

**А.А. Литвенков**

# **ЗООЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ**

*Учебно-методический комплекс*

2009

УДК 592(075.8)  
ББК 28.691я73  
Л64

Автор: доцент кафедры зоологии УО «ВГУ им. П.М. Машерова», кандидат биологических наук  
**А.А. Литвенков**

Рецензенты:

доцент кафедры зоологии УО «ВГАВМ», кандидат ветеринарных наук *Н.И. Олехнович*;  
доцент кафедры географии УО «ВГУ им. П.М. Машерова», кандидат биологических наук  
*З.С. Гаврильчик*

УДК 592(075.8)  
ББК 28.691я73

© Литвенков А.А., 2009  
© УО «ВГУ им. П.М. Машерова», 2009

# СОДЕРЖАНИЕ

|                                                                                                                                                                            |     |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| ВВЕДЕНИЕ .....                                                                                                                                                             | 4   |
| ПРИМЕРНЫЙ ТЕМАТИЧЕСКИЙ ПЛАН ЛЕКЦИЙ .....                                                                                                                                   | 5   |
| ЛЕКЦИЯ № 1. Введение. Предмет и задачи курса. Царство Животные. Подцарство Одноклеточные. Тип Саркомастигофоры. Общая характеристика подтипов Саркодовые, Жгутиковые ..... | 6   |
| ЛЕКЦИЯ № 2. Тип Апикомплексы. Класс Споровики. Циклы развития грегаринов, кокцидий малярийного плазмодия. Тип Микроспоридии. Тип Миксоспоридии .....                       | 30  |
| ЛЕКЦИЯ № 3. Тип Инфузории. Классификация. Филогения Простейших .....                                                                                                       | 42  |
| ЛЕКЦИЯ № 4. Подцарство Многоклеточные Животные. Тип Губки .....                                                                                                            | 50  |
| ЛЕКЦИЯ № 5. Тип Кишечнополостные. Класс Гидроидные. Класс Сцифоидные. Класс Коралловые полипы. Тип Гребневики .....                                                        | 63  |
| ЛЕКЦИЯ № 6. Тип Плоские черви. Класс Ресничные черви. Класс Трематоды. Класс Моногенетические сосальщики. Класс Ленточные черви .....                                      | 75  |
| ЛЕКЦИЯ № 7. Тип Круглые или Первичнополостные черви. Класс Брюхоресничные черви. Класс Собственно круглые черви .....                                                      | 93  |
| ЛЕКЦИЯ № 8. Целомические животные. Тип Кольчатые черви .....                                                                                                               | 107 |
| ЛЕКЦИЯ № 9. Тип Мягкотелые, или Моллюски .....                                                                                                                             | 117 |
| ЛЕКЦИЯ № 10. Тип Членистоногие. Подтип Жабродышащие. Класс Ракообразные .....                                                                                              | 129 |
| ЛЕКЦИЯ № 11. Подтип Хелицерные. Класс Паукообразные ..                                                                                                                     | 139 |
| ЛЕКЦИЯ № 12. Подтип Трахейнодышащие. Надкласс Многоножки .....                                                                                                             | 147 |
| ЛЕКЦИЯ № 13. Надкласс Шестиногие. Особенности организации насекомых .....                                                                                                  | 155 |
| ЛЕКЦИЯ № 14. Надтип Вторичноротые. Тип Иголокожие. Этапы филогении основных групп беспозвоночных..                                                                         | 187 |
| ЛАБОРАТОРНЫЙ ПРАКТИКУМ .....                                                                                                                                               | 202 |
| ЛИТЕРАТУРА .....                                                                                                                                                           | 207 |

## ВВЕДЕНИЕ

В учебно-методическом комплексе представлены методические материалы по курсу «Зоология беспозвоночных», которые включают примерный план лекций и тематику лабораторных занятий (рассчитан на 38 часов и изложен согласно базовой программе учреждения образования «БГПУ имени Максима Танка»). Для самоконтроля степени усвоения материала после каждой лекции предусмотрены вопросы.

Основная цель учебно-методического комплекса «Зоология беспозвоночных» – изучение биоразнообразия животных, их адаптаций к условиям существования, роли в биоценозах, взаимоотношений человека и животных.

Учебное издание подготовлено с учетом научных достижений зоологии и смежных наук. Особое внимание уделяется паразитическим группам беспозвоночных, а также практическому значению животных.

УМК предназначен для биологических специальностей дневной формы обучения и ОЗО.

## ПРИМЕРНЫЙ ТЕМАТИЧЕСКИЙ ПЛАН ЛЕКЦИЙ

| №<br>п/п | Название темы                                                                                                                                             | Количество<br>часов |
|----------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------|
| 1.       | Введение. Предмет и задачи курса. Царство Животные. Подцарство Одноклеточные. Тип Саркомастигофоры. Общая характеристика подтипов Саркодовые, Жгутиковые. | 4                   |
| 2.       | Тип Апикомплексы. Класс Споровики. Циклы развития грегаринов, кокцидий малярийного плазмодия. Тип Микроспоридии. Тип Миксоспоридии.                       | 2                   |
| 3.       | Тип Инфузории. Классификация. Филогения Простейших.                                                                                                       | 2                   |
| 4.       | Подцарство Многоклеточные Животные. Тип Губки.                                                                                                            | 2                   |
| 5.       | Тип Кишечнополостные. Класс Гидроидные. Класс Сцифоидные. Класс Караловые полипы. Тип Гребневики.                                                         | 2                   |
| 6.       | Тип Плоские черви. Класс Ресничные черви. Класс Трематоды. Класс Моногенетические сосальщики. Класс Ленточные черви.                                      | 4                   |
| 7.       | Тип Круглые или Первичнополостные черви. Класс Брюхоресничные черви. Класс Собственнокруглые черви.                                                       | 2                   |
| 8.       | Целомические животные. Тип Кольчатые черви.                                                                                                               | 2                   |
| 9.       | Тип Мягкотелые, или Моллюски.                                                                                                                             | 2                   |
| 10.      | Тип Членистоногие. Подтип Жабродышащие. Класс Ракообразные.                                                                                               | 2                   |
| 11.      | Подтип Хелицеровые. Класс Паукообразные.                                                                                                                  | 2                   |
| 12.      | Подтип Трахейнодышащие. Надкласс Многоножки.                                                                                                              | 2                   |
| 13.      | Надкласс Шестиногие. Особенности организации Насекомых.                                                                                                   | 6                   |
| 14.      | Надтип Вторичноротые. Тип Иголокожие. Этапы филогении основных групп беспозвоночных.                                                                      | 4                   |

**ВВЕДЕНИЕ. ПРЕДМЕТ И ЗАДАЧИ КУРСА. ЦАРСТВО  
ЖИВОТНЫЕ. ПОДЦАРСТВО ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ.  
ТИП САРКОМАСТИГОФОРЫ.  
ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА  
ПОДТИПОВ САРКОДОВЫЕ, ЖГУТИКОВЫЕ**

**Введение. Общие сведения о зоологии**

Зоология есть наука о животном мире. Хотя отдельные ее разделы касаются строения, жизненных функций, поведения и связей организмов как единого целого со средой, все же объектом зоологии оказываются не отдельные животные и даже не отдельные их типы, а все животное царство в целом. Зоология является составной частью биологии, изучающей живую природу.

Живые организмы по своей структуре несравненно сложнее объектов неживой природы, соответственно этому и биология гораздо сложнее физики и химии. Все живые организмы относятся к нескольким царствам. Животное царство – это часть живого мира, характеризующаяся гетеротрофным питанием и подвижностью. В этом главные отличия животных от растений. На первый взгляд различия между растениями и животными настолько очевидны, что не требуют обоснований. Однако приведенное выше определение животного царства нуждается в дополнениях, главным образом из-за ряда исключений и пограничных случаев. Возьмем, к примеру, питание растений и животных. Первые из них – автотрофы. Они способны синтезировать питательные вещества из простых молекул в процессе фотосинтеза. Животные – гетеротрофы, добывают энергию путем поглощения питательного материала, синтезируемого растениями или другими живыми организмами. Они нуждаются в готовых органических соединениях, поскольку сами синтезировать их не могут. Однако грибы и многие бактерии, относящиеся к другим царствам, также гетеротрофы.

Далее, отнесение живых организмов к царству животных только на основе их подвижности также недостаточно аргументировано. Среди животных немало сидячих, прикрепленных организмов, например, губки, коралловые полипы, морские лилии или ряд моллюсков. С другой стороны, существуют подвижные растения, особенно из одноклеточных (зеленые жгутиконосцы). Не абсолютны и такие признаки, как наличие толстых целлюлозных оболочек в клетках растений и тонкой мембраны в животных клетках, ограниченный определенным периодом рост животных и продолжающийся всю жизнь рост расте-

ний и т.д. Среди животных оболочники имеют целлюлозные оболочки клеток, а крокодилы и черепахи растут в течение всей жизни. Поэтому правильнее будет характеризовать животных как организмы, обладающие комплексом следующих признаков. Большинство животных подвижно; их клетки покрыты тонкой мембраной; основные органы расположены внутри тела, имеющего довольно постоянную форму; рост обычно приурочен к определенному периоду развития; они гетеротрофы, а конечные продукты их обмена веществ – углекислый газ, вода и мочеви́на. Этот комплекс признаков в целом удовлетворительно отвечает на вопрос, что такое животное.

Задачи зоологии весьма разнообразны. С одной стороны, это изучение строения (внешнего и внутреннего) и функционирования животных организмов, их индивидуального развития, географического распространения, с другой – изучение взаимоотношений животных с другими организмами, в том числе с другими животными, выявление зависимости животных от условий среды обитания, изучение исторического развития различных групп и т.д. Так как среди животных немало видов, прямо или косвенно используемых человеком, а также вредителей культурных растений и переносчиков различных заболеваний, зоология интересуется и практическим значением животных, а полученные в результате зоологических исследований данные широко применяются в сельском и лесном хозяйстве, рыбоводстве, медицине и ветеринарии.

Разнообразие животного мира земного шара, разносторонность задач и многообразие методов исследования привели к выделению многих самостоятельных зоологических дисциплин.

**Морфология животных** изучает внешнее (собственно морфология) и внутреннее (анатомия) строение. К ней же относятся гистология, изучающая микроскопическое строение тканей и органов, цитология, исследующая структурные особенности клеток животных, эмбриология – наука о закономерностях индивидуального развития. Большинство морфологических дисциплин основано на сравнительном изучении строения различных животных, что позволяет называть их сравнительной анатомией, сравнительной эмбриологией и т.д.

**Физиология животных** – наука о жизненных процессах, проходящих в организме животных, таких, как питание и пищеварение, дыхание, кровообращение, выделение, нервная деятельность и т.д. В наше время все эти процессы изучаются также в сравнительном плане, и поэтому физиология стала сравнительной физиологией. Поведение животных изучает этология.

**Экология животных** как часть общей экологии исследует взаимоотношения животных с окружающей средой и все разнообразие приспособлений животных к среде, обеспечивающих их выживание, расселение, размножение и развитие.

**Генетика животных** изучает применительно к животным организмам закономерности наследственности и изменчивости.

**Систематика животных** вместе с *филогенетикой* – фундаментальный раздел зоологии, синтезирующий данные всех отраслей биологии, изучающих животных. Систематика отражает естественную систему организмов с их объективно существующими родственными взаимоотношениями. Исходный раздел систематики – фаунистика изучает состав и особенности животного мира нашей планеты. С другой стороны, фаунистику можно считать частью *зоогеографии* – науки о географическом распространении животных.

Наряду с перечисленным существует и другое деление зоологии – по объектам исследования. Так выделяются науки о простейших – *протозоология*, о насекомых – *энтомология*, о рыбах – *ихтиология*, о птицах – *орнитология* и т.п.

Зоология тесно связана с практической деятельностью человека и не только с теми ее видами, в которых прямо используются зоологические объекты (пчеловодство, рыборазведение, борьба с вредителями и т.д.), но и с делом охраны природы и реконструкции животного мира. Без зоологических знаний в этих видах своей деятельности человек был бы безоружен.

Современная биология изучает живое на всех уровнях его организации – от молекулярного до биосферного. При этом мы наблюдаем постепенное усложнение уровней организации; на каждом уровне рождается новое качество, не свойственное предшествующему уровню. В то же время на каждом последующем уровне используются свойства простых компонентов, лежащих в основе более сложных систем.

