелет упрощаются; по толщине сегменты брюшка часто значительно уступают сегментам груди. У хорошо

летающих насекомых (Diptera, Hymenoptera) происходит все возрастающая консолидация груди, интеграция ее сегментов в одно сложное целое и одновременная дифференцировка сегментов брюшка, ведущая к резко выраженной гетерономности этого последнего. Таким образом, от почти гомономного, удлинённого туловища наиболее примитивных насекомых, еще напоминающего туловище многоножек, мы видим ряд переходов к высокогетерономному и интегрированному туловищу высших насекомых с мощной локомоторной грудью и компактным дифференцированным брюшком. Насекомые в современном объеме этого класса вряд ли являются монофилетической группой. Из Apterygota только Thysanura, несомненно, близки крылатым насекомым, тогда как Campodeoidea, Protura и, в особенности, Collembola занимают весьма обособленное положение. Возможно, что все они являются самостоятельными группами, наподобие Symphyla или Chilopoda.

Campodeoidea (рис. 56, Б, В) живут, подобно Symphyla, в почве и лесной подстилке. Грудные сегменты уже и здесь несколько отличаются от брюшных большим диаметром, более сложным скелетом, присутствием ходильных ног. 1-й сегмент груди несколько меньше остальных. Все сегменты груди подвижно сочленены между собой. Сегментов брюшка 11; 11-й сегмент рудиментарный, но несет пару церков; 8–10-й – тоже несколько меньше остальных; 1-й сегмент брюшка несет пару двучленистых рудиментарных ножек; 2–7-й сегменты несут придатки в виде неподвижно приросших коксоподитов, к каждому из которых прикрепляются по 1 грифельку (stylus) и по 2 брюшных мешочка, напоминающих грифельки и брюшные мешочки Symphyla. Грифельки, по мнению различных авторов, соответствуют или экзоподитам двуразветвленной конечности, или, что более вероятно, эпиподитам. Конечности половых сегментов редуцированы. Представители отряда Thysanura (рис. 57) в некоторых отношениях построены еще гомономнее; в частности, они имеют грифельки на всех сегментах брюшка – со 2-го по 9-й включительно; на 8 и 9-м сегментах имеются, кроме того, и половые придатки – гонапофизы (рис. 58), представляющие неотчлененные выросты коксоподитов.

У Machilidae (рис. 56, Г) грифельки имеются и на коксах двух задних пар грудных ног. Сравнительно хорошо развитый 11-й сегмент брюшка несет церки и сверх того – спинную медиальную нить. Гомономность тела несколько нарушается его веретеновидной формой, очевидно связанной с возросшей подвижностью и открытым образом жизни чешуйниц. Однако личинка еще не веретеновидна и очень гомономна. Веретеновидная форма тела обусловлена аксиальной дифференцировкой диаметра сегментов и не связана с глубокой перестройкой самих сегментов.

Таким образом, необходимая для обеспечения быстрых движений интеграция тела является у *Thysanura* значительно более поверхностной, чем та интеграция, которую мы увидим у высших насекомых. *Thysanura* известны с триаса, родственные им *Mopura* – с карбона.

Весьма гомономное строение и у представителей отряда Protura, имеющих три пары абдоминальных конечностей (рис. 56, А) – настоящих ножек. В семействе Eosentomidae все они двучленистые, у Acerentomidae по меньшей мере одна пара (третья) одночленистая. Особенности Protura, отличающие их от всех остальных насекомых, – сильное развитие анальной лопасти и расположение полового отверстия на заднем краю 11-го сегмента. Эти образования в некоторых группах Collembola могут подвергаться и редукции.

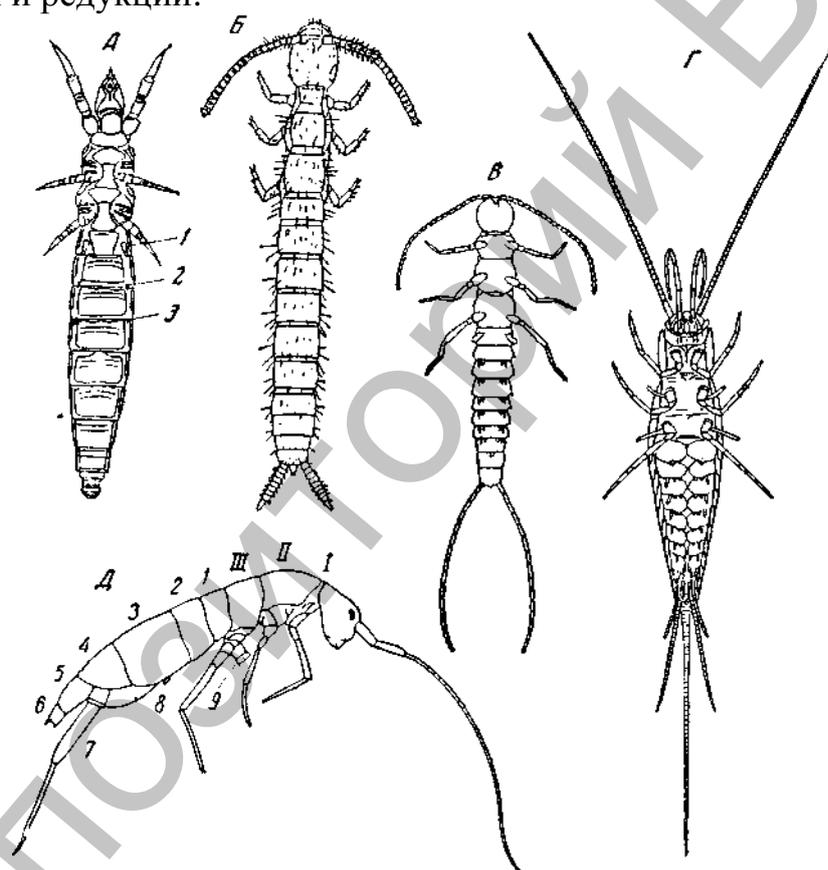


Рис. 56. Расчленение тела Insecta Apterygota

А – *Acerentomon doderoi* (Protura), с брюшной стороны: 1, 2, 3 – ножки первых трех сегментов брюшка (по Berlese); Б – *Anajaryx vesiculosus* (Campodeoidea) (по Silvestri); 11-й членик брюшка рудиментарен, но несет церки; между ними видна анальная лопасть; В – *Campodea staphylinus* (Campodeoidea) (по Tillyard); Г – *Machilis* sp. (Thysanura) (по Handlirsch); Д – *Tamocerus plumbeus* (Collembola) (по Willem): 1–6 – членики брюшка; 7 – вилка; 8 – зацепка; 9 – брюшная трубка; I, II, III – передне-, средне- и заднегрудь

Collembola (рис. 56, Д) имеют в строении и развитии ряд признаков, общих с *Diploroda* и *Symphyla* и отсутствующих у других насекомых. Как

мы видели выше, они имеют неполное число сегментов туловища, совпадающее с числом их у первой личинки *Symphyla*, до начала анаморфоза. Сегменты груди, как и у других *Arterygota*, не слиты между собою, однако они различной величины: 1-й из них обычно меньше всех, 2-й – больше всех. Сегменты брюшка также неравны между собой и несут 3 пары придатков: 1-й сегмент несет брюшную трубку (*tubus ventralis*), которая соответствует паре слившихся брюшных мешочков; 4-й сегмент несет прыгательную вилку (*furca*), образовавшуюся частичным слиянием пары конечностей; конечности 3-го сегмента иногда сохраняются в виде так называемой зацепки (*hamulus*).

Репозиторий ВГУ

при помощи вилки. Collembola отличаются очень большой древностью, так как вполне типичный их представитель – *Rhyniella praecursor* – известен из девона.

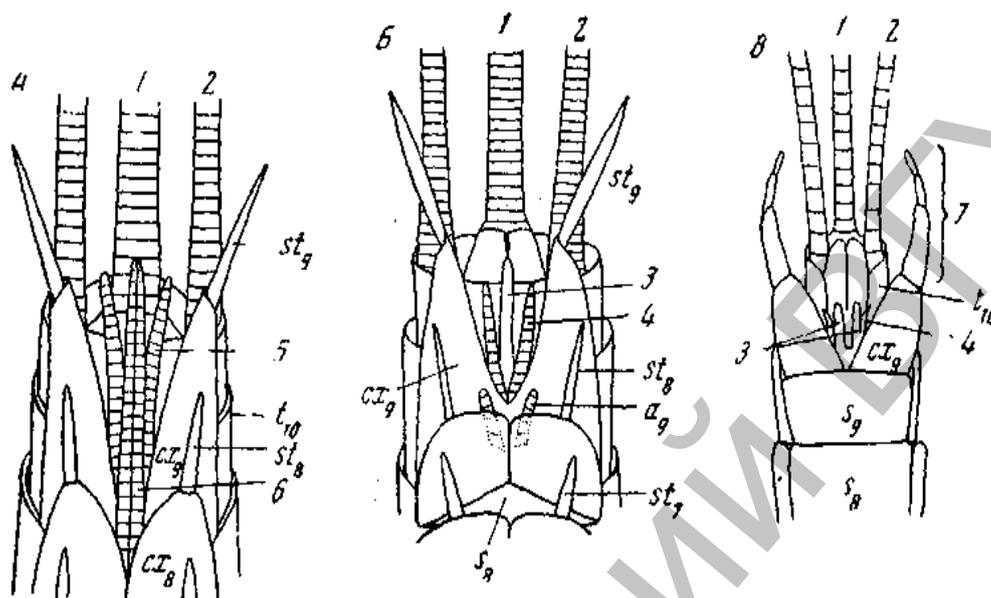


Рис. 58. Придатки заднего конца брюшка низших насекомых, вид с вентральной стороны

А – *Machilis* (Thysanura), самка; Б – *Machilis*, самец; В – поденка (Ephemeroidea), самец; все – схематически: 1 – непарная хвостовая нить; 2 – церки; 3 – пенис (парный у поденок); 4 – парамер; створки яйцеклада: 5 – наружные; 6 – внутренние; 7 – щипцы (claspers) самца; cx_8 – cx_9 – коксы 8-9-го сегментов, [sf_7 – st_9 – styli 7–9-го сегментов, s_8 и s_9 – стерниты 8–9-го сегментов; t_{10} – тергит 10-го сегмента (из Imms)

8.4. Возникновение крыльев у насекомых

У Pterygota роль груди как локомоторного отдела туловища усиливается благодаря возникновению двух пар крыльев. Насекомые являются единственными беспозвоночными и хронологически первыми животными, выработавшими активный полет. В отличие от крыльев летающих позвоночных, крылья насекомых не являются видоизмененными конечностями. Крылья расположены на 2 и 3-м сегментах груди, конечностями которых являются 2 и 3-я пары ног, и прикрепляются дорсальной места прикрепления этих последних. Они представляют собой складки покровов, подвижно сочлененные с тергитами передне- и среднегруди. Сочленение это построено очень сложно и позволяет крылу производить весьма разнообразные движения. Среди современных отрядов сочленение крыла проще всего устроено у поденок и стрекоз, неспособных складывать крылья плоско на спине, отводя их кзади. У палеозойских Palaeodictyoptera также и переднегрудь большей частью несла небольшие

крыловидные придатки (рис. 59), по месту своего прикрепления сходные с крыльями, однако соединявшиеся с грудью, по-видимому, неподвижно. Почти не подлежит сомнению, что эти «проторакальные крылья» являются действительными сериальными гомологами настоящих крыльев. Из современных насекомых боковые лопасти переднегруди, напоминающие зачатки крыльев, имеются у нимф термитов. У *Lepisma* (Thysanura), у Palaeodictyoptera, у некоторых тараканов, некоторых личинок жуков и других сегменты брюшка также снабжены плоскими боковыми выступами, представляющими складки покровов на границе между спинной и брюшной поверхностями (паранотальные выросты), напоминающими такие же выросты, или так называемые плевры трилобитов; встречаются они и в других классах членистоногих, в том числе и у сравнительно близких насекомым Symphyla. Ряд авторов считает паранотальные выступы брюшных сегментов насекомых сериальными гомологами крыльев. Другими словами, они считают крылья насекомых сильно разросшимися и приобретшими подвижность боковыми выступами грудных сегментов, первоначально сходными с такими же выступами брюшных сегментов. В пользу этой «паранотальной» теории происхождения крыльев говорит и сходство в расположении трахей в паранотальных выступах *Lepisma* с жилкованием зачатков крыла у примитивных форм, вроде поденок. Таким образом, сериальная гомология крыльев с широко распространенными среди низших насекомых боковыми выступами сегментов чрезвычайно вероятна. Крылья свойственны основной массе Pterygota и можно принять, что у всех тех представителей этого подкласса, которые в настоящее время лишены крыльев, отсутствие их является следствием вторичной редукции.

Какова могла быть первоначальная функция паранотальных выступов груди насекомых, способствовавшая их усовершенствованию и превращению в крылья? А.В. Мартынов и другие предполагают, что первоначально паранотальные выступы, неподвижно торчащие в стороны, служили для планирования при спуске с растений; однако, как замечает Ю.М. Залесский (1949), торчащие в стороны жесткие плоскости мало удобны для жизни в чаще растений. Б.Н. Шванвич (1949) полагает, что древнейшие крылатые насекомые взмахами подвижно сочлененных паранотальных выступов помогали себе при беге; он опирается на существование подвижно сочлененных паранотальных выступов, не служащих для полета, у клещей Oribatei (Acariformes), например у *Galumna*. Ю.М. Залесский считает, что паранотальные выступы груди первоначально служили в качестве органов для пассивного разноса насекомых ветром, что соответствует взглядам М.С. Гилярова о первоначальной расселительной функции полета. Так или иначе, по этому вопросу пока возможны лишь предварительные гипотезы.