## **Очерк истории зоологии**

Зоология – одна из классических биологических наук. Ее зарождение, не считая периода первичного накопления сведений о животных, связано с античными временами. Великий ученый и мыслитель Древней Греции – Аристотель, считающийся родоначальником ряда наук, в IV в. до н. э. впервые систематизировал накопленные знания о животных и разделил все известные ему виды на две группы – животных, имеющих кровь, и животных без крови. К первой группе им были отнесены позвоночные животные (звери, птицы, пресмыкающиеся, рыбы), ко второй – беспозвоночные (насекомые, раки, моллюски, черви). Аристотель впервые выдвинул идею о соподчинении частей организма, которая много позже будет воплощена в учении о корреляциях.

Эпоха Римской империи оставила нам многотомный труд Кая Плиния (23–79 гг. н.э.) «Естественная история», в котором два тома посвящены живым организмам. Правда, большей частью это были сведения, почерпнутые из работ Аристотеля.

Падение Римской империи и установление господства христианской церкви привели к упадку наук.

Лишь в последовавшую за средневековьем эпоху Возрождения (с XV в.) возобновляется накопление зоологических знаний. Ученых интересовало главным образом строение организма, поэтому наибольшие успехи были достигнуты в области анатомии. Знаменитый художник и ученый Леонардо да Винчи, изучая кости и суставы, установил сходство в строении костей ноги лошади и человека, несмотря на их внешнюю непохожесть. Тем самым он открыл явление гомологии, которое в дальнейшем объединило многих внешне различных животных и помогло заложить основу теории эволюции. Своего расцвета природоведение эпохи Возрождения достигло в трудах швейцарца Конрада Геснера (1516–1565), сообщившего много сведений о животных, хотя зачастую не оригинальных, а почерпнутых из трудов древних ученых.

В XVI–XVII вв. большой вклад в изучение анатомии животных, а также человека внесли врачи. Крупнейшим анатомом эпохи Возрождения был Андреас Везалий (1514–1564), опубликовавший первую наиболее точную работу по анатомии человека. Габриэль Фаллопий (1523–1562) изучал органы размножения. Ему принадлежит описание труб, идущих от яичников к матке. Бартоломео Эустахио (1510–1574) открыл трубу, соединяющую ухо с горлом. Изучая кровообращение, Уильям Гарвей (1578–1657) обнаружил существование в сердце односторонне действующих клапанов и доказал, что кровь течет по венам в сердце и затем поступает в артерии, т.е. постоянно движется в одном направлении. Книга Гарвея «Анатомическое исследование о движении сердца и крови у животных» (1628) вызвала полный переворот в истории зоологии.

Большое значение для развития зоологии имело изобретение микроскопа. Голландец Антон Левенгук (1632–1723) при помощи изготовленного им микроскопа дал первое описание кровяных телец и капилляров, его помощник первым увидел сперматозоиды, но главным было открытие простейших, сделанное при рассматривании под микроскопом капли воды. В этот же период английский ученый Роберт Гук выполнил ряд тонких микроскопических работ и в 1665 г. опубликовал книгу «Микрография», в которой впервые в истории биологии была изображена клетка. Это открытие имело важные последствия.

В конце XVII – первой половине XVIII в. были заложены основы систематики животного мира. Первую попытку в этом направлении сделал английский натуралист Джон Рей (1628–1705). В книге «Систематический обзор животных», вышедшей в 1693 г., Рей предложил классификацию животных, базирующуюся на совокупности внешних признаков. Несмотря на несовершенство классификации Рея, принцип, поло-

женный в ее основу, получил развитие в трудах знаменитого шведского ученого Карла Линнея (1707–1778). В 1735 г. Линней опубликовал книгу «Система природы», в которой изложил свою классификацию растений и животных. Он по праву считается основателем систематики, изучающей классификацию видов живых организмов.

Бликие виды Линней группировал в роды, близкие роды – в отряды, а близкие отряды – в классы. Все известные виды животных были сгруппированы в 6 классов: млекопитающие, птицы, рептилии, рыбы, насекомые и черви. Каждый вид у Линнея имел двойное латинское название: первое слово в нем – название рода, второе – видовое название. Форма бинарной (двойной) номенклатуры сохранилась до сих пор. Следует, однако, сказать, что Линней стоял на позиции неизменяемости видов, хотя в конце концов был вынужден допустить возможность образования новых видов путем гибридизации.

В конце XVIII – начале XIX в. французский зоолог Жорж Кювье (1769–1832) разработал основы сравнительной анатомии животных и, в частности, учение о корреляциях. Кювье был основоположником палеонтологии. На основе этих работ в 1825 г. Анри Бленвиль ввел в систему понятие типа как высшую таксономическую единицу. Французский биолог Жорж Бюффон (1707–1788) высказал идею изменчивости видов под влиянием окружающей среды. Бюффон – автор 44-томной энциклопедии «Естественная история»; он установил наличие у животных рудиментарных органов, которые были когда-то нормально развитыми. Другой французский естествоиспытатель Жан Батист Ламарк (1744–1829) посвятил себя детальному изучению исторического развития живой природы. Он впервые ввел в употребление термины «беспозвоночные» и «позвоночные животные», много работал над систематизацией беспозвоночных. В процессе таксономических работ ему неоднократно приходилось задумываться над вероятностью эволюционного процесса. Его главный труд «Философия зоологии» (1809) посвящен изложению научной теории эволюции животного мира.

Русские ученые К.Ф. Рулье и К.М. Бэр призывали изучать животных в их естественном окружении и во взаимодействии со средой обитания. Рулье по праву можно считать основоположником экологии. К.М. Бэр – автор выдающихся исследований в области эмбриологии животных, создатель учения о зародышевых листках.

Значительное влияние на развитие зоологии оказала сформулированная в конце 30-х годов XIX в. клеточная теория. Ее создатели – М. Шлейден и Т. Шванн. Эта теория убедительно показала единство живых организмов на клеточном уровне.

С выходом в свет знаменитого труда Чарльза Дарвина (1809–1882) «Происхождение видов» (1859) начинается новый период в развитии биологии в целом и зоологии в частности. В книге Дарвина изложено

эволюционное учение и определен основной фактор эволюции – естественный отбор.

Идеи Ч. Дарвина использовались рядом зоологов для разработки истории животного мира. Наибольший вклад в развитие филогении животных в XIX в. внесли такие ученые, как Э. Геккель и Ф. Мюллер. Последний, будучи эмбриологом, открыл закономерности индивидуального развития (онтогенеза) животных. Значение эмбриологических данных для изучения эволюции было ясно еще Дарвину. В 1866 г. Э. Геккель сформулировал свой «биогенетический закон», согласно которому зародыши в процессе развития повторяют в сокращенном виде эволюционный путь, пройденный их предками («онтогенез повторяет филогенез»).

Доказательства эволюции, приведенные Ч. Дарвином, возбудили большой интерес к сравнительному изучению различных групп животных, в связи с чем возникают такие науки, как эволюционная сравнительная анатомия и эволюционная сравнительная эмбриология. В создании последней ведущая роль принадлежит русским зоологам И.И. Мечникову и А.О. Ковалевскому. Выводы сравнительной эмбриологии, основанные на эволюционном учении, служили веским доказательством в пользу единства происхождения всех типов животного царства. Уже в начале XX в. эмбриональное развитие большинства типов животных было детально выяснено. В это же время В.О. Ковалевский работами по ископаемым копытным заложил основы эволюционной палеозоологии. Чрезвычайно быстро развиваются систематика и зоогеография. Необходимо указать, что еще в додарвиновские времена Н.А. Северцов (1827–1885) установил связь между особенностями фауны и физико-географическими условиями, в которых развивается эта фауна. Тем самым была заложена основа экологической зоогеографии.

Русские зоологи сформулировали главные положения и методические принципы теоретической экологии. Московский профессор К.Ф. Рулье впервые в мировой литературе показал значение изучения животных в сообществе с другими организмами и фактически сформулировал идею о популяции. В конце XIX – начале XX в. была проведена большая серия исследований, содержание которых сводится к применению экологических принципов при разработке практических проблем в области охотничьего хозяйства и борьбы с вредителями (М.Н. Богданов, Л.П. Сабанеев, А.А. Силантьев, Б.М. Житков и др.).

В XX в. проводились основные исследования фауны Мирового океана. Фундамент наших знаний зоогеографии северных морей заложил К.М. Дерюгин, а картину состава и биоценотического распределения донной фауны Черного моря дал в классическом труде «К вопросу об изучении жизни Черного моря» (1913) С.А. Зернов. Экспе-

диционными судами «Витязь» (СССР) и «Галатея» (Дания) изучены глубины Мирового океана до 11 тыс. м и сделаны выдающиеся зоологические открытия. К числу замечательных открытий следует отнести находку «живого ископаемого» – моллюска из класса моноплакофор, расшифровку систематического положения и установление нового типа морских животных – погонофор (А.В. Иванов) и многие другие.

В СССР после Великой Октябрьской социалистической революции развитие зоологической науки получило мощный импульс. Следуя славным традициям отечественных ученых, советские зоологи продолжали разработку проблем филогенеза животных на основе сравнительной анатомии и эмбриологии (В.Н. Беклемишев, П.П. Иванов, В.А. Догель, А.В. Иванов, Н.А. Ливанов, И.И. Шмальгаузен, Д.М. Федотов). Большое внимание уделялось изучению паразитических животных – простейших, червей и членистоногих. Научные школы В.А. Догеля, К.И. Скрябина и Е.Н. Павловского внесли большой вклад в разработку учения о природной очаговости трансмиссивных заболеваний, гельминтологии, экологической паразитологии.

Очень велик объем выполненных нашими учеными энтомологическими работ. Насекомые – крупнейшая группа во всем животном царстве. Среди них много вредных видов, переносчиков заболеваний человека и домашних животных, но имеется немало и полезных – опылители цветковых растений, производители ценных продуктов (мед, шелк, воск). В области энтомологии велик вклад таких ученых, как Н.А. Холодковский, А.П. Семенов-Тянь-Шанский, А.С. Данилевский, Г.Я. Бей-Биенко, М.С. Гиляров и др.

### **Планы строения животных**

В настоящее время описано свыше миллиона видов животных. При сравнении представителей разных типов и классов создается впечатление, что они необычайно разнообразны. Тем не менее, различия между животными не бесконечны.

Ученые установили несколько планов сходства, в которые укладывается большое число вариантов. План строения – это общее, характерное для множества групп. Варианты же – это частности, детали, которые первыми бросаются в глаза и нередко маскируют принадлежность животного к определенному типу. Общность планов строения указывает на гомологию – сходство, основанное на родстве организмов.

За немногими исключениями, животные отличаются симметричным строением. Различают два типа симметрии – радиальную, или лучевую, и билатеральную, или двустороннюю. Оба этих типа одновременно встречаются только у беспозвоночных животных. Позвоночные – всегда билатеральны.

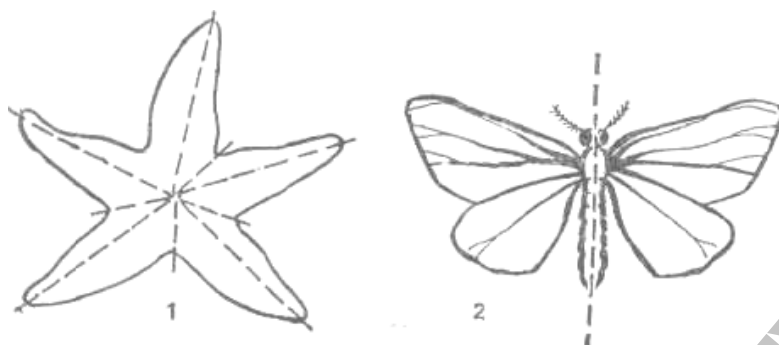


Рис. 1. Типы симметрии животных  
1 – радиальная; 2 – билатеральная.

В теле радиально-симметричного животного (рис. 1,1) можно различить главную продольную ось, вокруг которой в радиальном (лучевом) порядке расположены органы. Порядок радиальной симметрии зависит от числа повторяющихся органов. Если вокруг этой воображаемой главной оси расположено 5 одинаковых органов, то симметрия называется пятилучевой, если 4 – четырехлучевой и т.д. Вследствие этого через тело животного (его центр) можно провести строго определенное число плоскостей симметрии, которыми тело делится на две половины, зеркально изображающие друг друга.

Радиальная симметрия наблюдается у нескольких групп беспозвоночных (кишечнополостные, иглокожие и др.), которые характеризуются тем, что ведут (или их предковые формы вели) прикрепленный образ жизни. Значит, сидячий образ жизни способствует развитию лучевой симметрии (Догель, 1981). Биологическое объяснение такого строения заключается в следующем. Сидячие животные одним полюсом (аборальным) прикрепляются к субстрату, другой же полюс (оральный), на котором находится ротовое отверстие, свободен. Этот полюс со всех сторон поставлен в идентичные условия по отношению к факторам окружающей среды. Поэтому различные органы одинаково развиваются на радиально расположенных частях тела, а главная ось соединяет оба полюса.

Билатеральная симметрия тела животного характерна тем, что через это тело можно провести только одну плоскость симметрии, делящую его на две равные (зеркально отражающие друг друга) половины – левую и правую. Двусторонняя симметрия возникла у животных при переходе их планктонных предков к жизни и передвижению на дне. При этом, кроме переднего и заднего концов тела, у них стали различаться спинная (дорзальная) и брюшная (вентральная) стороны (рис. 1,2). Примерами билатерально-симметричных животных могут служить черви, членистоногие, все хордовые животные, в том числе и человек.

Биологическое объяснение билатеральности заключается в следующем. При переходе к ползающему (на дне) образу жизни две сто-

роны животного – брюшная и спинная – попадают в разные условия по отношению к факторам среды. Один конец тела становится передним и к нему сдвигается ротовое отверстие, а также органы чувств. Это и понятно, поскольку при движении этот конец первым встречает источники раздражения. Главная ось тела проходит от переднего полюса, на котором оказывается рот, до заднего, где расположено анальное отверстие. Боковые части находятся в равном положении. Единственную плоскость симметрии можно провести только «разрезав» животное на левую и правую половины вдоль главной оси тела.

### **Система животного мира**

Систематика – наука о разнообразии живой материи, занимается классификацией организмов для построения системы, отражающей их родственные, или генеалогические, связи. К. Линней считал, что без систематики биологическая наука превращается в хаос. И действительно, какая бы проблема в биологии ни решалась, всегда необходимы четкая систематическая характеристика избранных для исследования объектов и представление об их историческом происхождении. В современной систематике животных используются не только морфологические особенности, но и физиологические, генетические, биохимические, экологические, географические. Таким образом, систематика, с одной стороны, базируется на достижениях многих биологических дисциплин, а с другой – способствует их развитию.

Основными систематическими категориями в классификации животного мира начиная с XIX в. приняты: тип (Phylum), класс (Classis), отряд (Ordo), семейство (Familia), род (Genus) и вид (Species). В дальнейшем прибавились высшие категории: разделы (Divisio), царства (Regnum). По мере усложнения системы животного мира понадобилось введение дополнительных систематических категорий, с приставкой sub – под и super – над, например: надкласс (Superclassis), подкласс (Subclassis) и т.п.

Выделение самых высших систематических категорий базируется на признаках уровня организации (одноклеточные – многоклеточные; первичнополостные – вторичнополостные). Характеристика типов животных включает план строения, т.е. особенности симметрии и общей морфологической архитектоники. Большой вклад в учение о морфотипах строения внесли работы русских зоологов В.Н. Беклемишева, А.В. Иванова.

В данном учебном издании мы принимаем следующую систему животных:

## Царство Животные (Zoa)

Подцарство Простейшие, или Одноклеточные (Protozoa) Тип Саркомастигофоры (Sarcomastigophora) Тип Апикомплексы (Apicomplexa) Тип Миксоспоридии (Myxozoa) Тип Микроспоридии (Microspora) Тип Инфузории (Ciliophora) Тип Лабиринтулы (Labirinthomorpha) Тип Асцетоспоридии (Ascetospora)

Подцарство Многоклеточные (Metazoa) Надраздел Фагоцителлообразные (Phagocytellozoa)

Тип Пластинчатые (Placozoa) Надраздел Паразои (Parazoa)

Тип Губки (Porifera, или Spongia) Надраздел Эуметазои (Eumetazoa) Раздел Лучистые (Radiata)

Тип Кишечнополостные (Coelenterata)

Тип Гребневики (Ctenophora) Раздел Двустороннесимметричные (Bilateria) Подраздел Бесполостные (Acoelomata)

Тип Плоские черви (Plathelminthes)

Тип Немательминты (Nemathelminthes)

Тип Немертины (Nemertini) Подраздел Вторичнополостные (Coelomata)

Тип Кольчатые черви (Annelida)

Тип Моллюски (Mollusca)

Тип Онихофоры (Onychophora)

Тип Членистоногие (Arthropoda)

Тип Погонофоры (Pogonophora)

Тип Щупальцевые (Tentaculata)

Тип Щетинкочелюстные (Chaetognatha)

Тип Иголокожие (Echinodermata)

Тип Полухордовые (Hemichordata)

Тип Хордовые (Chordata)

Животное царство подразделяют на два подцарства: подцарство Одноклеточные (Protozoa) и подцарство Многоклеточные (Metazoa). В соответствии с системой А.В. Иванова, Metazoa подразделены на три надраздела. Первый надраздел – Фагоцителлозои, или Фагоцителлообразные (Phagocytellozoa), – включает самых примитивных многоклеточных со слабой дифференциацией клеток. Вторым надразделом – Паразои (Parazoa) представляет также низкоорганизованных многоклеточных, с большим разнообразием клеток, однако без оформленных органов и тканей. Третий надраздел – Эуметазои (Eumetazoa) представляет собой высших многоклеточных с дифференцированными тканями и органами. В пределах последнего надраздела выделяют два раздела – Лучистые (Radiata) и Двусторонне-симметричные, или Билатеральные (Bilateria). Лучистые обладают радиальной симметрией, при которой через тело животных можно провести несколько

плоскостей, делящих его на одинаковые участки с повторяющимися органами. Этот тип симметрии характерен для малоподвижных и прикрепленных форм. Все радиальные состоят из двух слоев клеток: эктодермы (наружного) и энтодермы (внутреннего), поэтому их еще называют двуслойными (Diblastica).

Тело билатеральных животных можно подразделить лишь одной плоскостью на две симметричные половины. Bilateria относятся к трехслойным животным, у которых все органы развиваются из трех зародышевых листков: наружного – эктодермы, внутреннего – энтодермы и среднего – мезодермы. Раздел билатеральных животных включает два подраздела: бесполостных (Acoelomata) и вторичнополостных (Coelomata). У первых промежутки между органами заполнены паренхиматозными клетками, иногда частично резорбированными, а у вторых имеется вторичная полость тела, выстланная мезодермальным эпителием. Coelomata – многоклеточные животные с высоким уровнем организации.

### **Подцарство одноклеточные (protozoa)**

Одноклеточные – это животные на клеточном уровне организации. В подавляющем большинстве они микроскопически малы, число современных видов свыше 30 тыс. Хотя одноклеточные состоят из одной клетки, они обладают всеми функциями организма. В теле их можно найти мембрану, ядро, цитоплазму с органоидами – митохондриями, рибосомами и другими, а также со специальными органеллами. К ним относятся вакуоли, фибриллярные образования и др. Одноклеточным присущ жизненный цикл – совокупность всех стадий развития, которые в существовании каждого вида повторяются с определенной закономерностью. Обычно цикл начинается с зиготы, соответствующей оплодотворенному яйцу многоклеточных. За этой стадией следует однократное или несколько раз повторяющееся деление клетки – бесполое размножение. После этого образуются половые клетки – гаметы, которые, сливаясь попарно, снова дают зиготу, и цикл завершается. В жизненном цикле нередко наблюдается инцистирование – переход к покоящейся стадии.

Одноклеточные обитают во всех средах и имеют всесветное пространство. Среди них много паразитов животных и человека.

Согласно современным концепциям, в протозоологии простейшие подразделены на семь типов:

Тип Саркомастигофоры (Sarcomastigophora) – 25 тыс. видов

Тип Апикомплексы (Apicomplexa) – 4800 видов

Тип Микроспоридии (Microspora) – 800 видов

Тип Миксоспоридии (Mycetozoa) – 875 видов

Тип Инфузории (Ciliophora) – 7500 видов

Тип Лабиринтулы (Labyrinthomorpha) – 35 видов

Тип Асцетоспоровые (Ascetospora) – 30 видов

В основу подразделения простейших на типы положены принципы строения их ядерного аппарата, органелл движения, ряда микроструктур, типов размножения и жизненных циклов.

Сравнительная характеристика типов простейших приведена в табл. 1.

Таблица 1

**Сравнительная характеристика типов простейших (по Шаровой)**

| Типы                               | Органеллы движения   | Ядерный аппарат                                 | Половой процесс | Споры                                 | Образ жизни               |
|------------------------------------|----------------------|-------------------------------------------------|-----------------|---------------------------------------|---------------------------|
| Саркомастигофоры (Sarcostigophora) | Жгутики, псевдоподии | Одноклеточные, многоклеточные                   | Копуляция гамет | Нет                                   | Свободноживущие           |
| Апикомплексы (Apicomplexa)         | Жгутиковые гаметы    | Одноклеточные, многоклеточные                   | Копуляция гамет | Многочлещековые спорозоидами          | Паразиты                  |
| Миксоспоридии (Mixosporidia)       | Нет                  | Многоядерные с дуализмом                        | Автогамия       | Многочлещековые с полярными капсулами | Паразиты                  |
| Микроспоридии (Microsporida)       | Нет                  | Одноклеточные                                   | Автогамия       | Одноклеточные с полярной нитью        | Паразиты                  |
| Инфузории (Ciliophora)             | Реснички             | Многоядерные с дуализмом                        | Конъюгация      | Нет                                   | Свободноживущие, паразиты |
| Асцетоспоридии (Ascetosporida)     | Нет                  | Многоядерные без дуализма                       | Нет             | Многочлещековые без полярных капсул   | Паразиты                  |
| Лабиринтулы (Labyrinthomorpha)     | Жгутиковые зооспоры  | Многоядерные в многоклеточной структуре колоний | Нет             | Нет                                   | Свободноживущие           |

Так, саркомастигофоры характеризуются наличием органелл движения: жгутиков и псевдоподий, ядрами одного типа (за редкими исключениями), половым процессом (если он имеется) по типу копу-

ляции. Апикомплексы, как исключительно паразитическая группа простейших, обладают особым комплексом органелл на переднем (апикальном) конце молодых клеток для проникновения в клетку хозяина. У них отсутствуют органеллы движения, а жгутики имеются только у мужских гамет. У большинства наблюдается половой процесс – копуляция, и у многих образуются из зиготы ооциста со спорами, с молодыми паразитами – спорозонтами.

Микроспоридии – внутриклеточные паразиты, образующие одноклеточные споры с амебоидным зародышем – споробластом и с одной полярной нитью, свернутой спирально внутри споры. При выстреливании полярной нити амебоидный зародыш по каналу нити попадает в клетку хозяина. Затем в зародыше происходит автогамия – слияние ядер.

Миксоспоридии – тканевые паразиты животных, имеющие форму плазмодия с множеством ядер. У них наблюдается ядерный дуализм. Они образуют многоклеточные споры с несколькими полярными капсулами, в каждой из которых находится свернутая спирально полярная нить, половой процесс – автогамия.

Инфузории передвигаются при помощи органелл движения – ресничек или их производных; обладают ядерным дуализмом и полиэнергидностью. Половой процесс осуществляется при помощи конъюгации.

Лабиринтулы обитают на водных морских растениях и представляют собой лабиринт цитоплазматических тяжей, по которым передвигаются веретеновидные клетки. Размножаются зооспорами со жгутиками.

Асцетоспоровые – паразиты с многоклеточными спорами с одним или несколькими споробластами, но без стрекательных капсул.

### **Тип Саркомастигофоры (Sarcomastigophora)**

Этот тип объединяет амебоидных простейших – саркодовых и жгутиконосцев. Ранее эти группы резко противопоставлялись по органеллам движения. В настоящее время их объединили в один тип в связи с тем, что между саркодовыми и жгутиковыми имеются переходные формы, обладающие сразу двумя типами органелл (Mastigamoeba). Кроме того, нередко наблюдается смена типов органелл в процессе жизненного цикла (гаметы со жгутиками, а взрослые формы – с псевдоподиями). У саркомастигофор может быть одно или несколько одинаковых ядер. Исключение составляют лишь некоторые многоядерные фораминиферы с разными ядрами. Половой процесс – копуляция, но большинство видов размножаются только бесполым путем.