Присутствие крыльев с их мощной мускулатурой вызывает дальнейшее усиление грудных сегментов и усложнение их мускулатуры. Однако у наиболее гомономных из Pterygota сегменты груди все еще полностью сохраняют свою морфологическую самостоятельность и взаимную независимость, еще очень сходны друг с другом по своему строению и сравнительно мало отличаются по своей толщине от сегментов брюшка. Естественно, что переднегрудь, лишенная крыльев, сильнее отличается от двух следующих сегментов, чем эти последние между собой. Среди современных насекомых сравнительно гомономное строение имеет, например, грудной отдел веснянок (Plecoptera, рис. 60).

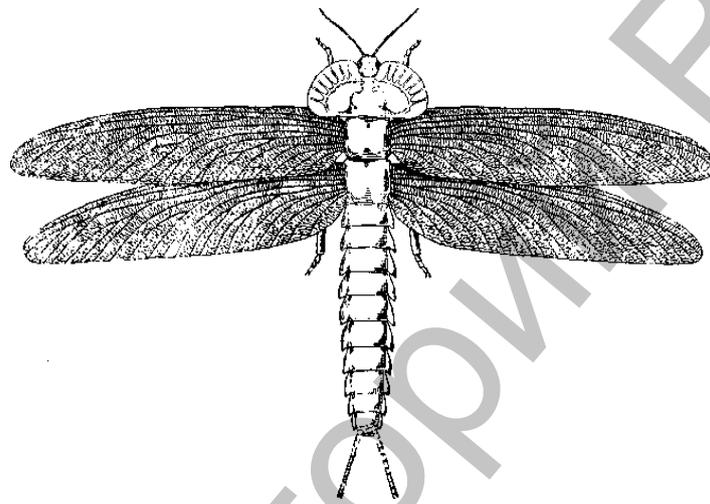


Рис. 59. Наружная анатомия *Stilbocrocis heeri* (Palaeodictyoptera)
Средний карбон. Реконструкция (по Handiirsch)

У более примитивных палеозойских Palaeodictyoptera, из которых некоторые обладали еще совершенно одинаковыми передними и задними крыльями, взаимное сходство в строении среднегруды и заднегруды было, вероятно, еще полнее. Как видно из рис. 60, уже у веснянок наружный скелет каждого из грудных сегментов усложняется в соответствии с усилением мускулатуры и распадается на большое число отдельных склеритов. Наружный скелет брюшных сегментов, наоборот, очень прост и состоит большей частью из простых тергитов и стернитов, без всяких дополнительных пластинок.

Свободные сочленения между всеми тремя сегментами груди, которые мы видим у веснянок, представляют среди современных Pterygota скорее исключение. В большинстве случаев происходит слияние среднегруды с заднегрудью (прямокрылые, тараканы, жуки и др.), а у лучших летунов к ним присоединяется и переднегрудь (двукрылые, часть перепончатокрылых, большинство бабочек, рис. 61, А). У многих перепончатокрылых и двукрылых к этому комплексу присоединяется и 1-й сегмент брюшка, сливающийся с грудью, так что подвижное сочленение

груди с брюшком приходится у этих форм на сочленение между 4 и 5-м туловищными сегментами. Таким образом, из метамерного образования грудь крылатых насекомых все более и более превращается в монолитную конструкцию, служащую гораздо более надежной опорой крыльям. При этом многочисленные склериты грудных сегментов испытывают сложные взаимные перемещения и в результате образуют мозаику, в которой их принадлежность к той или иной метамере часто может быть доказана лишь путем тщательного анализа. Впрочем, и у лучших летунов склериты груди сохраняют известную взаимную подвижность, обеспечиваемую рядом плевральных мышц, идущих от одного склерита к другому.

Создание мощной, монолитной груди, служащей местом прикрепления ног и крыльев и заключающей мускулатуру локомоторных органов, является одной из главных тенденций в эволюции метамерии у насекомых.

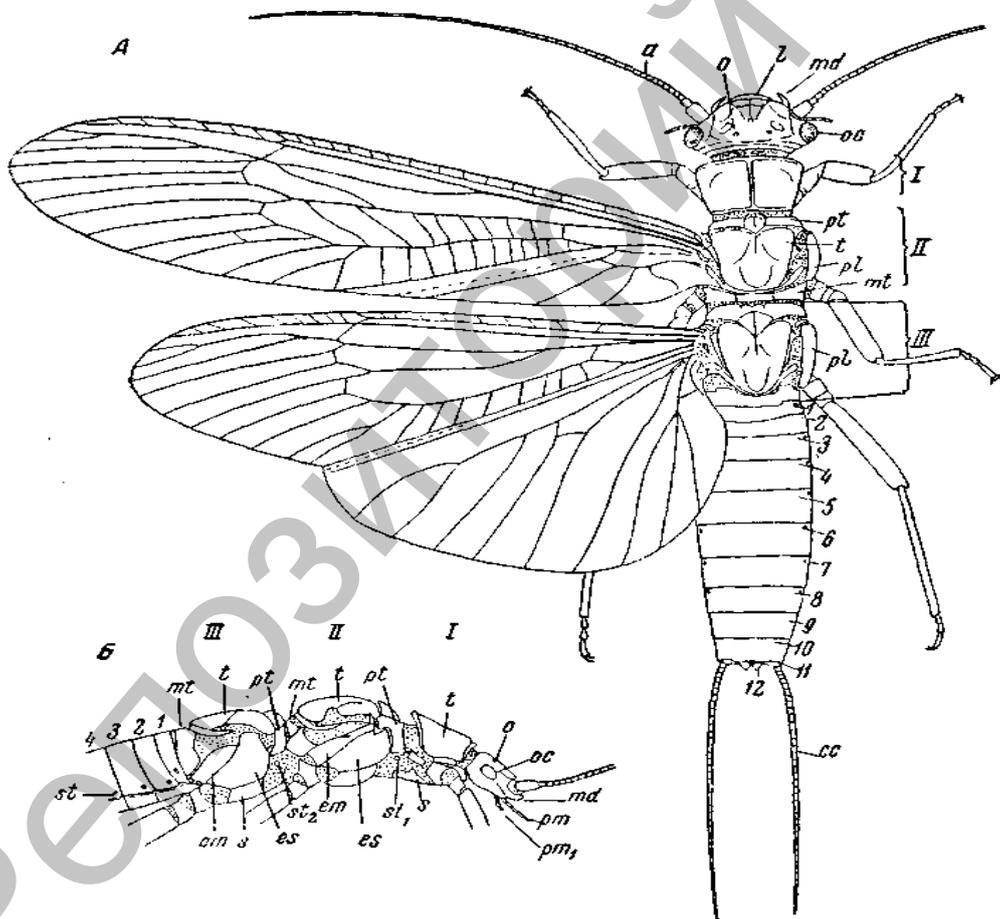


Рис. 60. Наружный скелет веснянки *Perla* sp. (Plecoptera) (схема)

А – со спинной стороны; Б – сбоку

I–III – сегменты груди; 1–11 – сегменты брюшка; 12 – анальная лопасть; *a* – антенна; *o* – глазки; *oc* – сложные глаза; *md* – мандибулы; *pt* – челюстной щупик, *pm* – губной щупик; *l* – верхняя губа; *t* – тергиты; *s* – стерниты; *pl* – плевриты; *pt* – претергит; *mt* – метатергит; *em* – эпимерит; *es* – эпистернит; *st* – дыхальца; *cc* – церки (хвостовые нити) (по Handlirsch)

Проявления этой тенденции в разных стволах насекомых несколько различны. Удельный вес отдельных сегментов груди в построении целого весьма зависит от степени развития и специализации соответствующей пары крыльев, а также и ног. Так, переход главной роли в полете к первой паре крыльев влечет за собой усиление среднегруди, как, например, у перепончатокрылых, двукрылых, бабочек, цикад и других. Переход главной роли к задним крыльям вызывает такое же усиление заднегруди, особенно ярко выраженное у *Strepsiptera*, но заметное и у жуков, особенно у жуков с укороченными надкрыльями, и у многих прямокрылых. У жуков передне-грудь сохраняет подвижное сочленение со среднегрудью и значительные размеры. В ряде случаев сильное развитие и значительная подвижность переднегруди бывают связаны с сильным развитием первой пары ног, как, например, у богомолов (*Mantodea*), у медведки (*Gryllotalpa* – отряд *Orthoptera*) и у многих других. Вообще наряду с основной тенденцией к консолидации всего грудного отдела во многих отдельных группах насекомых мы видим тенденцию к сохранению и усилению независимости переднегруди, причем явление это оказывается связанным с возникновением в отдельных случаях весьма различных приспособлений.

Потеря способности к полету и редукция крыльев распространены среди *Pterygota* весьма широко. Отсутствие крыльев характеризует собой целые отряды (вши – *Anoplura*, блохи – *Aphaniptera*), но отдельные бескрылые формы встречаются почти во всех отрядах насекомых, за исключением поденок, стрекоз, ручейников и немногих других. Редукция крыльев в примитивных группах может до некоторой степени вести к вторичному упрощению груди и уменьшению степени гетерономности туловища. Однако у высших форм это не всегда возможно, и бескрылые *Hymenoptera* (многие наездники, рабочие муравьи, *Mutillidae*) полностью сохраняют достигнутое в этом отряде сложное строение грудной коробки.

Три пары ног, свойственные насекомым, во многих случаях весьма сходны между собой и не нарушают гомономности грудного отдела. Однако очень часто отдельные пары ног специализуются в различных направлениях и принимают резко различное строение, так что гетерономность распространяется и на строение ног. У различных насекомых специализация отдельных пар ног бывает чрезвычайно разнообразна. В качестве примера достаточно напомнить хотя бы самца большого плавунца (*Dytiscus*), передние ноги которого снабжены присасывательными дисками, задние превращены в высокосовершенные плавательные конечности, тогда как средние сохраняют характер менее специализированных плавательных ног. Иногда наблюдается далеко идущая редукция отдельных пар ног, как, например, редукция первой пары ног у бабочек-нимфалид. Полная редукция грудных ног и связанная с ней вторичная гомономность туловища, как правило, встречается лишь у

некоторых личинок *Holometabola* и немногих неотенических форм (самки *Strepsiptera*, самки бабочек-мешочниц сем. *Psychidae*).

8.5. Особенности строения брюшка у крылатых насекомых

Брюшко взрослых *Pterygota* никогда не несет конечностей ни на одном из прегенитальных сегментов. Но 8 и 9-й сегменты нередко несут гоноподы, а 11-й – церки. Церки являются несомненными конечностями. Женские гоноподы образуют яйцеклад у *Thysanura*, у прямокрылых (*Orthoptera*), у части стрекоз (*Odonata*), у трипсов (*Thysanoptera*), *Homoptera* (*Rhynchota*) и у перепончатокрылых (*Hymenoptera*); у части последних яйцеклад превращен в жало. У самцов элементы конечностей 8 и 9-го сегментов входят в состав их часто очень сложного совокупительного аппарата.

Личинки многих *Pterygota* имеют парные абдоминальные придатки. Из них, вероятно, конечностями являются так называемые ложные ножки гусениц, но, очевидно, также и брюшные жаберные придатки личинок поденок (например, *Ephemera*) и вислокрылок (*Sialis* – отряд *Neuroptera*). Брюшные придатки многих других личинок в морфологическом отношении еще не расшифрованы.

Брюшко *Palaeodictyoptera* (рис. 59) состояло из полного числа – 11 – сегментов, более или менее равных между собой, подвижно сочлененных друг с другом и с заднегрудью, причем 1-й сегмент брюшка соединялся с этой последней широким основанием; 8 и 9-й сегменты несли гонапофизы, 11-й – церки. Почти столь же гомономная сегментация брюшка наблюдается и в некоторых из более примитивных современных отрядов, например у поденок (*Ephemeroidea*), веснянок (*Plecoptera*) и у других, хотя 11-й сегмент, несколько недоразвитый и у *Palaeodictyoptera*, редуцирован у современных форм еще сильнее. Изменения брюшка совершаются в нескольких направлениях: 1) 1-й сегмент брюшка, как мы видели, нередко входит в состав грудной коробки и утрачивает самостоятельность; это бывает и в низших отрядах, например у палочников – *Phasmatodea*, но чаще у *Holometabola* (рис. 61, В); у перепончатокрылых, начиная с наездников, 1-й сегмент брюшка включается в состав груди, второй же, а у муравьев иногда и третий, образует узкий стебелек с подвижными сочленениями; все это придает их брюшку большую подвижность, необходимую для работы жала; 2) в некоторых группах происходит редукция склеритов 1-го брюшного сегмента, без слияния их с заднегрудью; у жуков (*Coleoptera*) бывает рудиментарен или отсутствует не только стернит 1-го, но иногда и стернит 2-го брюшного сегмента (тергиты брюшка у большинства жуков вообще

слабо хитинизованы); 3) на заднем конце брюшка также происходит редукция или слияние ряда сегментов; прежде всего редуцируется 11-й сегмент, затем нередко 10-й; 9-й полностью отсутствует реже.

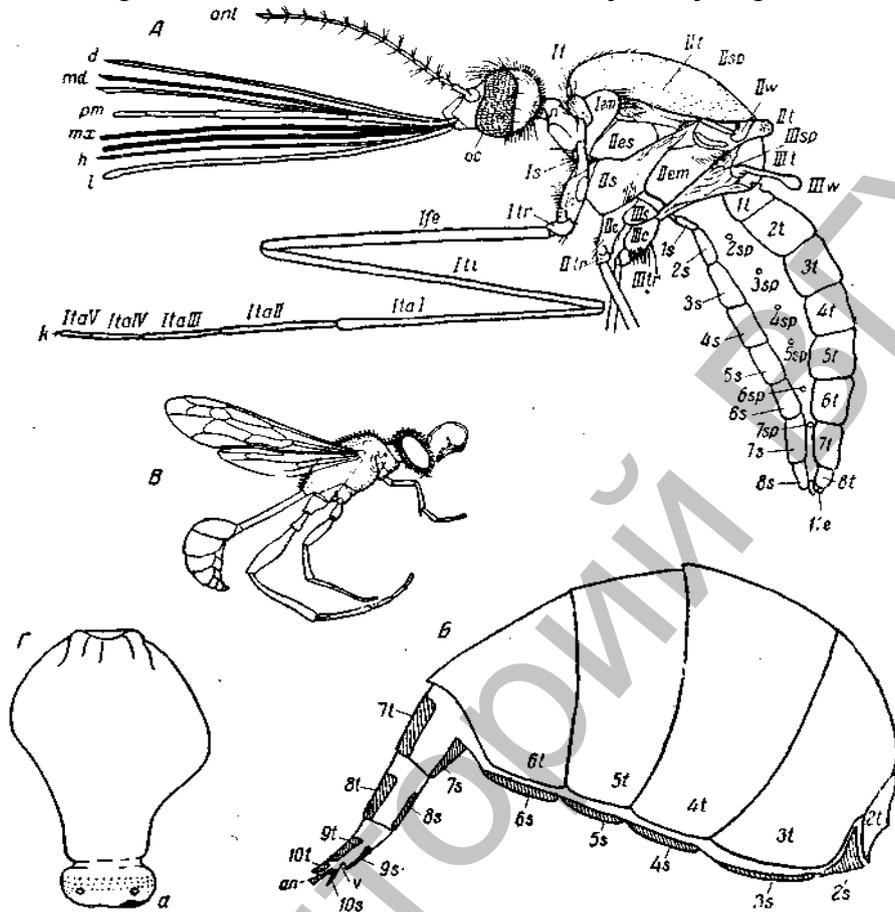


Рис. 61. Наружное расчленение высших насекомых

A – *Anopheles bifurcatus* (Diptera Nematocera), самка сбоку: *ant* – антенна; *d* – верхняя губа; *h* – гифофаринкс; *md* – мандибулы; *mx* – максиллы; *n* – шейный склерит; I–III – передне-, средне- и заднегрудь; *sp* – дыхальца; IIw – крыло; IIIw – жужжальце; 1–8 – сегменты брюшка; *Ile* – церки; части ноги: *c* – тазик (соха); *tr* – вертлуг (trochateur); *fe* – бедро (femur); *ti* – голень (tibia); *ta* – I–V – членики лапки (tarsus); *k* – коготки; остальные обозначения см. предыдущий рисунок (по Martini); Б – *Calliphora* (Diptera Cyclorhapha), брюшко самки сбоку, склериты 1-го абдоминального сегмента не выражены; последние сегменты (7–10) превращены в яйцеклад и могут полностью втягиваться в передние; *an* – задний проход; *v* – половое отверстие (по Berlese); В – *Pelopeus* (Hymenoptera Aculeata), сбоку. Длинный стебелек брюшка образован вторым абдоминальным сегментом, 1-й абдоминальный сегмент вошел в состав груди (по Berlese); Г – *Ascodipteron phyllorrhinae* (Diptera Cyclorhapha Streblidae), самка; внутрикожный паразит летучих мышей, утративший всякие следы наружного расчленения: *a* – анальная область (по Adensammer)

Очень часто даже Holometabola имеют 10 сегментов брюшка, из которых снаружи бывают видимы чаще всего лишь 8 сегментов, тогда как 9 и 10-й сильно изменены, рудиментарны и иногда втянуты в предшествующие сегменты. В ряде случаев число видимых снаружи

сегментов брюшка уменьшается еще более. Так, у самок высших, мускоидных мух (например у *Calliphora*; рис. 61, Б) последние сегменты брюшка – от 7 до 10-го – сильно сужены и образуют яйцеклад, который в состоянии покоя бывает втянут внутрь широкой части брюшка самки. Видимыми снаружи оказываются лишь 5 сегментов. Этим путем создается резкая гетерономность брюшка, ведущая к видимому укорочению тела – вполне достаточному для обеспечения ловкости и быстроты полета. Аналогичное строение имеет брюшко у самок жуков-усачей (сем. *Cerambycidae*) и в сем. *Chrysididae* среди перепончатокрылых; у последних остается всего 4, 3 или даже 2 видимых снаружи сегмента; 1-й слит с грудью, задние сужены и втягиваются внутрь передней части брюшка.

Наиболее общее значение имеют процессы, идущие на заднем конце брюшка насекомых: полная редукция сегментов или резкое уменьшение их диаметра, сопровождаемое втягиванием суженных сегментов внутрь передней части брюшка. Эти процессы ведут к укорочению брюшка, иногда действительному (полная редукция сегментов), иногда кажущемуся (втягивание сегментов внутрь брюшка). Эти процессы представляют проявление общей всем классам членистоногих тенденции к укорочению и максимальной интеграции метамерного тела. Однако в отличие от большинства других членистоногих, насекомые достигают укорочения тела не столько путем полного утрачивания сегментов, сколько путем их слияния между собой. Редукция сегментов затрагивает их скелет и мускулатуру, тогда как история развития и внутреннее строение брюшной нервной цепочки обычно указывают на наличие по-прежнему 11 сегментов. Таким образом, основной метод укорочения тела у насекомых заключается не в олигомеризации числа сегментов, как у хелицеровых, ракообразных или многоножек, а в их интеграции в единое целое. Не подлежит сомнению, что этот второй путь значительно более способствует повышению уровня организации животного, чем простое выпадение сегментов.

Любопытно, что среди насекомых, так же, как и среди ракообразных, паразитизм может в отдельных случаях вести к почти полной утрате видимой метамерии. Пример такого рода (рис. 61, Г) представляет взрослая самка паразитирующей на летучих мышах аберрантной мухи *Ascodipteron* (сем. *Streblidae*).

8.6. Вопросы для самоконтроля

1. Строение головы многоножек и насекомых.
2. Расчленение и метамерия тела многоножек.
3. Расчленение и метамерия тела низших насекомых.
4. Расчленение и метамерия тела высших насекомых.
5. Строение конечностей многоножек и насекомых.

6. Особенности строения грудного отдела насекомых в связи с полетом.
7. Эволюция метамерии насекомых.

Репозиторий ВГУ

ТЕМА 9

ДИССИММЕТРИЯ У ПЕРВИЧНОРОТЫХ

9.1. Предварительные замечания

При рассмотрении симметрии простейших и Metazoa мы видели, что в каждой большой группе животных одним из основных правил развития плана строения является постепенное его обеднение элементами симметрии. У Coelenterata сохраняется, по меньшей мере, одна плоскость симметрии. Простейшие на этом не останавливаются и последней ступенью развития у них является вторичное отсутствие симметрии (диссимметрия). Проявления диссимметрии мы находим и у высших двусторонне-симметричных животных, в частности, в группе Protostomia, которую мы в этой главе пока только и рассматриваем.

Двусторонняя симметрия, как и все формы симметрии, имеет определенное физиологическое и экологическое значение. Она необходима при быстром поступательном движении. Поэтому резкие нарушения симметрии внешних очертаний возможны только у неподвижных или медленно движущихся животных: у сидячих форм, паразитов, или таких медленно ползающих животных, как улитки. Впрочем, орган движения – нога – и у этих последних строго симметричен. Мы говорим, что диссимметрия возможна у таких форм в том смысле, что она не причиняет им неудобства при движении; но тем не менее огромное количество медленно ползающих или неподвижных форм сохраняет строгую двустороннюю симметрию. Достаточно напомнить о большинстве пластинчатожаберных моллюсков, усоногих раков, плеченогих и пр. У быстро движущихся животных симметрия наружных очертаний обычно сохраняется даже в том случае, если морфологически они оказываются диссимметричными, как мы увидим ниже на многих примерах.

Симметрия внутренних органов, часто несущественная с точки зрения локомоторной функции, нарушается гораздо чаще и легче. Однако и здесь диссимметрия проявляется не во всех группах Bilateria, и вообще она распространена очень неравномерно. В примитивных группах, непосредственно связанных с Radialia, всякая диссимметрия встречается особенно редко. В большинстве классов Protostomia мы встречаем лишь разнообразные и разрозненные проявления диссимметрии, и лишь в классе Gastropoda она стала одной из основных тенденций развития.

9.2. Проявления диссимметрии у червей

Первые проявления диссимметрии мы встречаем уже у плоских червей, в особенности в строении внутренних органов. Диссимметрия

проявляется у них в строении полового аппарата в виде отсутствия половых желез какой-либо стороны, асимметричного расположения самих половых желез, половых протоков, придаточных органов и т.п. Встречаются мелкие неточности симметрии и в форме кишечника, в его ветвлениях и т.п. Правда, диссимметрия почти полностью отсутствует у наиболее примитивных платод – Acoela и Polyclada. Зато она свойственна очень многим Alloeocoela, Triclada, едва ли не всем Rhabdocoela и всем сосальщикам и лентецам. У ряда цестод, как, например, у Cyclophyllidea с их латерально лежащими половыми отверстиями, диссимметрия полового аппарата сказывается уже и на внешнем виде животного; то же мы наблюдаем и у некоторых Digenea, например, у *Myotitrema asymmetrica*.

Digenea дают много наглядных примеров двух способов возникновения диссимметрии внутренних органов: 1) путем сдвига с места (диссимметрия расположения семенников) и 2) путем дифференциации парных органов, в частности редукции одного из них (единственный яичник).

Среди Gastrotricha в сем. Thaumastodermatidae непарными являются как яичники, так и семенники (развиты только на правой стороне), у Lepidodasyidae – непарные яичники. У нематод мы постоянно встречаем асимметричное расположение их парных или непарных трубковидных гонад, свернутых в комок, часто сдвигающих из симметричного положения и кишечника. Этот случай представляет пример того очень распространенного типа асимметрии расположения, когда какой-либо длинный орган, нередко сам по себе симметричный, бывает заключен в более короткое вместилище, в котором и образует вынужденные и неизбежно асимметричные изгибы. Другие примеры того же типа асимметрии представляют: расположение трубчатой матки Digenea и части цестод, изгибы хобота немертин (особенно укороченных форм вроде *Malacobdella* из отряда Bdellonemertini), изгибы кишечника у полихеты *Sternaspis* (Drilomorpha), у эхиурид, сипункулид и многих моллюсков, изгибы кишечника, мальпигиевых сосудов насекомых и т.д.

Помимо этого, у нематод встречаются случаи асимметрии в спикулах совокупительного аппарата самца (например, в отряде Filariata), в строении боковых линий у *Trichocephalus*, в наружных придатках кутикулы у *Bunonema* и т.п. – ряд отдельных проявлений асимметрии в различных органах и аппаратах.

Среди коловраток, помимо различных мелких неточностей в симметрии полового аппарата и кишечника, наблюдается довольно значительная асимметрия в строении ноги в семействе Rattulidae.

Немертины и блуждающие полихеты, группы, непосредственно выводящиеся из радиального прототипа, почти не дают примеров диссимметрии, по крайней мере в наружном строении; в этом отношении они сходны с низшими турбелляриями, Acoela и Polyclada. У немертин все

же встречается некоторая диссимметрия нефридиев и церебральных органов, например у *Tubulanus* (Palaeonemertini), а у некоторых блуждающих полихет – асимметрия глоточного аппарата. Асимметрия его связана с тем, что при схватывании добычи челюстная пластинка одной стороны входит в зазор между двумя такими же пластинками другой стороны (например, в сем. Eunicidae). У сидячих полихет, особенно среди Serpulimorpha, появляется диссимметрия в наружном строении ряда органов: расположение щупальцевого аппарата по винтовой линии (*Spirographis*), несимметрическое развитие крышечки (operculum) у Serpulidae, несимметрический ход продольной мерцательной бороздки туловища во всем отряде и т.п.

Олигохеты и пиявки отличаются сравнительно совершенной симметрией. Однако у олигохет наблюдаются случаи неодинакового числа и неодинакового расположения нефридиев правой и левой сторон, изредка – диссимметрия в строении полового аппарата и т.д.

9.3. Проявления диссимметрии у членистоногих

Среди Arthropoda проявления диссимметрии как во внутреннем строении, так и в наружном, многочисленны, в особенности в классах Crustacea и Insecta. Наоборот, среди трилобитов, пантопод, хелицероных³ и многоножек диссимметрия встречается редко. У насекомых часто встречаются мелкие нарушения симметрии, например, в строении мандибул (рис. 62, А), где они имеют тот же смысл, что и у Eunicidae – коаптация обеих мандибул к совместной работе. Существуют также случаи диссимметрии в строении мужских совокупительных органов у многих жуков, и т.д. По существу более значительную, хотя внешне мало заметную диссимметрию представляет задний конец брюшка самцов многих двукрылых, у которых два последних сегмента тотчас после выхода из куколки испытывают поворот вокруг продольной оси на 180°, так что их тергиты оказываются на брюшной стороне, а стерниты – на спинной. Диссимметричен конец брюшка у самцов водяного клопа *Corixa*, у самцов эмбий (Embioidea), у постельного клопа (*Cimex*) (рис. 62, 5); у последнего диссимметрия вызвана асимметрией симбиотического органа⁴.

³ У некоторых перьевых клещей (надсемейство Analgesoidea отряда Acariformes) резко выражена диссимметрия передних ног, щетинок, заднего конца тела, а иногда и общей формы тела в связи с обитанием в асимметрических пространствах между бороздками и лучами перьев.

⁴ Симбиотические органы, или мицетомы, имеются у ряда насекомых (тли, цикады, вши, кровососущие клопы и многие другие); представляют собой скопления клеток, в цитоплазме которых содержатся симбиотические организмы (грибки или бактерии), играющие большую роль в обмене веществ этих насекомых.