Согласно современной системе, саркомастигофор подразделяют на три подтипа: подтип Саркодовые (Sarcodina), подтип Жгутиковые (Mastigophora), подтип Опалины (Opalinata). Подтип саркодовых включает одноклеточных с псевдоподиями. Эта группа представляет собой преимущественно свободноживущих одноклеточных с голо-

зойным способом питания, редко среди них встречаются паразиты. Гаметы со жгутиками. У жгутиковых наблюдается наивысшее разнообразие типов питания, органелл движения, типов оболочек и других особенностей. Кроме того, среди жгутиконосцев просматриваются переходные формы между одноклеточными растительными и животными жгутиконосцами.

Подтип опалин с многочисленными мелкими жгутиками представляет собой уклонившуюся группу эндопаразитов, у которых в связи с крупными размерами развились полиэнергидность (много ядер) и многожгутиковость.

### **Подтип Саркодовые (Sarcodina)**

Это простейшие без постоянной формы тела, так как покрыты лишь мембраной и не имеют уплотненных оболочек, но могут выделять раковину или внутренний скелет. Передвигаются при помощи псевдоподий или за счет циркуляции цитоплазмы. Жгутики могут присутствовать лишь на кратковременной стадии развития (гаметы, агаметы, зооспоры). Для большинства видов известно лишь бесполое размножение: простое деление надвое или множественное. Половой процесс известен для немногих и осуществляется путем копуляции жгутиковых или амебоидных гамет.

Большинство саркодовых — свободноживущие виды, которые обитают в морях, пресных водах, во влажной почве. Редко среди них встречаются паразиты животных и человека.

Классификация саркодовых недостаточно устоялась в протозоологии. Новейшая система саркодовых очень сложная (выделяют около 12 классов) и вызывает пока еще много возражений. Поэтому мы ограничимся обзором важнейших таксономических групп по общепринятой традиционной системе. Среди саркодовых четко выделяются три класса: класс Корнерюжки (Rhizopoda), класс Лучевики (Radiolaria) и класс Солнечники (Heliozoa). Они хорошо различаются по форме псевдоподий, по скелетным образованиям, жизненным циклам и экологическим особенностям.

Псевдоподии саркодовых могут быть листовидными (лобоподии), нитевидными (филоподии), ветвистыми (ризоподии) и лучеподобными с опорными микротрубочками (аксоподии).

### **Класс Корненожки (Rhizopoda)**

Для корненожек характерны псевдоподии типа лобоподии или ризоподий, подобных ветвящимся корням растений. Отсюда возникло название класса — корненожки. У многих корненожек имеется скелет в форме раковины, органический или минеральный. Для большинства видов характерно только бесполое размножение, а у некоторых на-

блюдается чередование полового и бесполого размножения.

К классу корненожек (Rhizopoda) относятся отряды: отряд Амебы (Amoebina), отряд Раковинные амебы (Testacea), отряд Фораминиферы (Foraminifera).

**Отряд Амебы (Amoebina).** Амебы лишены скелета; ложноножки типа лобоподии, которые варьируют по форме у разных видов. Снаружи амебы покрыты эластичной мембраной – плазмолеммой. Амебы живут в воде или во влажной почве, где питаются одноклеточными водорослями, бактериями. Некоторые виды паразитируют у человека и животных.

Типичным представителем отряда являются пресноводная амеба – протей (*Amoeba proteus*). Это довольно крупный вид амебы, размер которой достигает до 500 мкм. При движении амебы форма тела постоянно меняется, образуются новые псевдоподии. Внутри клетки имеются ядро, сократительная вакуоль и множество пищеварительных вакуолей. При движении амеба как бы обтекает пищевые частицы, которые оказываются внутри цитоплазмы. Цитоплазма выделяет вокруг пищевого комка пищеварительный сок. Так образуется пищеварительная вакуоль. После переваривания пищи из вакуоли удаляются непереваренные остатки через мембрану клетки. Заглатывание твердой пищи называется фагоцитозом. Кроме фагоцитоза, амебе свойствен пиноцитоз – заглатывание жидкости.

Сократительная вакуоль обычно одна, реже две. Они поддерживают постоянство осмотического давления внутри клетки. У пресноводных простейших всегда существует разница в осмотическом давлении с окружающей средой, поэтому в клетку постоянно проникает вода, избыток которой удаляется сократительными вакуолями. У морских и паразитических амеб сократительных вакуолей нет.

Амебы при неблагоприятных условиях инцистируются. Они выделяют вокруг себя плотную оболочку и превращаются в покоящуюся фазу – цисту. Цисты переносят высыхание, действие низких и высоких температур. Они обеспечивают выживаемость вида, а также расселение. Бесполое размножение происходит делением надвое.

В кишечнике человека и домашних животных обитает множество видов амеб. Часть из них не причиняют вреда хозяевам, так как являются их квартирантами (комменсалами). К таким безвредным сожителям человека относится *Entamoeba coli*, питающаяся содержимым кишечника и обитающими в нем бактериями. Но среди кишечных амеб имеются и паразитические виды, например дизентерийная амеба (*E. histolytica*), возбуждающая кишечный амебиаз. Этот вид может внедряться в стенку кишечника и вызывать изъязвления. Лечение амебиаза часто приводит заболевание к неактивной фазе, когда амебы снижают темпы размножения и переходят к питанию содержимым

кишечника. Через некоторое время может снова проявиться активная фаза амебиаза. Зараженность дизентерийной амебой проверяется при анализе содержимого кишечника, в котором могут содержаться паразиты и их цисты. Цисты *E. histolytica* отличаются от таковых *E. coli* тем, что у первой четыре ядра, а у второй восемь.

**Отряд Раковинные амебы (Testacea).** Это свободноживущие амебы, имеющие раковину. Раковины Testacea могут состоять из органического рогоподобного вещества, нередко инкрустированного песчинками. Обитают они в пресной воде, болотной почве, в сфагновых мхах. Наиболее часто в болотистой почве встречаются *Diffugia*, *Arcella*.

Размножаются Testacea делением клетки надвое. При этом одна дочерняя клетка остается в материнской раковине, а другая строит новую.

**Отряд Фораминиферы (Foraminifera).** Фораминиферы – морские раковинные корненожки. Это самая многочисленная группа саркодовых. Фораминиферы встречаются во всех морях и особенно многообразны на глубинах 100–200 м. Они входят в состав бентоса, ведут ползающий образ жизни. Редкие виды фораминифер, например, из рода *Globigirina*, ведут планктонный образ жизни.

Раковины фораминифер бывают трех типов: органические из псевдохитина, инкрустированные, главным образом песчинками, и известковые. Это наружный скелет, выделяемый эктоплазмой клетки. Наиболее распространены известковые раковины. Размеры раковин варьируют от 20 мкм до 5–6 см. Известковые раковины фораминифер могут быть однокамерными или многокамерными с устьем. Перегородки между камерами пронизаны отверстиями, и цитоплазма клетки представляет единое целое. Стенки раковин могут быть прободенными отверстиями или непрободенными.

Через устье раковины и отверстия в ее стенке выступают тонкие ветвящиеся ризоподии. Ризоподии выполняют две функции: двигательную и захват пищи. Фораминиферы при помощи ризоподии прикрепляются к субстрату и медленно передвигаются на этих перетекающих тонких нитях, а также с их помощью захватывают пищу. Они питаются бактериями, мелкими простейшими и даже многоклеточными. У фораминифер одно или множество ядер. У некоторых видов фораминифер присутствуют различные симбионты: бактерии и одноклеточные водоросли.

У большинства видов фораминифер в процессе жизненного цикла наблюдается чередование полового и бесполого размножения. На рисунке 2 изображен цикл развития однокамерной фораминиферы *Muxotheca arenilega*, который отражает типичные черты развития раковинных корненожек.

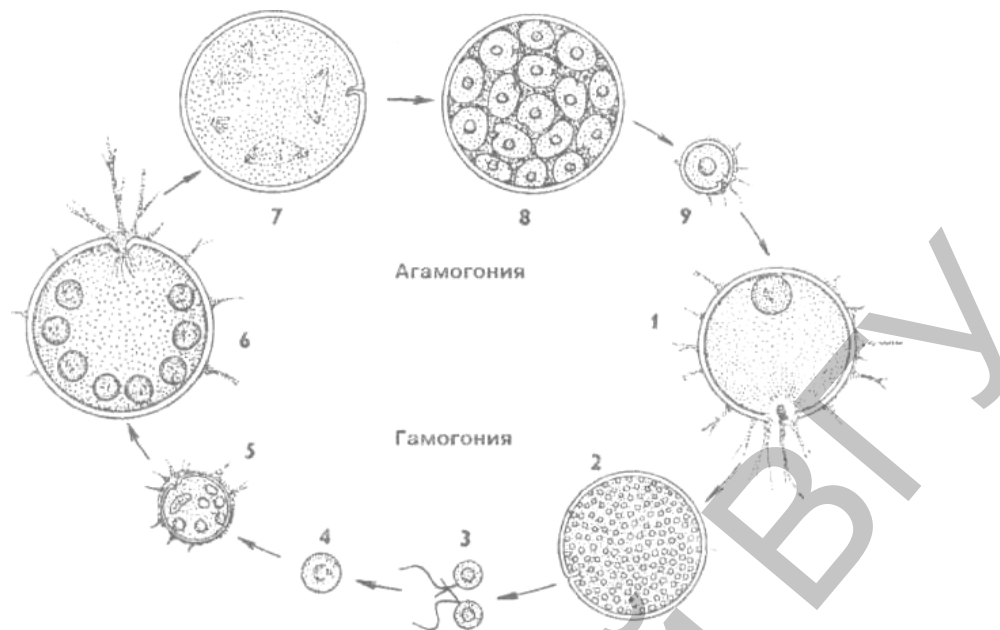


Рис. 2. Жизненный цикл фораминиферы *Muxotheca arenilega* (по Грелю):  
 1 – гамонт одноядерный, 2 – образование гамет (гамогония), 3 – копуляция гамет,  
 4 – зигота, 5, 6 – развитие агамота, 7 – мейоз при делении ядер, 8 – образование  
 агамет (агамотия), 9 – агамета (молодой гамонт).

Бесполое поколение раковинных корненожек – агамонты путем множественного деления образуют дочерние клетки агаметы. Эти амeboидные клетки покидают материнскую раковину, растут, выделяют вокруг себя новую раковину и дают начало другому поколению раковинных корненожек – гамонтам, размножающимся половым путем.

Гамонты претерпевают множественное деление (гамогонию), и при этом образуются мелкие клетки со жгутиками – гаметы. Гамет образуется при гамогонии значительно больше (сотни), чем число агамет при агамогонии (десятки). Гаметы выходят в воду, где происходит их копуляция. У большинства фораминифер наблюдается изогамная копуляция гамет, одинаковых по размерам и форме. Это наиболее примитивная форма полового процесса. Из зиготы формируются агамонты, выделяющие вокруг себя раковину.

Чередование полового и бесполого размножения в жизненном цикле видов получило название метагенеза.

В жизненном цикле фораминифер происходит чередование гаплоидного и диплоидного поколений (единственный случай в животном царстве). Агамонты, развивающиеся из зиготы, диплоидны. В процессе агамогонии одно из первых делений ядра – мейоз. Таким образом, в отличие от многоклеточных животных, у которых мейоз происходит при образовании гамет (гаметическая редукция), у фораминифер редукция хромосом наблюдается при формировании агамет. В отличие от зиготической редукции, у фораминифер редукция хромосом называется промежуточной, так как происходит не сразу после образования зиготы, а только при образовании агамет.

Из раковин фораминифер слагаются слои известняка, мела и некоторых других пород. Фораминиферы известны в ископаемом состоянии с кембрия. Всего известно около 30 тыс. ископаемых видов фораминифер. Из раковин крупных видов фораминифер – нуммулитов, размеры которых достигали 5–16 см, состоят нуммулитовые известняки. Фузулиновые известняки, состоящие из более мелких раковин фузулин, распространены более широко. Меловые отложения состоят из наиболее мелких раковин фораминифер, а также из известняковых панцирей жгутиконосцев – кокколитофорид.

Для каждого геологического периода были характерны особые массовые виды фораминифер, которые служат руководящими формами в стратиграфии для определения возраста геологических пластов.

Также, ископаемые фораминиферы используются геологами как индикаторы нефтеносных пластов на основе взаимосвязи нахождения отдельных видов фораминифер с залеганием нефти.