У трипсов (Thysanoptera) наблюдается резкая диссимметрия в строении головы, обусловленная редукцией одной из мандибул (рис. 62, В); на внешних очертаниях головы эта диссимметрия, однако, почти не отражается.

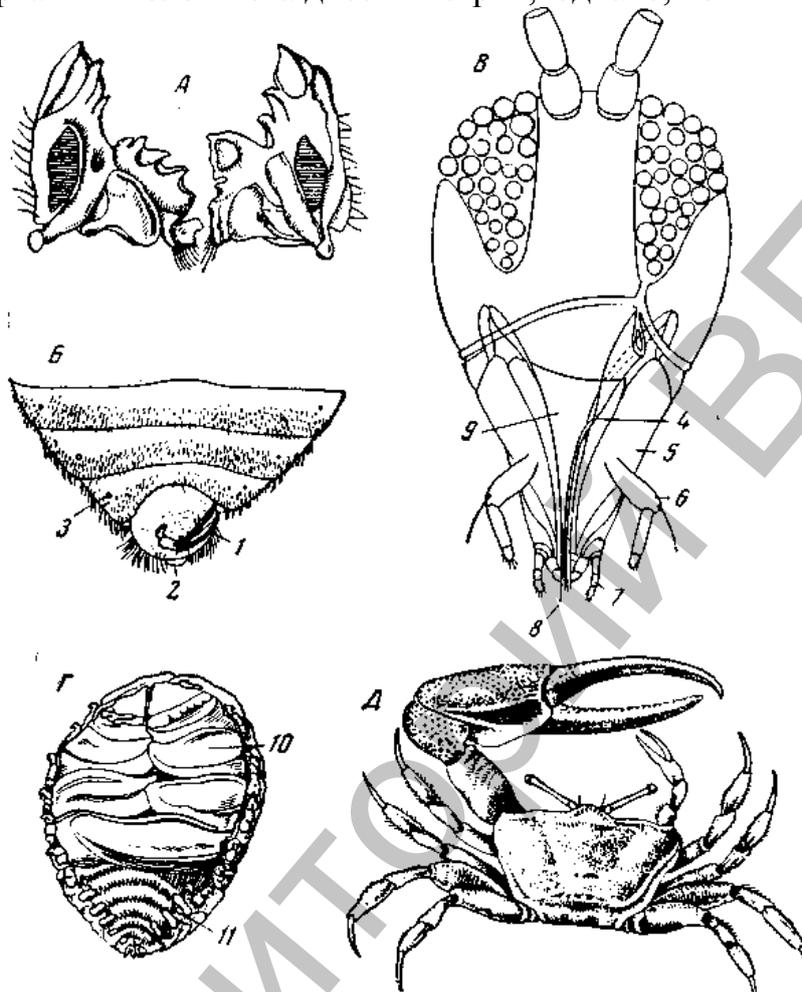


Рис. 62. Проявление диссимметрии у насекомых и ракообразных
 А – мандибулы *Xylotrupes gideon*, (Coleoptera) (по Berlese); Б – задний конец брюшка постельного клопа *Cimex lectularius* (Hemiptera) с брюшной стороны; 1 – пенис; 2 – задний проход; 3 – дыхальца (по Martini); В – голова *Aeolothrips fasciata* (Thysanoptera) со спинной стороны лба: 4 – единственная мандибула; 5 – максиллы I; 6 – щупальца максилл I; 7 – щупальца нижней губы (максилл II); 8 – парные колющие щетинки (внутренние лопасти первых максилл); 9 – верхняя губа (по Handlirsch); Г – *Gyge branchialis* (Isopoda, Epicarida), самка с брюшной стороны: 10 – оостегиты грудных ножек; 11 – жабры на абдоминальных конечностях (из Glaus); Д – *Gelasimus vocans* (Decapoda Brachiura), пример гетерохелии (по Cuvier)

У части Немиметабол (тараканы, богомолы, привиденьевые, клопы) частичное взаимное налегание сложенных крыльев, всегда совершающееся в одном и том же порядке, вызывает диссимметрию крыльев; у кузнечиков и сверчков эта же диссимметрия передних крыльев усилилась благодаря развитию за счет крыльев голосового аппарата. Можно было бы привести ряд других примеров, но и этого достаточно чтобы видеть, что диссимметрия встречается у насекомых в виде множества разрозненных проявлений, но не

отражается сколько-нибудь глубоко на общей организации животного и возникновение ее не создает сколько-нибудь значительных рядов развития.

У ракообразных мы также встречаемся с многочисленными и разнообразными проявлениями диссимметрии. У *Ostracoda* наблюдаются довольно часто незначительные проявления асимметрии створок раковины.

У *Copepoda* диссимметрия чаще всего охватывает конечности самца, измененные в качестве совокупительных придатков (последняя пара ног) и органов придерживания самки (антенны); нередко те же конечности развиты диссимметрично и у самок, а иногда эта диссимметрия проявляется уже у неполовозрелых особей. Иногда в корреляции с диссимметрией половых конечностей развиваются асимметрические выросты на боках последнего сегмента груди и первого сегмента брюшка или диссимметрическая форма хвостовой вилки; очевидно, это должно компенсировать при плавании нарушения прямолинейного движения, вызванные диссимметрией конечностей. У *Botryllophilus* (*Copepoda*), паразитирующего в жаберной полости асцидий, диссимметрично развиты торакальные ноги: на одной стороне тела они имеют строение плавательных ног, на другой стороне – крючковидное строение. Эта диссимметрия, очевидно, вызвана приспособлением к жизни в узких пространствах полостей хозяина. Резкую диссимметрию всего тела мы наблюдаем у *Phryxus* (семейство *Voryridae*) и других паразитических *Isopoda*, живущих в жаберных камерах десятиногих раков; в этом случае диссимметрия паразита также обусловлена необходимостью применяться к асимметрической форме тесной полости, в которой он живет (рис. 62, Г).

Аналогичное происхождение приписывается обыкновенно диссимметрии брюшка раков-отшельников (*Decapoda Paguroidea*), прячущих брюшко в раковины брюхоногих моллюсков.

Среди отшельников представители семейств *Pylochelidae* и *Pomatochelidae* имеют первично-симметричное брюшко, несущее нормально развитые придатки, и прячут его в столь же симметричные раковины *Dentalium* (*Scaphopoda*) или в утонувшие кусочки бамбука (рис. 63, А). Представители семейства *Paguridae* обладают мягким брюшком, которое они прячут в трохойдно завернутых раковинках брюхоногих и которое, в соответствии с этим, асимметрически искривлено и имеет асимметрически развитые тергиты (рис. 63, В); плеоподы 2–5 правой стороны у самок отсутствуют (у самца они отсутствуют с обеих сторон). *Coenobita* – прибрежные и береговые отшельники Индийского и Тихого океанов – имеют такое же диссимметричное брюшко, как и *Paguridae*; плеоподы самки, помимо 6-го сегмента, имеются только на 2 и 3-м сегментах правой стороны. Наряду с этими формами, прячущими брюшко в трубку, существуют параллельные им группы, ведущие свободный образ жизни и подгибающие брюшко под гнатоторакс, наподобие крабов. Среди

них семейство Lomisidae имеет вполне симметричное брюшко и явно связано с Pomatochelidae. Род *Birgus* (пальмовый вор) (рис. 63, Г), относящийся к семейству Coenobitidae, имеет почти симметричное строение брюшка, но асимметрия плеопод выдает его родство с ценобитами. *Birgus*, пройдя личиночное развитие (стадии zoea и leucothoe), покидает море. В литоральной зоне личинка надевает раковинку на еще симметричное брюшко и выходит на берег. После нескольких линек брюшко становится резко диссимметричным; одновременно развиваются легкие, а органы чувств перестраиваются на воздушный лад. Личинка живет в раковине до тех пор, пока находятся раковины достаточной величины. А когда поместительных раковин больше не оказывается, приходится обходиться без них. Время освобождения от раковины зависит от местной фауны наземных моллюсков и в соответствии с этим колеблется в пределах от 6 до 14 месяцев. После освобождения брюшко подгибается на брюшную сторону тела и становится внешне симметричным. На раковинной стадии своей жизни *Birgus* не отличается от типичных ценобит. Сем. Lithodidae своим коротким панцирем и подогнутым брюшком имитирует крабов (рис. 63, В). Однако тергиты брюшка резко асимметричны, и расположение их указывает на родство литодид с Paguridae; как и у этих последних, самки литодид имеют 3 левые плеоподы. С исторической и экологической точек зрения эти факты из сравнительной анатомии Paguroidea естественней всего объясняются предположением, что диссимметрия брюшка возникла у Paguridae и Coenobitidae вследствие приспособления к жизни в трохоидно-завитых раковинах улиток. Сохранение диссимметрии у *Birgus*, ведущего во взрослом виде свободный образ жизни, легко объясняется жизнью личинки в трохоидно-завитых раковинах. Для Lithodidae приходится принять, что их диссимметрия унаследована от предков, живших в раковинах.

Другой широко распространенный случай диссимметрии у десятиногих раков представляет гетерохелия, т.е. различная форма и величина обеих клешней на первой паре грудных ног (рис. 62, Д).

У примитивных, гомойохольных форм обе клешни являются хватательными, у гетерохельных одна из них принимает форму так называемой дробящей клешни и более крупные размеры. Дробящей может быть или правая клешня или левая, или же особи с правыми и левыми дробящими клешнями встречаются в более или менее одинаковом числе. Гетерохелия встречается во всех группах десятиногих, кроме креветок (Natantia). Действительно, асимметрия клешней может развиваться только у донных видов, которые не нуждаются в точном балансировании при плавании. У тех из крабов, которые вторично перешли к плавающему образу жизни, гетерохелия сохраняется в форме клешней, но размеры их выравниваются. Гетерохелия встречается во всех семействах

ползающих раков но наряду с этим в большинстве семейств есть и гомойохельные формы. Палеон-тологически гомойохелия древнее; для каждой современной гетерохельной формы, у которой нет современных гомойохельных родственников, они находятся в ископаемом состоянии (*Homarus – Eryma -j-*, *Nica – Blaculla -j-*).

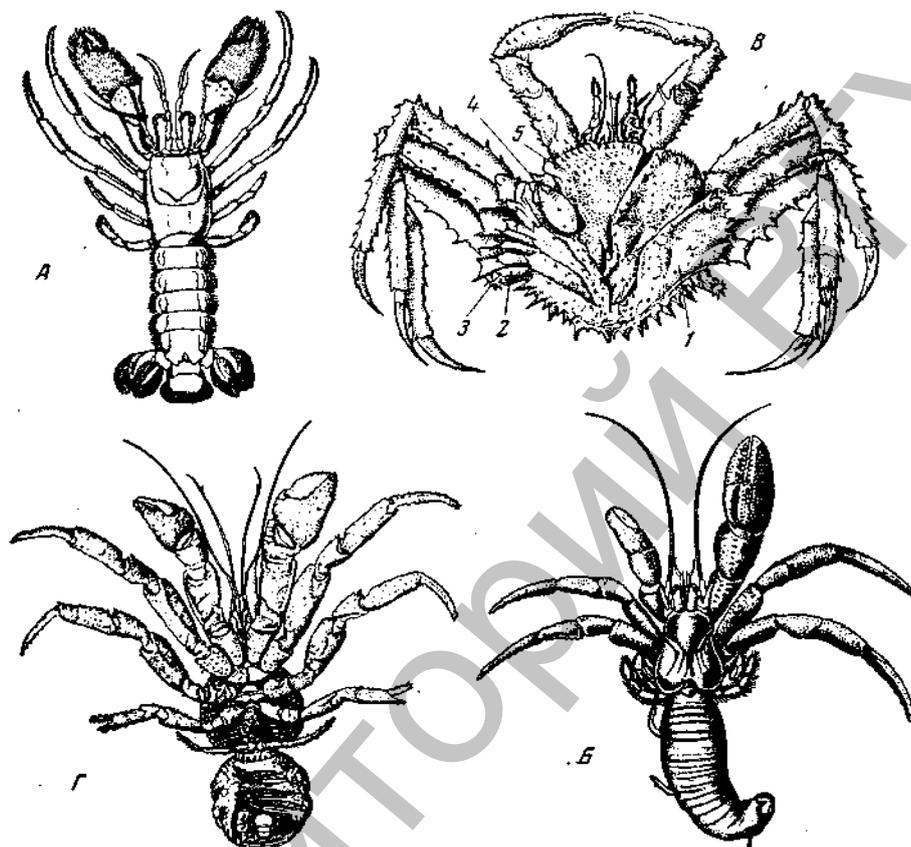


Рис. 63. Диссимметрия брюшка у раков-отшельников
(Anomura Paguroidea)

А – *Pylodielea priersii* – симметричен, живет в утонувших кусочках бамбука и т.п. (по Smith) Б – *Pagurus bernhardus* – асимметричен, живет в раковинах брюхоногих (по Cuvier); В – *Lithodes maja*, самка с брюшной стороны – асимметричная, свободноживущая; 1 и 5 – латеральные склериты III и V сегментов брюшка; 2 – маргинальные складки; 3 – последняя пара плеопод; 4 – тельсон и 6-й сегмент брюшка (по Smith); Г – *Birgus latro*, пальмовый вор, самка с брюшной стороны – наземный, свободноживущий асимметричный вид (по Smith)

Почти в каждом из семейств, известных с мезозоя, мезозойские представители являются гомойохельными, затем в конце мезозоя или в третичную эпоху появляются гетерохельные формы; отдельные роды почти в каждом семействе эпистатически⁵ остаются гомойохельными до наших дней. Гетерохелия в большинстве рядов исторически появляется

⁵Эпистазом называется замедление в эволюционном развитии какой-либо группы организмов по сравнению с темпами эволюции в родственных группах.

раньше у самцов, позже – у самок. В настоящее время у ряда форм гетерохельны оба пола.

У обычно гомойохельных самок рода *Xantho* мужской признак дробящей клешни встречается изредка при нормальном развитии женских половых органов.

Таким образом, среди десятиногих раков мы встречаемся со значительным развитием диссимметрии в двух различных частях тела – в клешнях многих форм и в брюшке – у части *Anomura*.

9.4. Отдельные проявления диссимметрии у моллюсков

В типе *Mollusca*, как и среди *Scolecida* и *Articulata*, весьма примитивная группа – *Solenogastres* – не обнаруживает сколько-нибудь заметных проявлений диссимметрии; даже кишечник у них короткий и прямой, а печень имеет вид симметричных, метамерных ответвлений средней кишки. У хитонов (*Loricata*) кишечник длинный и образует клубок, а двулопастная печень, симметричная у молодых особей, становится диссимметричной у взрослых: правая лопасть отстает в росте от левой и ложится несколько впереди нее; в остальной организации хитонов отличается полной симметрией. У *Neopilina* кишечник также образует клубок и правая доля печени несколько меньше левой. Извитую кишку имеют и *Scaphopoda*. Кроме того, все *Dentaliidae* имеют непарную, развитую только на правой стороне ректальную железу; печень у громадного большинства симметрична, но у *Siphonodentalium* развита только с левой стороны. Половая железа *Scaphopoda* непарная и вполне симметричная, но ее единственный проток открывается в правую почку, как у примитивных *Gastropoda*.

У *Lamellibranchia* левая лопасть печени, как и у хитонов, несколько больше правой; у примитивных форм (*Nuculidae*, *Ledidae*) и у молодых особей других семейств (*Ostreidae*) эта диссимметрия выражена сильнее, чем у большинства взрослых пластинчатожаберных, что указывает на ее рудиментарный характер.

Кишка, почти прямая у *Solenomya*, у большинства образует несколько петель, и иногда весь клубок бывает несколько сдвинут в сторону, например, вправо у *Nuculidae* и *Ledidae*, где этот сдвиг вызван диссимметричным развитием печени. Половой аппарат пластинчатожаберных симметричен.

Обе створки раковины пластинчатожаберных взаимно симметричны, строго говоря, только у форм с неразвитым замком. Действительно, в замке зубам одной створки всегда соответствуют углубления другой, и, следовательно, обе его половины не могут быть взаимно симметричны; в том случае, если зубы одной стороны точно входят в углубление другой,

обе половины замка являются, в сущности, антисимметричными, как медаль и ее отпечаток или как винт и гайка. Впрочем, диссимметрия замка, как правило, не отражается на форме раковины, и у большинства пластинчатожаберных обе ее створки во всем, кроме замка, вполне симметричны. Наряду с этим имеются формы с неодинаковыми створками, особенно среди прикрепляющихся одной створкой к субстрату. Среди Anisomyaria у *Pinctada* (= *Meleagrina*, сем. Pteriidae) и у более примитивных из Pectinidae биссус выходит через вырезку правой створки, и в силу этого прикрепление животного к субстрату совершается не совсем симметрично; несколько увеличен бывает при этом и левый задний ретрактор ноги.

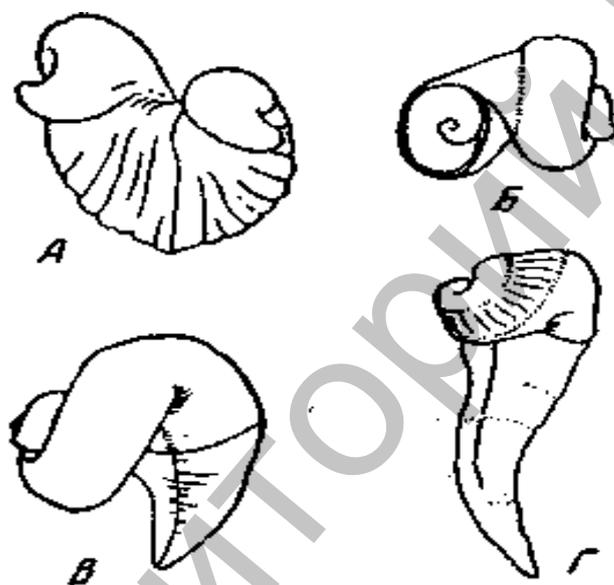


Рис. 64. Диссимметрия у пластинчатожаберных
 А – *Diceras arietinum* (верхняя юра);
 Б – *Requienia ammonia* (нижний мел);
 В – *Caprinula adversa* (верхний мел);
 Г – *Caprinula baylei* (верхний мел)
 (из Pelseneer)

Более специализованные Pectinidae прикрепляются биссусом только в юности, затем животное либо прирастает правой створкой, либо становится свободным; но диссимметрия створок в обоих случаях обычна, причем у прикрепленных форм прикрепленная створка глубже. Кроме того, из четырех ретракторов ноги сохраняется только левый задний; из статоцистов – правый рудиментарен. У *Anomya*, в отличие от Pectinidae, служащая для прикрепления правая створка не выпуклая, а плоская; тесно прилегая к субстрату, она повторяет его неровности, так же, как и несколько более выпуклая левая, «верхняя» створка. Прикрепленная

створка пронизана отверстием, через которое проходит пучок обызвествленного биссуса, также прикрепляющийся к субстрату. Происхождение этого отверстия таково: у молодой *Anomya* на краю правой створки имеется небольшая вырезка, служащая для прохождения биссуса. С ростом раковины края ее смыкаются вокруг вырезки, которая и становится таким образом отверстием. От прикрепленных *Anomyidae* происходит свободная *Placula*, частично сохраняющая их диссимметрию.

Некоторые из дицератид имели еще почти равностворчатые раковины (*Diceras*, рис. 64, А), у других уже наблюдалась резкая неравностворчатость. Типичные рудисты (*Radiolithidae*, *Hippuritidae*, рис. 65) имели высококоническую правую створку, концом которой они прирастали к субстрату, и плоскую левую створку, служившую крышечкой. На заднем краю крышечки были две бороздки для прохождения сифонов. Обе створки соединялись мощным, сложно устроенным замком. Мышцы-замкатели прикреплялись в области замка на особой пластинке или даже на основании зубов – особенность, совершенно чуждая организации нормальных *Lamellibranchia*. Раковина была необычайно массивна и заключала лишь очень небольшую полость, в которой помещалось тело животного (рис. 65, Б). У *Hippuritidae*, по мере роста нижней створки, полость ее перегораживалась горизонтальными перегородками или днищами, в силу чего тело животного постепенно поднималось кверху. Коническая форма и наличие днищ придает раковинам гиппуритид конвергентное сходство с чашечками некоторых одиночных кораллов. Толща раковины рудистов, начиная с сем. *Caprinulidae*, становится пористой и пронизана каналами. Каналы были, очевидно, заполнены отростками мантии, вероятно снабженными кровеносными сосудами. Высокоспециализованная группа рудистов быстро развивалась в течение мезозойской эры и достигла наибольшего расцвета в меловую эпоху. Некоторые рудисты достигали 1 м длину. Это были типичные жители коралловых рифов. В конце меловой эпохи они вымерли так же внезапно, как и многие другие группы морских и наземных животных, исчезнувшие в этот поистине критический момент в истории жизни на Земле.

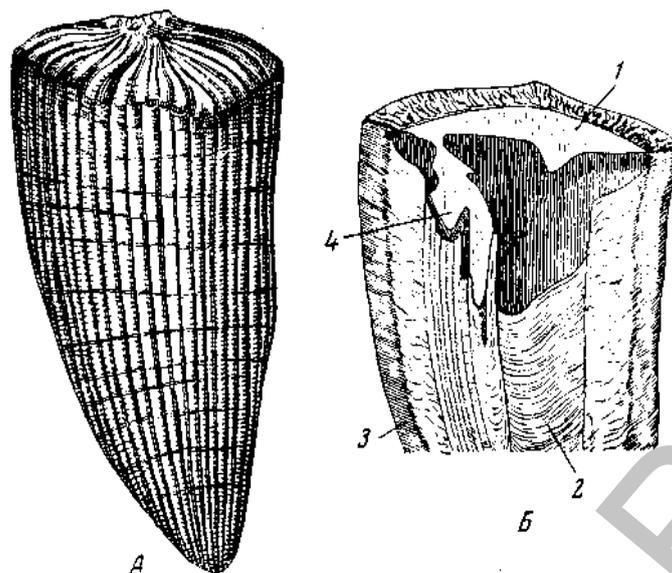


Рис. 65. Раковины рудистов

А – *Hippurites goganiensis*, общий вид; Б – *Hippurites cornu-vaccinum*, продольный разрез: 1 – верхняя створка; 2 – днища нижней створки; 3 – нижняя створка; 4 – замочный зуб верхней створки (из Zittel)

Головоногие (Cephalopoda) отличаются весьма значительной степенью симметрии, которая нарушается у большинства только строением полового аппарата. Самки большинства Octopoda и Decapoda Oegopsida являются единственными головоногими с парными и симметричными гонодуктами. У самцов и самок *Nautilus* функционирует и нормально развит только левый гонодукт; правый, рудиментарный, не сообщается больше с целомом и носит название грушевидной железы. У самцов большинства Octopoda и Oegopsida и у самцов и самок всех остальных головоногих правый гонодукт совершенно исчез и сохранился только левый. Мужские совокупительные органы головоногих тоже обычно бывают диссимметричны. Итак, диссимметрия головоногих сводится почти всецело к диссимметрии половых протоков и совокупительных органов. Впрочем, некоторые аммониты имели трохоидно завернутые, а следовательно, диссимметричные раковины.

В целом у моллюсков, если пока не говорить о брюхоногих, мы встречаем также разрозненные проявления диссимметрии, как и в других типах Protostomia. Чаще всего диссимметрия охватывает печень (более сильное развитие левой доли печени по сравнению с правой у хитонов, части Lamellibranchia и у Scaphopoda) и половые протоки (редукция правого гонодукта у головоногих и лопатоногих).

В заключение заметим, что туловище (метасома) Phoronioidea во внутреннем строении является существенным образом диссимметричным: правая гонада отсутствует или рудиментарна, из двух боковых кровеносных сосудов правый почти у всех видов редуцирован, так что

основными продольными трактами кровеносного аппарата являются спинной и левый боковой сосуды.

9.5. Диссимметрия гастропод (*gastropoda*)

Брюхоногие являются единственным классом первичноротых, главное содержание эволюции которого связано с глубокими нарушениями двусторонней симметрии.

Старые авторы (A. Lang, L. Plate и др.) пытались все проявления диссимметрии брюхоногих объяснить с единой точки зрения. Однако постепенно выяснились чрезвычайная сложность относящихся сюда процессов и в значительной мере независимое происхождение отдельных проявлений диссимметрии, а также и полная неравноценность для понимания этих процессов различных групп брюхоногих, находящихся на совершенно различных стадиях конструктивного осложнения. Ввиду этого, мы начнем наш разбор с наиболее примитивных брюхоногих – переднежаберных (*Prosobranchia*), которые одни позволяют судить о начальных стадиях развития диссимметрии.

Прежде всего мы встречаемся здесь с уже знакомыми нам явлениями. Так, обе лопасти печени переднежаберных лишь в виде исключения бывают симметричны (*Neritina*, *Valvata*). Обычно топографически левая лопасть глубже заходит в раковину и сильнее развита, чем правая, по крайней мере у правозавитых форм (см. ниже); иногда правая лопасть совсем отсутствует (*Viviparus*, *Rissoa*). У левозавитых улиток правая лопасть развита сильнее левой. Такую же диссимметрию печени мы видели и у некоторых других моллюсков при полной симметрии остального тела. В силу этого у брюхоногих диссимметрию печени можно считать независимой от остальных явлений диссимметрии, встречаемых в этом классе.

Далее, половая железа у всех *Prosobranchia*, независимо от пола, всегда непарная и открывается наружу на правой стороне тела, через правую почку у *Aspidobranchia* (кроме *Neritacea*), или независимым гонодуктом – у *Neritacea* и *Pectinibranchia*. Аналогичную диссимметрию половых протоков мы видели у головоногих и лопатоногих. У брюхоногих она, вероятно, связана с тем, что улитки при копуляции приближаются друг к другу боком, так что при их широкой ноге функционировать может проток лишь одной стороны. Во всяком случае диссимметрия полового аппарата улиток также представляет явление самостоятельное, независимое от основных причин диссимметрии других органов.

При рассмотрении архитектоники моллюсков мы видели, что для многих высших классов этого типа характерно присутствие внутренностного мешка, одетого мантией и раковиной. Сильное развитие внутренностного мешка вызывает сближение рта и анального отверстия, разделенных только

ногой, – так называемое вентральное сгибание. В наиболее типичной форме мы находим описанный план строения у головоногих и лопатоногих.

По мнению W. Wenz (1940), первично-симметричным строением еще обладали палеозойские Tryblidiacea (рис. 66, А–Г), с их парными метамерными отпечатками мускулов-ретракторов ноги. Предположение Венца блестяще подтвердилось открытием современных представителей Tryblidiida – *Neopilina galatheaе* (рис. 66, Д, Е) и *N. (Vema) ewingi*, которые действительно оказались двусторонне-симметричными, улиткообразными моллюсками, очень примитивными во многих отношениях.