### **Класс лучевики (Radiolaria)**

Лучевики имеют минеральный внутренний скелет, что придает телу геометрически правильную форму. Пористая центральная капсула содержит ядро и внутрикапсулярную плазму. Псевдоподии радиальные, нитевидные, нередко переплетающиеся, а некоторые прямые, с осевой скелетной нитью (аксоподии). Ядро одно или их много. Размножение бесполое и половое. Встречаются колониальные формы. Имеют большое значение в образовании осадочных пород земной коры и в палеонтологии (руководящие ископаемые). Живут только в морях.

### **Класс солнечники (Heliozoa)**

Солнечники – это небольшая группа пресноводных и морских саркодовых с шаровидным телом. Морские виды имеют сферический скелет из кремнезема. Цитоплазма четко разделяется на зоны экто- и эндоплазмы. Псевдоподии неветвящиеся, с осевыми скелетными нитями (аксоподии). В эндоплазме одно или несколько ядер. Размножение бесполое и половое, последнее с гаметической редукцией.

### **Подтип Жгутиконосцы (Mastigophora)**

Жгутиконосцы характеризуются наличием органелл движения – жгутиков. Жгутик – это вырост цитоплазмы, покрытый мембраной, внутри которого находятся трубчатые фибриллы. Последние продолжают в глубь цитоплазмы и заканчиваются базальным телом, или кинетосомой. В связи со жгутиком находится особая органелла – кинетопласт, или блефаропласт, представляющая собой гигантскую митохондрию. Ядро одно или их несколько. Размножение бесполое и половое либо только бесполое. Для большинства жгутиконосцев извест-

тен бесполой способ размножения делением надвое. Деление всегда происходит в продольном направлении. Часто деление совершается в свободноподвижном состоянии.

Нередко деление совершается в покоящемся состоянии. При этом простейшее выделяет прочную оболочку (интисцируется). Животное последовательно делится один или несколько раз, при этом общий объем тела животного не увеличивается и получаются относительно мелкие клетки. Такой процесс называется палинтомией. В пределах класса есть автотрофы, осуществляющие на свету фотосинтез и относящиеся к царству растений (Phytomastigophorea), и гетеротрофы – настоящие животные, образующие особый подкласс (Zoomastigophorea).

### **Класс Растительные жгутиконосцы (Phytomastigophorea)**

Этот класс объединяет множество отрядов жгутиконосцев с автотрофным и миксотрофным типом питания. Морфологически они характеризуются наличием хроматофоров с хлорофиллом. Иногда среди некоторых отрядов этого класса встречаются виды с гетеротрофным питанием. Рассмотрим некоторые важнейшие отряды растительных жгутиконосцев.

**Отряд Хризомонадовые (Chrysomonadida).** Хризомонады – обитатели морских и пресных вод. У них 1–3 жгутика, дисковидный хроматофор. Хроматофоры золотисто-бурые или зеленые. Часть видов образует псевдоподии, некоторые образуют домики. Существуют также колониальные формы.

**Отряд Панцирные жгутиконосцы (Dinoflagellida).** У них обычно имеется панцирь из пластинок клетчатки (у *Peridinium*). Форма клеток динофлагеллят разнообразна. Жгутиков два, они прикреплены на переднем конце тела. Один из жгутиков загибается назад и свободен в движении, а другой вкладывается в поперечную борозду в экваториальной плоскости. Большинство динофлагеллят с бурожелтыми или зелеными хроматофорами. Они входят в состав планктона и играют важную роль в первичной биологической продукции.

Среди динофлагеллят встречаются бесхлорофильные формы, перешедшие к животному типу питания, например ночесветка (*Noctiluca miriabilis*). Ночесветки встречаются в теплых морях. Например, их много в Черном море. У ночесветки округлое тело до 2 мм в поперечнике, жгутики редуцированы. Они способны светиться в темноте. Это явление объясняется окислением жировых включений в цитоплазме ночесветки. Некоторые панцирные жгутиконосцы являются полезными симбионтами радиолярий и коралловых полипов.

**Отряд Примнезиидовые (Prymnesiida, Haptomonadida).** Имеют два жгутика и спиральный придаток – гаптонему. К этому отряду относят группу жгутиконосцев – кокколитофорид. Это мелкие планктонные жгутиконосцы с известковым панцирем. Отмирая, они падают

на дно и вместе с раковинами фораминифер образуют меловые отложения. Их панцири (коккосферы) входят в состав мела и различных известняков, мергелей.

**Отряд Эвгленовые (Euglenida).** Эвглены в большей мере характерны для пресноводного планктона. Среди них имеются типичные автотрофы, миксотрофы и реже встречаются виды с животным типом питания – гетеротрофы. Типичным представителем миксотрофов являются виды рода *Euglena*.

**Отряд Вольвоксовые (Volvocida).** Это жгутиконосцы с 2–4 жгутиками и чашевидным хроматофором. Обитают в морях и преимущественно в пресных водоемах. Среди них имеются как одиночные (*Chlamidomonas*), так и колониальные формы (*Volvox*, *Eudorina*, *Pandorina*, *Gonium*). У колониальных жгутиконосцев по характеру развития различают монотомические и палинтомические колонии.

Монотомией называют такой способ бесполого размножения простейшего, при котором после акта деления дочерние особи растут и восстанавливают все органоиды, характерные для материнской клетки.

У палинтомических колоний размножение происходит иначе. Все клетки колонии, или некоторые из них претерпевают последовательные палинтомические деления, благодаря чему получается несколько молодых колоний. Материнская колония при этом распадается на дочерние, число которых равно числу клеток старой колонии.

Половой процесс преимущественно распространен у растительных форм, обладающих палинтомическими колониями.

### **Класс Животные жгутиконосцы (Zoomastigophorea)**

Этот класс включает гетеротрофных жгутиконосцев. Среди них большинство – паразиты животных и растений.

**Отряд Воротничковые жгутиконосцы (Choanoflagellida).** Это морские одиночные и колониальные жгутиковые. Для них характерно наличие одного жгутика, окруженного воронкой – «воротничком» из микроворсинок. Это приспособление к захвату пищи. Движением жгутика жгутиконосец загоняет пищевые частицы в воротничок, которые затем погружаются в цитоплазму клетки, где перевариваются в пищеварительных вакуолях. Колонии воротничковых жгутиковых могут быть шаровидными или прикрепленными древовидными.

**Отряд Кинетопластиды (Kinetoplastida).** Кинетопластиды – в своем большинстве эндопаразиты животных, реже встречаются свободноживущие виды и паразиты растений. Им свойственно наличие кинетопласта, находящегося у основания кинетосомы жгутика. Кинетопласт значительно крупнее кинетосомы и хорошо заметен под световым микроскопом. Жгутиков один, реже два. Нередко жгутик образует ундулирующую мембрану.

К числу свободноживущих кинетопластид относят водные виды рода *Bodo* с двумя жгутиками. На растениях паразитируют виды рода *Leptomonas*, обитающие в сосудах с млечным соком. Лептомонасы продолговатой формы со жгутиком на переднем конце клетки.

Опасными паразитами человека и животных являются виды трипаносом (*Trypanosoma*). Их тело лентовидное с одним жгутиком, отходящим от заднего конца тела. Жгутик направлен свободным концом вперед и прикреплен вдоль продольной оси клетки при помощи цитоплазматической ундулирующей мембраны. На переднем конце клетки жгутик свободен. Трипаносомные жгутиконосцы могут изменять форму в процессе жизненного цикла. Формы обозначаются в зависимости от места отхождения жгутика: трипаносомная форма (трипомастигота), у которой жгутик начинается у заднего конца клетки; критидиальная форма (эпимастигота) со жгутиком, отходящим от середины клетки; лептомонадная форма со жгутиком на переднем конце клетки (промастигота); лейшманиальная форма (амастигота) без жгутика.

Трипаномы паразитируют главным образом в крови и спинномозговой жидкости животных и человека, вызывая тяжелые заболевания – трипаномозы.

*Trypanosoma rhodesiense* и *T. brucei gambiense* вызывают «сонную болезнь» людей в Тропической Африке. На ранних фазах развития болезни трипаномы живут в крови человека и вызывают лихорадку, затем переходят в спинномозговую жидкость, что приводит к нервному расстройству, сонливости, а в дальнейшем наступает смерть больного от истощения. В первые три десятилетия XX в. от сонной болезни погибло более миллиона человек. Возбудители сонной болезни были открыты французским ученым Луисом Самбоном в 1903 г.

Переносчиком возбудителей сонной болезни является кровососущая муха цеце (*Glossina palpalis*) и некоторые другие виды этого рода. В кишечнике мухи цеце трипаномы размножаются и накапливаются в слюнных железах и хоботке. Природным резервуаром трипаносом – возбудителей сонной болезни могут служить антилопы и некоторые другие животные, которые почти не страдают от этих паразитов, но являются их носителями. Муха цеце переносит паразитов от больных людей и зараженных животных к здоровым. Передача паразитов путем укуса кровососущими насекомыми называется инокуляцией. Сонная болезнь – очаговое трансмиссивное протозойное заболевание. Очаговость этого заболевания определяется ареалом распространения переносчика мухи цеце, обитающей только в Экваториальной Африке. Трансмиссивная передача паразитов осуществляется насекомым-переносчиком, который является и вторым хозяином. Учение о природной очаговости трансмиссивных заболеваний человека развил советский ученый академик Е.Н. Павловский.

Возбудители сонной болезни (*Trypanosoma brucei gambiense* и *T. rhodesiense*) в крови позвоночных животных и человека имеют трипаносомную форму (трипомастиготы) и размножаются продольным делением надвое, а их развитие в переносчике (мухе цеце) включает смену форм: трипаносомной (трипомастиготы) и критидиальной (эпимастиготы). Вначале трипаносомы типичной формы размножаются в средней кишке мухи, а затем мигрируют в ее слюнные железы, где превращаются в критидиальную форму. Последние размножаются и дают начало трипомастиготам, скапливающимся в слюнных протоках.

В Америке трипаносома – *T. cruzi* вызывает болезнь Чагаса. Паразиты живут в крови человека, а затем проникают в клетки внутренних органов, где размножаются, превращаясь в амастиготы без жгутиков. В дальнейшем они проходят последовательные фазы эпимастигот и трипомастигот, которые снова попадают в кровяное русло. Переносчиком и вторым хозяином возбудителя болезни Чагаса являются кровососущие триатомовые клопы. Клопы при питании кровью больного человека заглатывают трипаносом, которые превращаются в эпимастиготы и размножаются в средней кишке насекомого. В задней кишке клопа паразиты превращаются в метациклических трипаносом, способных заразить человека. Трипаносомы выделяются с экскрементами клопа и могут попасть в ранку кожи человека.

Среди трипаносом имеется немало видов, вызывающих трипаносомозы домашних животных. Так, *T. brucei brucei* вызывает нагану – болезнь рогатого скота в Африке. Переносчиком этого возбудителя являются мухи цеце (*Glossina*). *T. evansi* – возбудитель сурры – болезни верблюдов в Южной Азии, Африке, которая передается кровососущими двукрылыми – слепнями (род *Tabanus*). *T. equiperdum* вызывает случную болезнь лошадей в Азии. Передача паразитов происходит без переносчиков при случке лошадей.

Опасными паразитами человека среди Kinetoplastida являются лейшмании (*Leishmania*), вызывающие лейшманиозы. Лейшмании – внутриклеточные паразиты, лишенные жгутика, однако в процессе развития они проходят жгутиковую стадию в кишечнике переносчиков-москитов.

*Leishmania tropica* вызывает кожный лейшманиоз – пендинскую язву. Это заболевание распространено в Средней Азии, Закавказье. Переносчиком лейшманиозов являются мелкие кровососущие двукрылые – москиты рода *Phlebotomus*, в желудке которых паразиты размножаются, образуя промастиготы.

Как доказал советский ученый Латышев, природным резервуаром кожного лейшманиоза могут быть различные грызуны, некоторые другие животные. Носителем кожного лейшманиоза чаще всего являются большие песчанки, живущие колониями. Поэтому для профилактики лейшманиоза проводится регулярное обследование колоний

грызунов на зараженность лейшманиями. Санэпидстанциями проводится борьба с очагами лейшманиоза.

В Средней Азии, Индии и Индокитае распространен висцеральный лейшманиоз кала-азар, вызываемый *L. donovani*. Переносчиком возбудителей кала-азар являются также москиты, а природным резервуаром этого лейшманиоза в основном являются бродячие собаки.