Среди современных брюхоногих первичная симметрия в чистом виде свойственна только личинкам примитивнейших семейств из отряда Aspidobranchia. На известной стадии развития личинка имеет хорошо выраженный внутренностный мешок, одетый мантией и раковиной, и сравнительно короткую ногу; мантийная полость и расположенное в этой полости анальное отверстие находятся позади ноги, анальное отверстие – в том самом месте, где оно и возникло у трохофоры. Во всем этом личинка аспидобранхий сходится с *Neopilina* и со взрослыми головоногими и лопатоногими. Замечательно, что раковина такой личинки бывает расположена точно так же, как и раковина четырехжаберных головоногих и *Neopilina*, т.е. завитком вперед (экзогастрическая раковина, рис. 78, Г), тогда как у взрослых улиток она всегда завивается завитком назад (эндогастрическая раковина). В силу такого различия человеку, привыкшему к виду взрослых брюхоногих, с первого взгляда всегда кажется, что и *Nautilus*, и молодые личинки Aspidobranchia сидят в своих раковинах задом наперед.

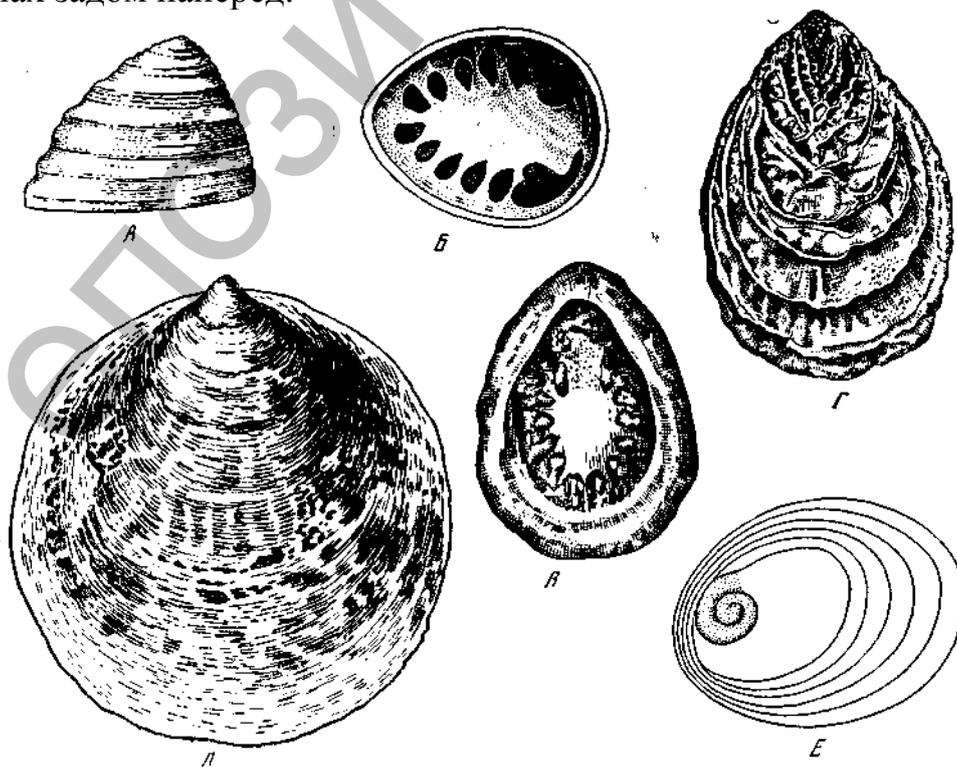


Рис. 66. Раковины Tryblidiida

А и Б – *Archaeopilina antiquissima* (ордовик, из Kustner); В и Г – *Tryblidium reticulatum* (верхний силур, из Zittel); *Neopilina galatheaе* (соврем, по Lemche): Д – вид раковины сверху; Е – верхушка раковины с личиночной раковинкой, сильно увеличено

На описываемой стадии личинка *Aspidobranchia* еще вполне симметрична. Однако вслед за этим в развитии всех *Prosobranchia* происходит процесс личиночного закручивания, представляющий первый и важнейший шаг в развитии диссимметрии улиток. У наиболее примитивных из изученных форм – *Patella*, *Acmaea*, *Trochus* (*Aspidobranchia*) – процесс этот разыгрывается в самой простой и понятной форме. В момент метаморфоза, когда свободноплавающая личинка опускается на дно и переходит к ползающему образу жизни, она проделывает следующее: мышечным движением поворачивает раковину на 180° вокруг оси внутренностного мешка, и в таком положении раковина закрепляется. Поворот у нормальных, правозавитых улиток происходит в направлении, противоположном движению часовой стрелки (если смотреть на животное со спинной стороны): завиток раковины, чтобы достигнуть заднемедиального положения, проходит при этом по левой стороне животного, отверстие мантийной полости, чтобы достигнуть переднемедиального положения, – по правой стороне. Стебелек, соединяющий туловище с ногой и головой, при повороте туловища на 180° оказывается винтообразно закрученным. Конечно, многие улитки после этого заворота, как и до него, могут вертеть свою раковину во все стороны, но нормальным становится новое положение.

Первым следствием закручивания является новое положение завитка раковины, который у личинки был спереди, а у молодой улитки оказался сзади: раковина из экзогастрической стала эндогастрической. Мантийная полость, открывающаяся у личинки сзади, у улитки оказывается спереди, над головой (рис. 67). Вместе с ней перемещается и анальное отверстие и оказывается перемещенным весь так называемый мантийный набор органов. Под этим именем разумеют совокупность органов, у всех высших моллюсков топографически тесно связанную с мантийной полостью и у брюхоногих всюду следующую за смещениями этой последней.

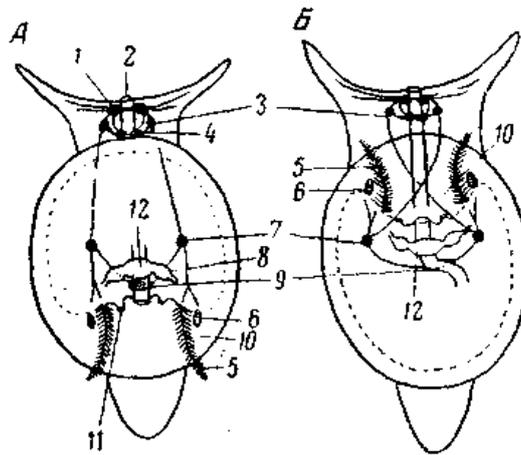


Рис. 67. Схема расположения мантийного набора органов брюхоногого моллюска

А – до закручивания; Б – после закручивания 1 – церебральный ганглий; 2 – рот; 3 – плевральные ганглии; 4 – педальные ганглии; 5 – ктениции; 6 – осфрадий; 7 – перивисцеральный ганглий; 8 – предсердия; 9 – висцеральный ганглий; 10 – мантийная полость; 11 – выделительные отверстия; 12 – желудочек сердца (по Hescheler)

Сюда относятся: 1) задняя кишка с анальным отверстием; 2) пара ктенидиев; 3) пара осфрадиев; 4) пара гипобранхиальных (слизистых) желез; 5) парные отверстия почек; 6) половые отверстия, в прототипе тоже парные; 7) сердце, желудочек которого у многих примитивных моллюсков окружает заднюю кишку, а предсердия тесно связаны с ктенидиями. У головоногих эти органы или их гомологи лежат на морфологически задней стороне внутренностного мешка, а у переднежаберных они оказываются на его передней стороне. Мало того, все парные органы мантийного набора, лежавшие до закручивания направо от срединной плоскости тела, после закручивания оказываются на левой стороне, и все органы, лежавшие до закручивания на левой стороне, после закручивания оказываются на правой. Другими словами, морфологически правый ктенидий оказывается у взрослой улитки топографически левым, а морфологически левый – топографически правым и т.д. Как легко понять, личиночное закручивание само по себе не вызывает никакой диссимметрии ни в мантийном наборе органов, ни во внутренностном мешке вообще. Точно так же ненарушенной остается и симметрия головы и ноги. Диссимметрия сказывается только в самом месте закручивания, в стебельке, соединяющем туловище с ногой и головой.

Каков физиологический смысл личиночного закручивания? Л. Бутан и П. Пельзенер считают его следствием конфликта между двумя процессами у личинки: между вентральным изгибанием тела, которое ведет к сближению головы и анального отверстия, и ростом ноги в длину, который этому сближению препятствует; приближение анального отверстия к голове, несмотря на рост ноги, достигается его смещением при

закручивании. Однако с этой точкой зрения трудно согласиться. Сближение рта и ануса является простым следствием так называемого вентрального изгибания тела, которое, в свою очередь, сводится к разрастанию туловищного мешка. Рост ноги в длину не препятствует росту внутренностного мешка, а потому и не может вступать в конфликт с этим процессом; тем более рост ноги не может вступать в конфликт с тенденцией сближения рта и ануса, являющегося не самостоятельным процессом, а лишь побочным следствием роста внутренностного мешка.

А. Naef (1911, 1913) высказывает другое предположение о физиологическом смысле личиночного закручивания.

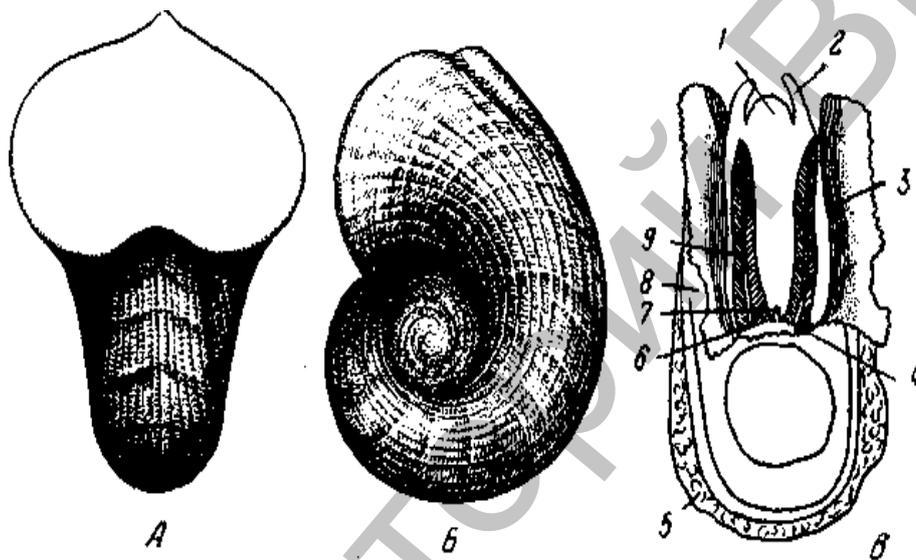


Рис. 68. Наиболее симметричные из Prosobranchia

А и Б – раковина *Bellerophon radiatus* (силур, из Zittel); В – *Fissurella*, вид со спины, раковина удалена, мантийная полость вскрыта: 1 – голова; 2 – головные щупальца; 3 – отвернутый лоскут мантии; 4 и 6 – отверстия топографически правой и левой почек; 5 – нога; 7 – задний проход; 8 – отверстие мантийной полости, разрезанное по диаметру и отвернутое на две стороны; 9 – топографически левый ктенидий (по Ray-Lanester).

Он полагает, что пока личинка плавает в толще воды и, поддерживаемая работой прототроха, держится головой кверху, направление завитка раковины для нее безразлично. Когда же она начинает ползать, завиток экзогастрической раковины свисает ей на голову и причиняет неудобство; поэтому она поворачивает его задом наперед и завиток оказывается над задним краем ноги, что для улитки гораздо удобней. Почему же головоногие в таком случае остаются сидеть в своей раковине с завитком, направленным вперед? Неф объясняет это очень просто: как известно, большая часть раковины четырехжаберных головоногих заполнена газом и отделена перегородками от той последней камеры, в которой помещается животное. Ввиду этого, раковина служит

поплавком и не только не давит на голову четырехжаберного, но, наоборот, поддерживает его.

Эти рассуждения, несомненно, дают некоторое, правда предположительное, объяснение физиологического смысла торсионного процесса. В пользу этого объяснения говорит и тот факт, что личиночное закручивание, по крайней мере в наиболее примитивных случаях (например, у *Астаеа*), является нервно-мышечным актом. В этих случаях закручивание, бесспорно, очень соблазнительно рассматривать как рефлекторную реакцию на неудобное положение раковины. С этой точки зрения (а она является на сегодня наиболее вероятной), первым шагом в длинном ряду эволюционного развития диссимметрии улиток является изменение поведения (в частности, изменение в способе ношения раковины) – модус эволюции, широко распространенный и теоретически очень интересный.

Существуют немногие *Aspidobranchia*, анатомическое строение которых, обусловлено исключительно процессами вентрального изгиба и личиночного закручивания, без каких-либо дальнейших архитектурных перестроек. Таковы палеозойские *Bellerophonitidae* (рис. 68, А и Б), а из современных форм – *Fissurellidae*. Если вскрыть мантийную полость взрослой *Fissurella* (рис. 68, В), мы увидим в ней два длинных, вполне симметричных ктенидия, свободными концами направленных вперед. В глубине мантийной полости, как раз под отверстием в раковине и мантии, характерным для *Fissurella*, лежит анальное отверстие, расположенное на сосочке, также направленном вершиной кпереди. По бокам его лежат отверстия обеих почек. Отдельных половых отверстий *Fissurella* не имеет, так как гонада открывается в правую почку. Обособленных осфрадиев и гипобранхиальных желез род *Fissurella* также лишен, но в других родах семейства *Fissurellidae* (*Cemoria*, *Emarginula*) имеется парная гипобранхиальная железа, обе половины которой расположены на мантии, над ктенидиями, и лежат симметрично по обе стороны анального сосочка. Таким образом, мантийный набор органов оказывается у *Fissurellidae* столь же симметричным, как голова и нога, хотя и претерпел поворот на 180° вправо.

Как выше указано, связанная с закручиванием диссимметрия проявляется главным образом в области стебелька, соединяющего туловищный мешок с головой и ногами. Прежде всего перекрещенными оказываются восходящая и нисходящая части петли кишечника, заходящей во внутренностный мешок. Далее, также перекрещенными оказываются и плевропариетальные коннективы нервного аппарата. Париетальные ганглии брюхоногих иннервируют ктенидии и осфрадии. У *Prosobranchia* они лежат во внутренностном мешке и каждый из париетальных ганглиев тесно связан с ктенидием и осфрадием своей стороны. Между собой они соединены комиссурой, на которой располагается висцеральный ганглий,

лежащий вентрально от задней кишки. При закручивании внутренностного мешка висцеральный ганглий оказывается вместе с задней кишкой перенесенным кпереди, париетальные ганглии – также, но при этом первоначально левый париетальный ганглий оказывается вместе со своим ктенидием на правой стороне, а первоначально правый – на левой; так как плевральные ганглии, лежащие в ного-голове, остаются на своих местах, вся висцеральная петля нервного аппарата оказывается закрученной в виде восьмерки; в частности, плевропариетальные коннективы перекрещены в виде буквы X. Это явление получило название х и а с т о н е в р и и. В результате перекреста коннективов первоначально правый (ставший топографически левым) париетальный ганглий оказывается лежащим несколько дорсальной петли кишечника, в силу чего он и получает название супраинтестинального ганглия, а первоначально левый (ставший топографически правым) оказывается лежащим под петлей кишечника и получает название субинтестинального. К этим немногим особенностям и сводится диссимметрия, вызванная одним личиночным закручиванием. Только присутствие хиастоневрии позволяет нам сразу сказать, что переднее положение мантийных органов у *Fissurella*, несмотря на их совершенную симметрию, не является чем-то первичным, а вызвано поворотом всего внутренностного мешка на 180°.

Мы видели, что у наиболее примитивных *Aspidobranchia* личиночное закручивание происходит сравнительно поздно в онтогенезе и совершается путем нервно-мышечного акта. Иначе происходит дело у вышестоящих, менее примитивных *Pectinibranchia*. Так, у лужанки (*Viviparus*) закручивание происходит, во-первых, сравнительно очень рано в зародышевой жизни, раньше, например, нежели становится заметным завиток раковины; этот последний образуется уже после окончания процесса закручивания, и раковина с самого момента своего возникновения является эндогаотрической. Во-вторых, закручивание происходит здесь не путем мышечного движения, а путем неравномерного роста. Благодаря более быстрому росту левой стороны анальное отверстие смещается сначала вправо, а затем – вдоль правой стороны кпереди. Большая часть мантийных органов закладывается уже после завершения заворота, сразу на своих окончательных местах. Таким образом, онтогенез *Pectinibranchia* является производным, и особенности развития представителей этой группы не могут приниматься во внимание при объяснении первоначального возникновения и природы личиночного закручивания.

Личиночное закручивание является первым и основным осложнением в морфологии брюхоногих, резко отличающим их от всех остальных классов моллюсков. Следующее осложнение возникает у

громادного большинства брюхоногих вследствие строения и расположения раковины.

Из сравнения с хитонами и триблидиевыми вытекает, что первичной формой раковины Gastropoda была раковина в виде щита или колпачка. С увеличением внутренностного мешка этот колпачок становится все выше и превращается в коническую трубку, которая либо остается почти прямой, как у Scaphopoda и древнейших головоногих, или же, благодаря неравномерному росту, сворачивается в спираль. В истории головоногих мы видим, как постепенно прямая раковина палеозойских Orthoceratidae (Nautiloidea) превращается в спиральную раковину большинства четырехжаберных, симметрично закрученную в одной плоскости. Такое спиральное закручивание делало раковину более компактной, более прочной, а животное – более подвижным, чем при первоначальном прямолинейно вытянутом типе раковины. Наиболее примитивные из известных нам раковин брюхоногих, принадлежавшие беллерофонтидам, были построены по типу плоской спирали и обладали строгой двусторонней симметрией. Bellerophonidae жили с кембрия до триаса.

Можно ли считать симметричные колпачкообразные раковины Docoglossa и Fissurellidae первичными? В организации Docoglossa есть ряд признаков, связанных в своем происхождении с наличием асимметрично-спиральной раковины (редукция одного из предсердий у всех, редукция одного из ктенидиев у *Actaea*). В строении Fissurellidae таких признаков асимметрии нет, и можно было бы допустить, что симметрия раковины является у них первичной; однако Fissurellidae, как и Docoglossa, впервые появились только в триасе и, подобно Haliotidae, быть может, происходят от древних Plourotomariidae, обладавших трохойдно-завитой раковинной.

Личиночная раковина и у Docoglossa, и у Fissurellidae является не колпачкообразной, а завитой и притом асимметричной. Впрочем, форме первичной раковины может быть и нельзя придавать самостоятельного значения в этом вопросе, и не столько ввиду ее различной формы у близких видов, сколько ввиду наличия диссимметрично-завитой эмбриональной раковины у *Neopilina*, где этот признак явно представляет самостоятельное личиночное приобретение.

У громадного большинства брюхоногих, вместо плоскоспиральной раковины, мы наблюдаем диссимметричную раковину, в основе строения которой лежит пространственная спираль (конхоспираль или турбоспираль). Возникновение такой формы раковины представляет следующий шаг в повышении компактности и прочности раковины по сравнению с плоскоспиральной формой. Головоногие большей частью не сделали этого шага, и трохойдно-завитые (турбоспиральные) раковины встречаются в этом классе лишь в виде редкого исключения у немногих аммонитов (например, у нижнемелового *Turrilites*). Это, вероятно,

объясняется тем, что поперечные перегородки, имеющиеся в раковине головоногих, обеспечивают ей достаточную прочность и при плоскоспиральной форме.

При турбоспиральном типе завитка ось раковины представляет винтовую линию на поверхности конуса. У нормальных (правозавитых) улиток вершина этого конуса и вершина раковины бывают обращены вправо. Отверстие раковины перестает быть строго симметричным и оказывается

суженным с одной стороны – справа. Кроме того, при трохоидном закручивании раковины изменяется и самое ее положение, изменяется способ носить раковину.

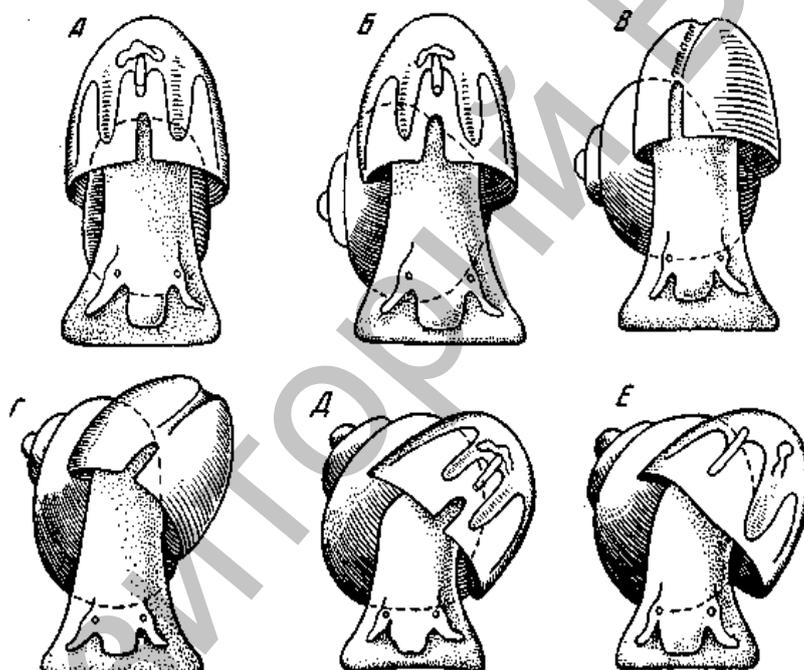


Рис. 69. Схемы, иллюстрирующие изменение способа ношения раковины переднежаберных при переходе от плоскоспиральной ее формы к турбоспиральной

А – реконструкция *Bellerophon*; Б – *Pleurotamariidae* (без учета измененного способа ношения раковины); В и Г – регуляция положения раковины; В – сдвиг вершины раковины кзади; Г – опускание левого края раковины, подъем макушки; Д–Е – стадии возникновения диссимметрии мантийного набора: Д – *Pleurotomaria*; Е – *Viviparus* (no Nael)

Представим себе улитку с плоскоспиральной раковиной, вроде *Bellerophon*, видимую спереди (рис. 69, А). Благодаря плоскоспиральной форме раковины спереди нам виден только последний оборот спирали, скрывающий за собой все остальные. Наоборот, при взгляде сбоку видны были бы все обороты спирали. Если бы улитка с трохоидным завертыванием раковины носила свою раковину таким же образом (рис. 69, 5), для нее

возникли бы значительные неудобства: завиток раковины торчал бы в сторону, вправо, сдвигая центр тяжести животного в том же направлении и вызывая асимметрию в распределении массы; раковина нее время стремилась бы вывести животное из равновесия, тянула бы его в одну сторону. Поэтому ни одна улитка с трохоидной раковиной не носит ее в таком примитивном положении. Все такие улитки обязательно изменяют положение раковины, а с ней и внутренностного мешка. Это изменение положения раковины сводится к двум основным нововведениям: во-первых, раковина поворачивается на известный угол вправо, в силу чего макушка завитка оказывается направленной не прямо вбок, а более или менее кзади (регулятивное раскручивание); во-вторых, раковина наклоняется влево: левый край ее опускается, правый край и лежащая справа макушка поднимаются кверху (рис. 69, В и Г).

Что благодаря этому происходит? Вместе с раковиной поворачивается и одетое этой раковиной туловище, мантийная полость со своим набором органов попадает на правую сторону животного. Мантийная полость получает диссимметрическую форму: ее правая сторона оказывается значительно более плоской, чем левая. Это вызвано двумя причинами: асимметрической формой поперечника канала трохоидно-закрученной раковины и наклоном раковины.

В силу такой диссимметрии мантийной полости возникает диссимметрия заключенных в ней органов. Прежде всего топографически правый ктенидий, заключенный в более узкой правой половине жаберной полости, недоразвивается и оказывается значительно меньше топографически левого (*Haliotis*, *Pleurotomaria* из *Aspidobranchia*, рис. 69, Д) или вовсе исчезает (большинство *Prosobranchia*, рис. 69, Е). С исчезновением правого ктенидия исчезают правый осфрадий и правая гипобранхиальная железа. Правое предсердие у большинства одножаберных *Aspidobranchia* еще сохраняется в виде рудимента; у *Helicinidae* (из *Rhipidoglossa*), у *Docoglossa* и у всех *Pectinibranchia* правое предсердие полностью редуцировано и остается одно левое. В силу этого оказывается еще более смещенным и все сердце.

Итак, асимметрия *Prosobranchia* складывается из ряда моментов: 1) торсионного процесса, который вызвал только закручивание кишечника и перекрест нервов; 2) трохоидного закручивания раковины; 3) связанного с этим последним деторсионного процесса, обуславливающего диссимметрию мантийного набора — анального отверстия, жабр, сердца и т.д., и, наконец, независимо от всего предыдущего; 4) диссимметрии печени, полового аппарата и почек, встречающейся и в других классах моллюсков.

В подклассе легочных улиток (*Pulmonata*) имеются примитивные роды, у которых еще сохранились следы хиастоневрии (лучше всего у

Chilina из отряда Basommatophora. Мантийная полость, обращенная в легкое, лежит у легочных улиток спереди справа (кроме, конечно, левозавитых, у которых она лежит слева). У многих Basommatophora она несет осфрадий, у немногих, например, у *Siphonaria*, – один ктенидий; здесь же располагаются сердце с единственным предсердием, анальное отверстие и т.д. Таким образом, по основному плану строения легочные моллюски приближаются к Prosobranchia Pectinibranchia или к низшим Opisthobranchia, вроде *Actaeon*, с которым низших Pulmonata сближает и строение раковины. Для всех Pulmonata характерна очень сильная степень регулятивного раскручивания. Если у *Chilina* следы хиастоневрии еще сохранились хорошо, у немногих других Basommatophora, обладающих длинными плевропариетальными коннективами (*Auricula*, *Latia*), раскручивание зашло настолько далеко, что париетальные ганглии лежат уже на своей собственной стороне: морфологически правый – на правой стороне, морфологически левый – на левой стороне, и перекреста коннективов больше нет, хотя ход их и остается несколько асимметричным. У громадного большинства Pulmonata происходит укорочение коннективов и концентрация всех нервных узлов вокруг глотки. Укорачиваются среди прочих и плевро-париетальные коннективы, в силу чего париетальные ганглии вместе с висцеральным уходят в голову и хиастоневрии не возникает. Однако париетальные ганглии при помощи удлинившихся периферических нервов остаются в связи со своими областями иннервации. Если укорочение коннективов произошло при наличии достаточно сильного регулятивного раскручивания, перекреста этих периферических нервов не должно быть; у громадного большинства Pulmonata мы видим, что от каждого париетального ганглия периферические нервы, не перекрещиваясь, идут к органам той же стороны.

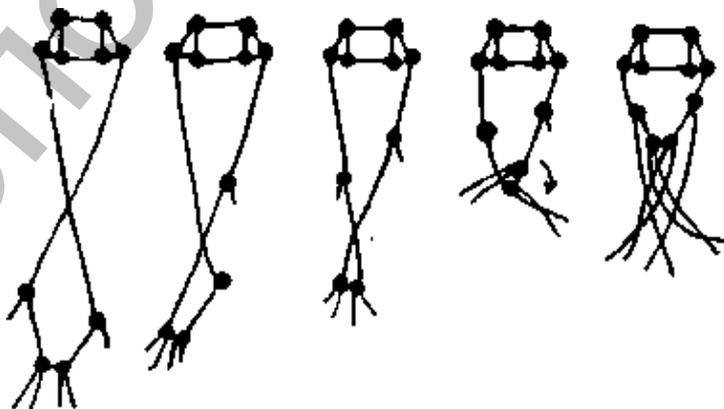


Рис. 70. Ликвидация хиастоневрии у Pulmonata.
Схема (по Merker)

Однако у некоторых *Basommatophora* наблюдается перекрест периферических нервов, которые идут здесь от правого париетального ганглия к органам левой стороны, и наоборот (рис. 70). Очевидно, в этих случаях укорочение плевро-париетальных коннективов произошло при отсутствии достаточного регулятивного раскручивания.