Сравнительная характеристика кинетопластид приведена в табл. 2.

Таблица 2

### Кинетопластиды – паразиты человека (по Шаровой)

| Вид паразита                                                | Заболевание                         | Хозяин                     | Переносчик                                    | Регион распространения        |
|-------------------------------------------------------------|-------------------------------------|----------------------------|-----------------------------------------------|-------------------------------|
| <i>Trypanosoma rhodesiense</i> , <i>T. brucei gambiense</i> | Сонная болезнь                      | Человек                    | Муха цеце ( <i>Glossina</i> ) <i>palpalis</i> | Восточная Африка              |
| <i>T. cruzi</i>                                             | Болезнь Чагаса                      | Человек, домашние животные | Клопы ( <i>Triatoma</i> , <i>Rhodnius</i> )   | Южная Америка                 |
| <i>T. brucei brucei</i>                                     | Нагана                              | Лошади, жвачные            | Муhy ( <i>Glossina</i> )                      | Африка                        |
| <i>T. evansi</i>                                            | Сурра                               | Лошади, жвачные, верблюды  | Слепни ( <i>Tabanus</i> )                     | Азия, Африка                  |
| <i>T. equiperdum</i>                                        | Случная болезнь                     | Лошади                     | –                                             | Средиземноморье, Азия, Африка |
| <i>Leishmania tropica</i>                                   | Пендинка (кожный лейшманиоз)        | Человек, грызуны           | Москиты ( <i>Phlebotomus</i> )                | Средиземноморье, Средняя Азия |
| <i>L. donovani</i>                                          | Кала-азар (висцеральный лейшманиоз) | Человек, собаки            | Москиты ( <i>Phlebotomus</i> )                | Азия, Южная Америка           |

При укусе москитами в кровь человека попадают лейшмании со жгутиками, а затем они разносятся по кровеносным сосудам к внутренним органам (печень, селезенка), где паразитируют внутри клеток. После внедрения в клетки паразиты теряют жгутик и приобретают форму амастигот. Пораженные органы увеличиваются, а человек без лечения погибает от лихорадки и общего истощения. В настоящее время существуют эффективные препараты для лечения лейшманиозов.

**Отряд Дипломонады (*Diplomonadida*).** Дипломонады имеют удвоенное строение и напоминают неразделенную до конца клетку. Это паразиты с несколькими жгутиками и опорным стержнем – аксостилем. У человека паразитируют виды родов *Lamblia*. Лямблии были детально описаны русским ученым Д.Ф. Лямблем, хотя ранее уже бы-

ли известны. Существует около 40 видов лямблий. *Lamblia intestinalis* паразитирует в кишечнике человека и вызывает болезнь – лямблиоз, сходный с колитом. Тело лямблий с двусторонней симметрией и напоминает по форме половину груши. У них имеется с уплощенной стороны присоска, с помощью которой они прикрепляются к стенке кишечника человека. Заражение происходит цистами с потреблением загрязненной пищи или воды.

**Отряд Трихомонадовые (Trichomonadida).** Это эндопаразиты с 4–6 жгутиками, причем один из них рулевой и образует ундулирующую мембрану. Внутри клетки имеется опорная органелла – аксостиль. Среди трихомонад имеются опасные паразиты человека. Так, *Trichomonas hominis* вызывает хронические поносы, а *T. vaginalis* обитает в мочеполовых путях человека, вызывая трудноизлечимые заболевания, иногда называемые грибковыми. Сейчас имеются препараты против болезнетворных трихомонад.

**Отряд Многожгутиковые (Hypermastigida).** Гипермастигиды – обитатели кишечника насекомых – ксилофагов, питающихся древесиной. У них много жгутиков, образующих пучки, а внутри клетки имеются один или несколько опорных аксостилей.

Представителями многожгутиковых из кишечника термитов могут служить *Calonympha grossi*, *Teratonympha mirabilis* и др. Они способны образовывать псевдоподии и заглатывать частицы древесины. Многожгутиковые – полезные симбионты термитов. Только жгутиконосцы выделяют фермент целлюлазу, переваривающий клетчатку, а термиты этого фермента не имеют. Без жгутиконосцев термиты не способны переваривать древесину. Некоторые многожгутиковые обитают в кишечнике тараканов.

### **Подтип Опалины (Opalinata)**

К этому подтипу относятся полиэнергидные *Sarcomastigophora* с многочисленными ядрами и жгутиками. Они образуют один класс *Opalinatea*. Это крупные паразитические простейшие с плоским телом и многочисленными рядами жгутиков. Питание сопровождается главным образом путем пиноцитоза. Представителем этой группы простейших является Опалина лягушачья (*Opalina ranarum*).

Долгое время опалин относили к инфузориям в связи с тем, что многочисленные жгутики принимались за ресничный аппарат. Однако современные данные по организации и физиологии опалин опровергли предположение об их родстве с инфузориями. Расположение жгутиков у опалин не имеет ничего общего с ресничным аппаратом инфузорий. Ядра опалин одинаковые, в то время как у инфузорий наблюдается ядерный дуализм. Половой процесс у опалин – копуляция, а не конъюгация, как у инфузорий. Все это позволило выделить опалин как

особую группу, близкую жгутиконосцам. В кишечнике взрослой лягушки опалины размножаются путем простого продольного деления клетки с распределением ядер (плазмотомия). В период икрометания из кишечника лягушки выходят цисты опалин в воду, где заглатываются головастиками. В кишечнике головастика происходит половое размножение опалин. Гаметы многожгутиковые с одним ядром. Зиготы образуют цисты, которые снова выходят в воду. При повторном заглатывании цист головастиками из них формируются многоядерные опалины. Жизненный цикл опалин и их хозяев – амфибий – совпадает.

### **Вопросы для обсуждения**

1. *Какие признаки характерны для простейших?*
2. *Каково систематическое положение амебы протей, арцеллы, дифлюгии?*
3. *Каковы особенности строения клетки амебы протей?*
4. *Каковы особенности строения и размножения раковинных корне-ножек?*
5. *Приведите современную классификацию жгутиконосцев.*
6. *Каковы особенности строения, размножения и значение растительных жгутиконосцев?*
7. *Охарактеризуйте особенности бесполого и полового размножения опалины лягушачьей.*
8. *Перечислите патогенных жгутиконосцев из класса животные жгутиконосцы.*
9. *Какие существуют приспособления к паразитическому образу жизни у паразитических жгутиконосцев?*

Лекция № 2

## **ТИП АПИКОМПЛЕКСЫ. КЛАСС СПОРОВИКИ. ЦИКЛЫ РАЗВИТИЯ ГРЕГАРИН, КОКЦИДИЙ МАЛЯРИЙНОГО ПЛАЗМОДИЯ.**

## **ТИП МИКРОСПОРИДИИ. ТИП МИКСОСПОРИДИИ**

### **Общая характеристика типа Апикомплексы (Apicomplexa)**

Это большая группа паразитических простейших, насчитывающая около 4800 видов. Среди них много опасных паразитов человека и животных. К апикомплексам относятся исключительно паразитические простейшие, в большинстве случаев образующие особую фазу развития – спору, которая служит для расселения паразита во внешней среде при переходе от одного хозяина к другому.

Ранее апикомплекс объединяли с другими группами паразитических простейших, образующих споры: микроспоридиями (Muxozoa), микроспоридиями (Microspora) и асцитоспоридиями (Ascetospora), которые теперь выделены в самостоятельные типы. Споры всех указанных групп простейших имеют принципиальные различия в строении. Они существенно отличаются между собой по особенностям размножения и жизненного цикла и ряду морфологических особенностей.

Апикомплексы отличаются от свободноживущих простейших отсутствием органелл движения на протяжении большей части жизненного цикла. Только на фазе гамет у апикомплекса появляются жгутики.

По сравнению с паразитическими спорообразующими простейшими апикомплексы отличаются особым типом жизненного цикла, спецификой строения спор и особыми ранними фазами – зоитов, осуществляющих внедрение паразита в клетку хозяина.

Для жизненного цикла большинства апикомплексов характерно чередование бесполого (агамогония) и полового (гамогония) размножения.

Множественное бесполое размножение паразитов на фазе агамонтов (шизогония) приводит к образованию мерозоитов – молодых фаз развития, поражающих новые клетки хозяина. Мерозоиты представляют особое поколение половых особей паразитов – гамонтов, размножающихся половым путем. В результате деления гамонтов формируются гаметы (гамогония), которые сливаются (копуляция) с образованием зиготы. Копуляция обычно гетерогамная или оогамная. Жгутик имеется только у микрогамет. В дальнейшем зигота претерпевает дополнительное множественное бесполое размножение с образованием спорозоитов (спорогония). При этом происходит зиготическая редукция хромосом.

Шизогония обеспечивает увеличение численности паразита внутри хозяина; гамогония и последующая спорогония способствуют увеличению числа паразитов на расселительной фазе развития (ооцисты со спорами). Ооцисты и споры покрыты плотными оболочками, защищающими клетки спорозоитов (спорозоиты) от внешних воздействий.

У некоторых спорозоитов наблюдается смена хозяев в жизненном цикле. При помощи электронной микроскопии удалось выяснить, что молодые фазы развития апикомплекса – зоиты (мерозоиты, спорозоиты), выполняющие функцию проникновения в клетки хозяина, имеют сложное и специфическое для типа строение. Подобные фазы развития не имеют аналогов у других типов простейших. Зоиты обладают особым апикальным комплексом органелл на переднем конце клетки. Отсюда название типа – апикомплексы (Apicomplexa).

Зоит представляет узкую клетку с крупным ядром, покрытую трехмембранной пелликулой (рис. 3). Наружная мембрана непрерывная, а две внутренние прерываются на заостренном переднем конце клетки и в области микропоры. Под мембранами располагается слой

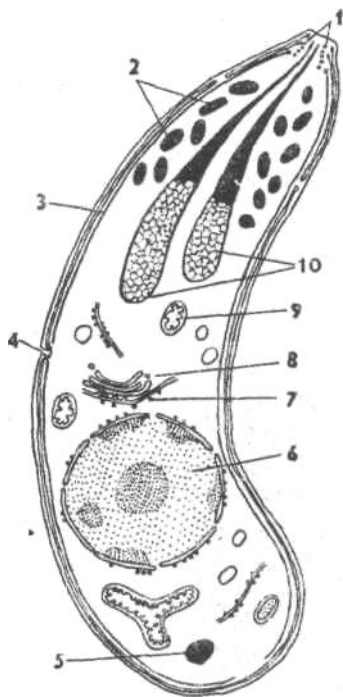


Рис. 3. Ультра-  
структура зоита  
споровиков  
(по Греллю):

1 – коноид, 2 – микро-  
ронемы, 3 – микро-  
трубочки, 4 – микро-  
пора, 5 – жировая  
капля, 6 – ядро,  
7 – эндоплазматиче-  
ская сеть, 8 – аппарат  
Гольджи, 9 – мито-  
хондрии, 10 – роп-  
трии.

продольных микротрубочек, образующих опор-  
ный остов клетки. На переднем, заднем концах  
клетки и в области микропоры этот слой микро-  
трубочек не замкнут. Специфичен апикальный  
комплекс органелл проникновения. На переднем  
конце зоита располагается упругая спираль из  
фибрилл – коноид и два узких мешковидных об-  
разования – роптрии. В момент проникновения  
зоита в клетку хозяина коноид оказывает меха-  
ническое воздействие на стенку клетки, а из роп-  
трий изливается содержимое с растворяющим  
действием. Вокруг роптрий располагаются изви-  
вающиеся тяжи – микронемы, функция которых  
еще не выяснена. Предполагается, что в них, как  
и в роптриях, вырабатываются вещества, спо-  
собствующие проникновению зоита в клетку.

Итак, для апикомплекс характерно: отсут-  
ствие органелл движения, сложный жизненный  
цикл с чередованием агамогонии (шизогонии),  
гамогонии и спорогонии, наличие фаз проникно-  
вения в хозяина – зоитов и расселительных фаз –  
ооцист со спорами и спорозоитами. У отдель-  
ных споровиков имеются отклонения в сторону  
усложнения или упрощения жизненного цикла.

**Классификация.** Тип Апикомплексы (Api-  
complexa) в настоящее время подразделяют на  
два класса: класс Перкинсеи (Perkinsea) со сла-  
бо выраженным апикальным комплексом и от-  
сутствием полового процесса и класс Спорови-  
ки (Sporozoea) – с совершенным апикальным  
комплексом и наличием полового процесса. Остановимся на изучении  
лишь основного центрального класса этого типа – споровиков, к кото-  
рым относится множество опасных паразитов человека и животных.