Такие формы по степени раскручивания сходны с *Chilina*, отличаясь от нее лишь укороченными коннективами.

Третий подкласс – *Opistho-branchia* (заднежаберные) – представляет значительно более длинные и разнообразные ряды развития, нежели *Pulmonata*. Наиболее примитивные формы заднежаберных принадлежат к семейству *Actaeonidae* (надотряд *Tectibranchia* – покрыто-жаберные), которое в тоже время является наиболее древним из *Opistho-branchia*, так как оно известно уже с карбона. *Actaeon* во многих отношениях сходен еще с переднежаберными.

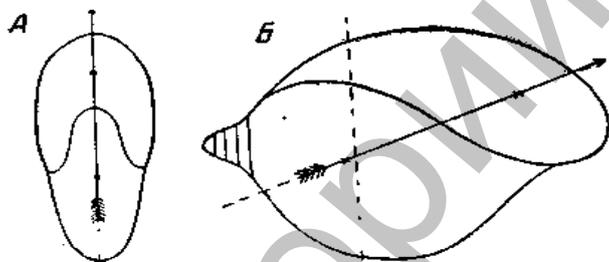


Рис. 162. Регулятивное раскручивание у брюхоногих
 А – *Bellerophon*; Б – *Actaeon*; положение сагиттальной плоскости обозначено стрелками, у *Bellerophon* ось завитка к ней перпендикулярна, у *Actaeon* образует с ней острый угол (по Naef)

Он имеет нормально развитую раковину с длинным и узким отверстием (рис. 71, справа). Мантийная полость лежит в передней половине тела, но всецело направо от медиальной плоскости. Ктений складчатого типа, как у всех заднежаберных, но направлен вперед и лежит впереди сердца, как у переднежаберных. Расположение осфрадия, почечного отверстия, гипобранхиальной железы, анального отверстия и женского полового отверстия не отличается от того что мы видим у высших переднежаберных. Нервный аппарат *Actaeon* обладает длинными коннективами и представляет типичную хиастоневрию, хотя и с некоторыми намеками на раскручивание. И действительно, при том узком и длинном отверстии, которым обладает раковина *Actaeon*, регулятивное раскручивание происходит больше чем на 45° (рис. 71).

У большинства других *Opistho-branchia* *Tectibranchia* происходит постепенная редукция раковины, которая теряет завиток, а устье ее

принимает все более поперечное положение, которое должно вести к раскручиванию на 90° . В соответствии с этим уже у *Accra* надкишечный ганглий возвращается на правую сторону тела и опять может именоваться правым париетальным, подкишечный возвращается на левую сторону и также становится простолевым париетальным; однако следы закручивания видны в том, что правый париетальный ганглий все еще лежит в теле несколько дорсальнее левого. Разные виды сравнительно примитивных покрытожаберных из родов *Scaphander* (рис. 72, А), *Bulla*, *Acera* представляют последовательные ступени раскручивания, в результате которого у большинства *Tectibranchia* мантийная полость полностью смещается на правый бок (рис. 72, А, Б). При этом анальное отверстие смещено кзади дальше всех, перед ним лежит отверстие почки, далее кпереди – гипобранхиальная железа, ктенидий, осфрадий и, наконец, впереди всех – половое отверстие. Сердце иногда располагается рядом с ктенидием, иногда при дальнейшем раскручивании оказывается даже впереди него. Половое отверстие у заднежаберных теряет связь с остальным мантийным набором и упорно сохраняет свое положение в передней половине тела, не взирая на деторсионный процесс и смещение мантийной полости кзади.

Первоначально заднежаберных улиток с их мантийным отверстием, расположенным на правой стороне тела, и отсутствием хиастоневрии считали за формы, более примитивные, нежели переднежаберные; однако и тогда смущала симметрия мантийного набора у *Fissurella* или *Pleurotoma-ria* по сравнению с непарными ктенидиями и другими органами у заднежаберных. Е. Bouvier (1893), изучая *Actaeon*, первый пришел к убеждению, что *Opisthobranchia* являются раскрученными *Prosobranchia* – взгляд, который позже получил общее признание.

Раковина у большинства покрытожаберных существует, но становится все более и более рудиментарной, в связи с чем внутренностный мешок уменьшается и срастается с ногой и головой. Это срастание как бы фиксирует раскручивание. Раскручивание становится постоянным, туловище плотно прирастает к ного-голове, стебелек как таковой исчезает.

Вплоть до этой стадии эволюции заднежаберных наблюдаемое у них раскручивание вполне объясняется формой раковины и способом ее ношения; вытянутое в поперечную щель отверстие раковины объясняет раскручивание на 90° и боковое положение мантийной полости. Однако дело на этом не останавливается, и у ряда форм раскручивание идет дальше; сердце ложится все больше кпереди от ктенидия, ктенидий все более направлен дистальным концом кзади, анальное отверстие все более приближается к медиальной плоскости. Так, уже у *Philine aperta* (*Tectibranchia*) раскручивание доходит до 135° (рис. 72, Б). Формой и

способом ношения раковины такую степень раскручивания уже объяснить нельзя, оно, несомненно, вызвано какими-то другими регулятивными процессами, направленными на восстановление двусторонней симметрии.

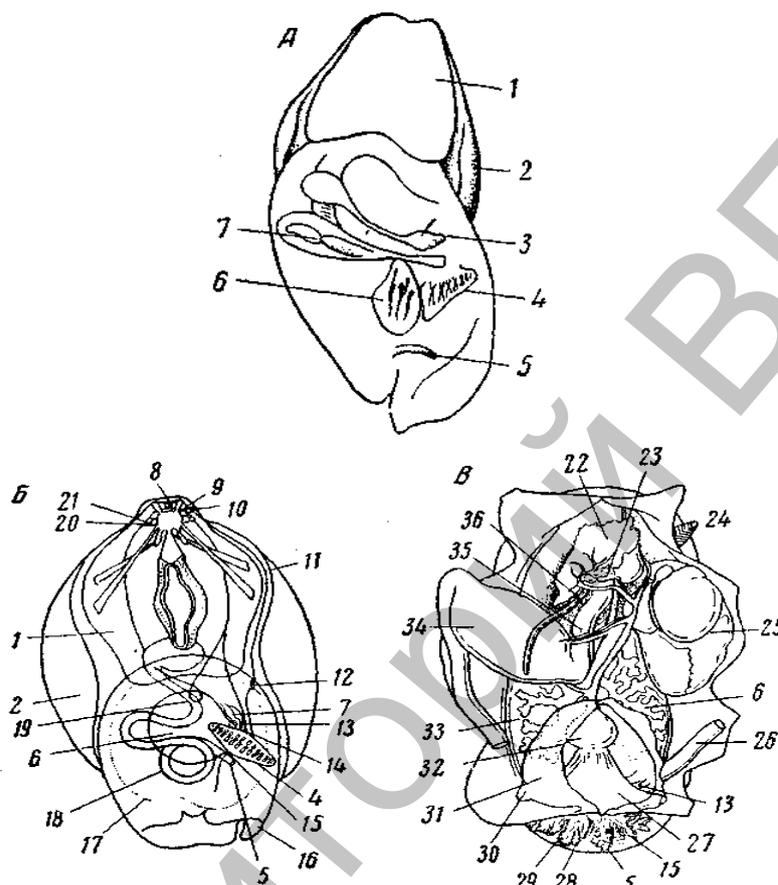


Рис. 72. Организация Opisthobranchia

А – *Scaphander Ugnarius* со спинной стороны, раковина удалена, органы просвечивают; Б – *Philine aperta* со спинной стороны, схема организации; В – *Doris pilosa*, вскрыта со спинной стороны

1 – головной щит; 2 – параподий; 3 – гермафродитное половое отверстие; 4 – ктенидий; 5 – задний проход; 6 – почка; 7 – сердце в перикардии; 8 – рот; 9 – церебральный ганглий; 10 – пенис; 11 – семяпровод; 12 – половое отверстие; 13 – реноперикардальное отверстие; 14 – осфрадий; 15 – наружное отверстие почки; 16 – мантия; 17 – раковина; 18 – кишечник; 19 – абдоминальный ганглий; 20 – pedalный ганглий; 21 – плевральный ганглий; 22 – лимфатическая железа; 23 – центральный отдел нервного аппарата; 24 – ринофор; 25 – вспомогательная половая железа; 26 – задний участок кишки (передний перерезан и отведен влево); 27 – предсердие; 28 – жаберная вена; 29 – циркуманальные жабры; 30 – мантийная вена; 31 – вскрытый перикардий; 32 – желудочек сердца; 33 – печень; 34 – желудок; 35 – пищевод; 36 – слюнные железы (из Pelseener)

В надотряде голожаберных (Nudibranchia) исчезает мантийная полость, редукция которой уже намечена у ряда покрытожаберных, и вместе с ней исчезает ктенидий. Это ведет к распаду мантийного набора органов. Половое отверстие (или половые отверстия, если их два или три)

сохраняет свое место справа и спереди. Анальное отверстие иногда помещается еще на правом боку, но очень часто смещается в медиальную плоскость и лежит в этой последней, где-нибудь между серединой спинной стороны и задним концом тела. Почечное отверстие располагается между половым и анальным, нередко тотчас позади полового, но иногда, наоборот, рядом с анальным (*Doris*; рис. 72, Б). Сердце голожаберных обычно лежит в медиальной плоскости тела, впереди середины спинной стороны у большинства и позади середины – у *Doridomorpha*.

Внешняя форма тела у всех голожаберных правильно симметрична, но восстановление симметрии внутренних органов достигает у них весьма различных степеней, как это видно главным образом из положения анального отверстия. В тех случаях, когда оно остается на правом боку (*Tritoniomorpha*, большинство *Aeolidomorpha* и часть *Elysioromorpha*), степень диссимметрии меньше, чем у покрытожаберных. Максимальная степень вторичной двусторонней симметрии достигается у *Doridomorpha* (рис. 73, В), у которых анальное отверстие, окруженное венчиком кожных жабр, лежит на средней линии спины, в задней половине тела. Впереди него строго симметрично лежит сердце; единственное предсердие обращено кзади и выкачивает кровь из жабр, желудочек обращен кпереди. Вентрально от сердца лежит также почти симметричная почка; наружное выделительное отверстие лежит рядом с анальным, справа; реноперикардальное отверстие – в правом заднем углу перикардия. Нервный аппарат, как и у большинства заднежаберных, имеет укороченные коннективы, сконцентрирован в голове и уже в силу одного этого, не говоря о раскручивании, лишен и следов хиастоневрии. Половое отверстие остается спереди справа.

Диссимметрия полового аппарата и почек свойственна всем брюхоногим и возникает независимо от диссимметрии всей остальной организации. Помимо этих органов, *Doris* представляется нам животным, вполне симметричным, и притом с тем заднемедиальным положением анального отверстия, которое свойственно головоногим, лопатоногим и т.д. и которое мы приписываем также и прототипу брюхоногих. Однако эта кажущаяся простота доридид связана с редукцией ряда органов и является, как мы видели, итогом чрезвычайно сложных торсионных и деторсионных процессов, продуктом вторичной регуляции после глубочайших нарушений симметрии. Наиболее ясным следом этих процессов является строение сердца *Doridomorpha*. Хотя сердце и симметрично, но наличие единственного предсердия представляет явление, совершенно чуждое примитивным моллюскам. Оно сразу показывает, что симметрия здесь не примитивная, а является результатом вторичной регуляции.

9.6. Вопросы для самоконтроля

1. Проявление диссимметрии у насекомых ракообразных.

2. Диссиметрия у пластинчатожаберных моллюсков.
3. Личиночное закручивание как причина развития диссиметрии гастропод.
4. Возникновение и ликвидация хисатоневрии у гастропод.
5. Развитие диссиметрии у переднежаберных.
6. Явления диссиметрии у легочных заднежаберных.

Репозиторий ВГУ

ЛИТЕРАТУРА

1. Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. – М., 1964, т.1. - 432 с., т.2. – 446 с.
2. Беклемишев К.В. Зоология беспозвоночных: Курс лекций. – М., 1979. – 188 с.
3. Гиляров М.С. Биологический энциклопедический словарь. – М., 1986. – 828 с.
4. Догель В.А. Зоология беспозвоночных. – М., 1981. – 606 с.
5. Захваткин А.А. Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных животных. – М., 1949. – 395 с.
6. Иванов А.В. Происхождение многоклеточных животных. – Л., 1968. – 288 с.
7. Иванова-Казас О.М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Простейшие и низшие многоклеточные. – Новосибирск, 1975. – 372 с.
8. Клюге Н.Ю. Современная систематика насекомых. – С.-П., 2000. – 332 с.
9. Лопатин И.К. Функциональная зоология. – Мн., 1998. – 230 с.
10. Мазохин – Поршняков Г.А. Зрение насекомых. – М., 1965. – 277 с.
11. Просир Л. Сравнительная физиология животных. – М. т. 2., 1977. – 571 с.
12. Райков И.Б. Ядро простейших. – Л., 1978. – 328 с.
13. Серавин Л.Н. Простейшие... Что это такое? – Л., 1984. – 174 с.
14. Шарова И.Х. Зоология беспозвоночных. – М., 1999. – 592 с.
15. Царичкова Д.Б. Методические указания к разделу «Сравнительная анатомия низших беспозвоночных». – Киев, 1985. – 22 с.
16. Царичкова Д.Б. Физиология нервной системы и органов чувств насекомых. Киев, 1978. – 48 с.