**Класс Споровики (Sporozoea)** включает отряды: отряд Грегари-  
ны (Gregarinida), отряд кокцидии (Coccidia).

**Отряд Грегарины (Gregarinida).** Грегарины – паразиты беспо-  
звоночных животных. Известно более 500 видов грегариин. Среди них  
встречаются крупные виды размером до 16 мм и мелкие внутрикле-  
точные паразиты (10–15 мкм).

В жизненном цикле грегариин своеобразен процесс полового раз-  
множения, при котором два гамонта соединяются в сизигий, а затем по-  
крываются общей оболочкой, образуя цисту. Бесполое размножение –  
шизогония может отсутствовать. К подклассу грегариин относится не-

сколько подотрядов, из которых мы познакомимся лишь с одним, наиболее многочисленным – собственно грегаринами (Eugregarinina).

Хозяевами грегарин в основном являются насекомые, а также черви, реже водные моллюски, иглокожие.

Большинство грегарин – внутрикишечные паразиты беспозвоночных животных, меньшее число видов паразитируют в полости тела или в гонадах. Кишечные формы грегарин более сложны по строению. Так, у грегарины *Corycella armata* из кишечника жука-вертячки (*Gytinus natatory*) тело состоит из трех отделов: эпимерита, протомерита и дейтомерита, а у *Gregarina cuneata* из кишечника жука мучного хруща (*Tenebrio molitor*) – из двух отделов: прото- и дейтомерита. Эпимерит служит для прикрепления к стенке кишки и нередко снабжен крючьями. Прото- и дейтомерит разделены между собой слоем прозрачной эктоплазмы. В дейтомерите расположено ядро. Эндоплазма грегарин перегружена зернами парагликогена – запасного энергетического материала. Грегарины – эндопаразиты и характеризуются анаэробным, т.е. бескислородным, дыханием, при котором парагликоген расщепляется на более простые вещества с выделением энергии, необходимой для обменных процессов. Тело грегарин, обитающих в гонадах и других внутренних органах, не подразделяется на отделы и имеет червеобразную или сферическую форму. Пелликула грегарин плотная, что определяет их относительно постоянную форму тела. Под пелликулой у некоторых грегарин обнаружены кольцевые и продольные мионемы – сократительные волокна. Их сокращение обеспечивает способность к медленному

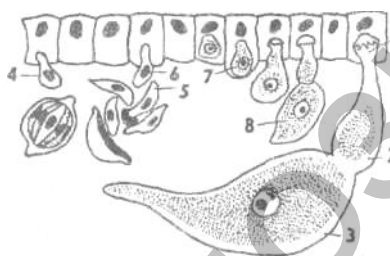


Рис. 4. Развитие грегарины (из Натали): 1 – эпимерит, 2 – протомерит, 3 – дейтомерит, 4 – спорозоит, 5–7 – выход спорозоитов из ооцисты и внедрение в клетки кишечника, 8 – развитие грегарины.

движению в плотной жидкости. Движению грегарин может также способствовать ундуляция пелликулы. Питаются грегарины сапрофитно, впитывая органические вещества всей поверхностью клетки.

Рассмотрим для примера жизненный цикл грегарины *Stylocephalus longicollis* из кишечника жука-чернотелки (рис. 4).

Перед размножением грегарины соединяются попарно в цепочку (сизигий). В дальнейшем они округляются и покрываются общей оболочкой – цистой. Ядро каждого партнера претерпевает многократное деление. Вокруг ядер обособляется цитоплазма и образуются гаметы. Гаметы партнеров могут быть одинаковыми или разными по размеру, т.е. наблюдается изо- или анизогамия. Микрогамета со жгутиком. Часть цитоплазмы от грегарин остается в виде остаточного тела, которое в дальнейшем расходуется как питательный материал для развиваю-

щихся зигот. После копуляции гамет партнеров образуются зиготы, которые покрываются плотной оболочкой и формируются ооцисты. Цисты с ооцистами выходят из кишечника наружу. Их дальнейшее развитие происходит во внешней кислородной среде. Внутри ооцисты ядро зиготы несколько раз делится и затем образуются узкие клетки – спорозоиты.

Этот процесс размножения ооцисты получил название спорогонии. В процессе спорогонии происходит редукционное деление. После образования спорозоитов ооцисты становятся инвазийными, т.е. способными к заражению других особей жуков-чернотелок. Жуки вместе с пищей заглатывают ооцисты грегарины и заражаются паразитами.

Под действием пищеварительных соков жука оболочка ооцисты растворяется и спорозоиты выходят в полость кишечника. Они внедряются в клетки кишечника и некоторое время развиваются внутриклеточно. При дальнейшем росте они разрывают клетку кишечника и вырастают в крупную гregarину – внутриполостного паразита с трехчленностью строения.

Таким образом, рассмотренный нами жизненный цикл гregarины характеризуется тем, что в теле хозяина происходит только половое размножение (гамогония), а в кислородной среде происходит спорогония – с образованием спорозоитов. Инвазия паразита – кишечная. Хозяин заражается гregarиной при поедании цист с ооцистами и спорозоитами. У гregarин, как и у всех споровиков, в жизненном цикле доминирует фаза гаплонта. Диплонтom является лишь зигота. Ее первое же деление – мейоз, и потому образующиеся молодые фазы споровиков – спорозоиты уже гаплоидны.

**Отряд Кокцидии (Coccidia).** Кокцидии – внутриклеточные паразиты, в основном позвоночных и редко беспозвоночных животных. Всего известно более 400 видов этого подкласса. Клетка кокцидии округлая, недифференцированная на отделы, как у гregarин. Это в основном очень мелкие формы, размеры которых достигают всего нескольких микрометров. Отряд включает несколько подотрядов: подотряд Эймериевые (Eimeriina), подотряд Кровяные споровики (Haemosporina), подотряд Пироплазмы (Piroplasmata).

Подотряд Эймериевые (Eimeriina). Эймериевые паразитируют только у позвоночных животных, преимущественно у млекопитающих и птиц. Заболевания, вызываемые кокцидиями, называются кокцидиозами. Кокцидиозам подвержены главным образом молодые животные. От кокцидиоза наиболее часто страдают кролики, овцы, телята, куры. Кокцидии паразитируют в клетках стенок кишечника и вызывают кровавый понос, истощающий организм хозяина.

Рассмотрим жизненный цикл эймериевых кокцидии на примере *Eimeria magna* – возбудителя кокцидиоза у кроликов (рис. 5). Кролики

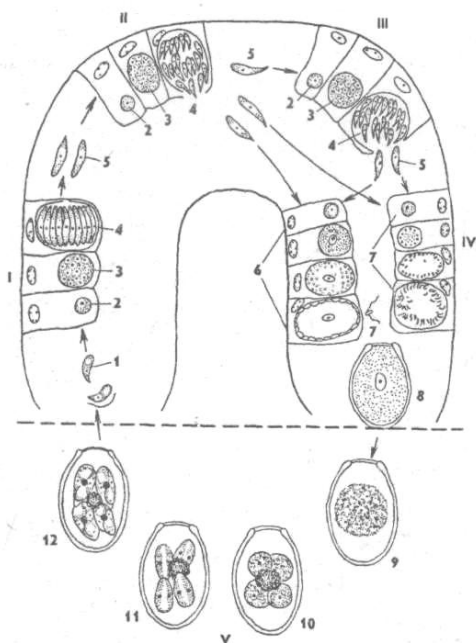


Рис. 5. Жизненный цикл кокцидий рода *Eimeria* (по схеме Хайсина):

I – первое поколение шизогонии, II – второе поколение шизогонии, III – третье поколение шизогонии, IV – гамогония, V – спорогония; 1 – спорозоиты, 2 – одноядерный шизоит, 3 – многоядерный шизоит, 4 – образование мерозоитов, 5 – мерозоиты, 6 – развитие макрогамет, 7 – развитие микрогамет, 8 – ооциста, 9, 10 – образование споробластов (видно остаточное тело), 11 – образование спор, 12 – зрелая ооциста с четырьмя спорами, в каждой споре по два спорозоита.

Ооцисты выносятся из кишечника наружу. В кислородной среде в ооцистах происходит процесс спорогонии. Вначале образуются четыре клетки – споробласты, покрываемые оболочкой, и из них формируются споры. В каждой споре споробласт образует два спорозоита. После завершения спорогонии споры становятся инвазийными, т.е. способными к заражению животных.

Таким образом, в жизненном цикле кокцидий – *Eimeria magna* наблюдается пять поколений шизонтов (агамонтов), одно поколение гамонтов и несколько поколений в результате деления зиготы (спорогония). После завершения всего жизненного цикла эймерии, на который уходит 175–208 ч, организм кролика освобождается от паразита. При

заражаются кокцидиозом, проглотив вместе с пищей ооцисты *Eimeria magna*. В кишечнике из ооцист выходят спорозоиты, внедряющиеся в клетки стенки кишки. Питающаяся фаза кокцидии называется трофозоитом. Ядро трофозоита начинает многократно делиться и формируется многоядерная форма – шизонт (агамонт), приступающий к бесполому размножению, шизогонии (агамогонии).

В результате шизогонии образуются десятки мелких узких клеток – мерозоитов. Пораженная клетка хозяина разрушается, и из нее мерозоиты выходят в полость кишечника. Они поражают здоровые клетки, и цикл шизогонии повторяется. У *Eimeria magna* наблюдается пять генераций мерозоитов. Последняя генерация мерозоитов преобразуется в клетках кишечника в гамонтов. Одни гамонты (микрогамонты) образуют путем деления множество гамет со жгутиками (микрогамет). Другие – макрогамонты – не делятся, и каждый из них преобразуется в одну макрогамету, соответствующую яйцеклетке.

Микрогаметы выходят в полость кишечника, проникают к макрогамете. После копуляции гамет образуется зигота, покрываемая оболочкой –

борьбе с кокцидиозом необходимо принимать меры по предупреждению повторной инвазии. Кокцидиозами заражаются многие домашние животные. Лечение больных животных, их изоляция от здоровых, соблюдение санитарных норм содержания помещений для животных, хороший уход обеспечивают успешную борьбу с кокцидиозами.

Среди эймериевых кокцидий опасность для человека представляет токсоплазма (*Toxoplasma gondii*). Заболевание, вызываемое этим паразитом, называется токсоплазмозом, который широко распространен по всему миру.

Жизненный цикл токсоплазмы похож на таковой у эймерии, но усложнен сменой хозяев и появлением дополнительных форм размножения.

Основным хозяином токсоплазмы являются кошки, в кишечнике которых паразиты размножаются путем шизогонии, а затем половым путем (гамогония) с образованием ооцист. В дальнейшем ооцисты развиваются во внешней кислородной среде, и в результате спорогонии в них формируются по две споры с четырьмя спорозонтами. Промежуточным хозяином токсоплазмы могут быть любые виды птиц и млекопитающих, в том числе и человек. Заражение промежуточных хозяев происходит путем заглатывания цист токсоплазмы с загрязненной пищей или водой. Особенно опасны для заражения человека токсоплазмозом контакты с кошками. Основной хозяин – кошка заражается, поедая некоторых промежуточных хозяев. Наиболее обычным промежуточным хозяином для *Toxoplasma* являются мыши.

В кишечнике промежуточного хозяина, к которым относится и человек, оболочки ооцист и спор растворяются и из них выходят спорозонты, внедряющиеся в ткани и попадающие в кровяные сосуды. Паразиты могут локализоваться в любых органах, в том числе мышцах, печени, мозге, глазах. В местах локализации паразиты размножаются путем эндодиогении. Это особый способ бесполого размножения, когда дочерние клетки образуются внутри материнской и лишь позднее обособляются. В результате эндодиогении образуется скопление паразитов, выделяющих вокруг себя уплотненную оболочку. Это цисты токсоплазмы, внутри которых сосредоточены цистозонты серповидной формы.

Токсоплазма может через плаценту передаваться плоду млекопитающих и человека, что вызывает обычно гибель потомства (трансплацентарная инвазия).

Соблюдение санитарных норм, гигиена питания, осторожность по отношению к бродячим кошкам предохраняют человека от заражения токсоплазмозом.

**Подотряд Кровяные споровики (Haemosporina).** Кровяные споровики – специализированные внутриклеточные паразиты крови

млекопитающих, птиц и рептилий. Эти паразиты поражают эритроциты крови. Некоторые виды рода *Plasmodium* паразитируют у человека, вызывая опасную болезнь малярию. Только в конце XIX в. французским врачом Лавераном был обнаружен ее возбудитель – малярийный плазмодий в крови человека, а англичанином Россом обнаружены цисты со спорозоитами из желудка малярийного комара.

Полностью жизненный цикл малярийного плазмодия описан итальянским зоологом Грасси. Приоритет в разработке противоэпидемических мероприятий по борьбе с малярией принадлежит советским ученым: Е.И. Марциновскому, Л.М. Исаеву, Е.Н. Павловскому, В.Н. Беклемишеву, Н.И. Латышеву.

Жизненный цикл малярийного плазмодия (*Plasmodium vivax*) характеризуется сменой хозяев и чередованием поколений с половым и бесполом размножением (рис. 6). Перенос паразита осуществляется малярийными комарами рода *Anopheles*, которые являются окончательными хозяевами плазмодия.

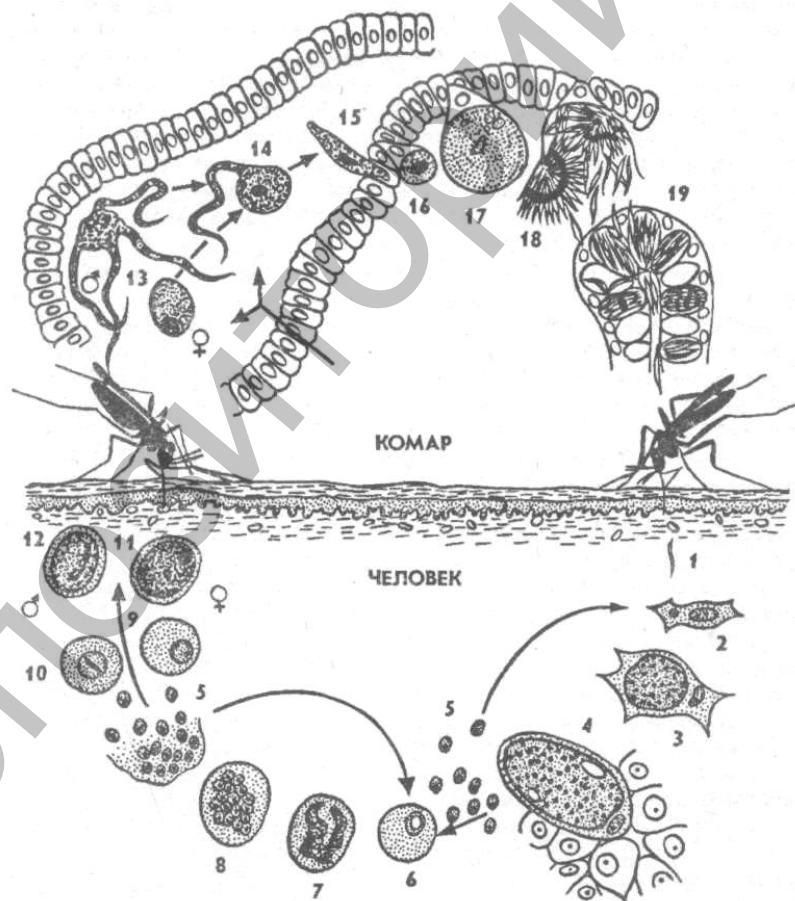


Рис. 6. Жизненный цикл малярийного плазмодия рода *Plasmodium* (по Хаусману):

1 – спорозоит, 2, 3 – рост шизонта (агамонта), 4 – шизогония в клетках печени, 5 – мерозоиты, 6–8 – эритроцитарная шизогония, 9–12 – образование гамонтов (микро- и макрогамонтов), 13 – образование макрогамет и микрогамет, 14 – копуляция гамет, 15 – зигота (оокинета), 16–18 – спорогония и образование спорозоитов со спорозоитами, 19 – накопление спорозоитов в слюнных железах комара.

Человек – промежуточный хозяин малярийного плазмодия. Заражение происходит при укусе комара, в слюне которого содержатся спорозоиты. Вначале спорозоиты внедряются в паренхимные клетки печени и размножаются путем шизогонии. Так происходит накопление паразита в крови, после чего мерозоиты внедряются в эритроциты. В процессе развития плазмодий проходит фазу трофозойта, а затем многоядерного шизонта. Пораженные эритроциты разрушаются, и мерозоиты выходят в плазму крови и внедряются в другие эритроциты. Продолжительность одного цикла шизогонии видоспецифична. Так, у *P. vivax* и *P. falciparum* цикл шизогонии длится 48 ч, у *P. malariae* – 72 ч. Завершение шизогонии и выход мерозоитов из эритроцитов сопровождается у больного повышением температуры и лихорадкой. Это связано с тем, что из разрушенных эритроцитов в кровь поступают продукты диссимиляции паразита (меланины и др.), вызывающие интоксикацию. После нескольких циклов шизогонии болезненные явления прекращаются, а паразиты развиваются в покоящуюся фазу – гамонтов. Человек становится носителем малярийного паразита.

У комара, напившегося крови больного малярией, продолжается развитие плазмодия (гамонтов). В кишечнике комара происходит гамогония. Из микрогамонта образуются узкие мужские гаметы (4–8), а из макрогамонта формируется одна крупная макрогамета (яйцеклетка). После копуляции гамет образуется зигота – червеобразная оокинета, которая внедряется в стенку кишки. На внешней поверхности кишечника оокинета преобразуется в цисту, покрытую тонкой оболочкой. В цисте происходит спорогония паразита с образованием множества спорозоитов (до 500).

После разрыва стенки цисты спорозоиты по руслу гемолимфы комара попадают в слюнные железы, где происходит их накопление. При укусе зараженным малярийным комаром в кровь человека попадают спорозоиты. У кровяных спорозоитов в отличие от кокцидий споры не образуются в связи с тем, что паразит распространяется с помощью переносчика.

**Меры борьбы с малярией.** Малярия – тяжелое трансмиссивное заболевание человека, вызываемое кровяными спорозоитами рода *Plasmodium*. Поражение эритроцитов крови человека плазмодиями вызывает малокровие, анемию, интоксикацию, увеличение селезенки. Малярия сопровождается лихорадкой. Течение болезни зависит от видов малярийных плазмодиев. Наиболее распространена трехдневная малярия, возбуждаемая *P. vivax* (48 ч), которая распространена в регионах с умеренным и тропическим климатом. Четырехдневная малярия, вызываемая *P. malariae* (приступы через 72 ч), чаще встречается в южных широтах.

Переносят малярию комары рода *Anopheles*, главным образом вид *A. maculipennis*. Малярийные комары отличаются от наиболее часто встречающихся комаров родов *Culex* и *Aedes* по морфологии и поведению имаго и личинок.

ВОЗ были разработаны, а затем реализованы меры борьбы с малярией. Во многих странах мира малярия в значительной степени ликвидирована (страны Европы, США и др.). К 1959 г. были ликвидированы основные очаги малярии.

К мерам борьбы с малярией относятся: обследование населения на зараженность малярийными плазмодиями и их лечение, борьба с малярийными комарами и ликвидация очагов их выплода (временные водоемы, сырые подвалы), а также профилактические мероприятия по предупреждению инвазии.

**Подотряд Пироплазмы (*Piroplasmida*).** Пироплазмы паразитируют в эритроцитах крови жвачных животных и вызывают тяжелые заболевания – пироплазмозы, нередко вызывающие летальный исход. Переносчиками пироплазмозов являются иксодовые клещи. Особенно опасные заболевания вызывают пироплазмы рода *Babesia*. Например, тexasскую лихорадку рогатого скота вызывает *B. bigemina*, случаи которой встречаются в Средней Азии и на Кавказе. Переносчиком болезни является клещ *Margaropus*. Другие пироплазмы вызывают заболевания лошадей, овец. К профилактическим мероприятиям относятся: борьба с переносчиками пироплазм, лечение больных животных, проведение карантина.

### **Тип Миксоспоридии (*Myxozoa*)**

Это паразиты рыб или малощетинковых червей. Известно более 875 видов миксоспоридии. Ранее их ошибочно относили к споровикам – апикомплексам, так как они образуют споры в конце жизненного цикла. Но электронная микроскопия позволила выяснить конвергентную природу спор миксоспоридии. Споры миксоспоридии, в отличие от спор апикомплекса, – многоклеточные образования с полярными капсулами, в каждой из которых находится спиральная полярная нить. Жизненный цикл миксоспоридии не включает чередования шизогонии, гамогонии и спорогонии, столь характерных для споровиков – апикомплекса. Их жизненный цикл включает развитие паразита от одноклеточной фазы к многоклеточной, которая завершается образованием множества многоклеточных спор с двуклеточным амeboидным зародышем. В зародыше происходит слияние ядер – процесс автогамии. Взрослым паразитам свойствен ядерный дуализм. Большая часть жизненного цикла проходит в фазе диплонта.

Миксоспоридии – тканевые паразиты рыб и наносят серьезный ущерб рыбному хозяйству. Они паразитируют преимущественно в коже рыб; образуя желваки и опухоли. В этих опухолях находятся взрослые многоядерные плазмодии миксоспоридии, размером от нескольких микрометров до двух сантиметров.

Ядра плазмодиев делятся на вегетативные и генеративные (ядерный дуализм): первые регулируют все обменные процессы в клетке, а вторые участвуют в образовании спор. Формирование спор происходит внутри плазмодия. Вокруг каждого генеративного ядра образуется генеративная клетка. В ней происходит неоднократное деление ядра и образуется пан-споробласт, внутри которого формируются две споры. Каждая спора образуется из шести и более ядер. Споры миксоспоридии разнообразны по форме, но всегда представляют многоклеточные образования с полярными капсулами.

Из больной рыбы споры миксоспоридий попадают в воду, а затем заглатываются другой. В кишечнике рыбы полярные капсулы выстреливают и нити вонзаются в стенку кишки. Затем створки споры открываются и амeboидный зародыш с двумя ядрами проникает через эпителий в кровь. Зародыши по кровяному руслу попадают под кожу или в другие ткани и органы, где вначале два ядра сливаются и зародыш становится диплоидным, а в результате деления ядер преобразуется в многоядерный плазмодий с ядерным дуализмом, в котором вскоре снова образуются споры.

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

Миксоспоридии вызывают массовую гибель многих рыб. Особенно большой ущерб наносит форели паразит *Myxosoma cerebralis*, поражающий скелет, в том числе и полукружные каналы рыбы. Заболевание проявляется в искривлении позвоночника и в нарушении координации движения у мальков.

### **Тип Микроспоридии (Microspora)**

Микроспоридии – внутриклеточные паразиты насекомых и некоторых других беспозвоночных, реже позвоночных животных. Извест-

но около 800 видов микроспоридий. Ранее микроспоридий также объединяли в один тип со споровиками и миксоспоридиями в связи с тем, что их жизненный цикл также завершается образованием спор. Но споры микроспоридий имеют совершенно другое строение, чем у споровиков – апикомплекс и миксоспоридий. Спора микроспоридий – одноклеточное образование с 1–2 ядрами и с ввернутой полярной нитью. У них отсутствует половой процесс, реже наблюдается автогамия.

Микроспоридии – самые мелкие простейшие (4–6 мкм). Они размножаются бесполым путем, образуя цепочки мелких клеток внутри клетки хозяина. Заражение животных происходит при поедании спор микроспоридий. В кишечнике споры разбухают, и из них выстреливает полярная нить, которая вонзается в стенку кишки хозяина. Из споры зародыш по каналу нити попадает внутрь кишечной клетки, где размножается бесполым путем, образуя цепочки клеток. В дальнейшем из них образуются одноклеточные споры с полярной нитью. После разрушения клеток хозяина споры попадают в просвет кишечника и выносятся наружу. Находящийся в споре амебоидный зародыш с одним ядром, претерпевает деление ядра надвое с последующим их слиянием (автогамия).

Некоторые микроспоридии наносят хозяйственный ущерб. Так, *Nosema apis* поражает клетки кишечника пчел, а *N. bombycis* патогенна для гусениц тутового шелкопряда и вызывает заболевание – пембину.

Другие микроспоридии, паразитирующие в организме вредных насекомых, используются в биологической защите растений от вредителей.

### **Вопросы для обсуждения**

1. В чем отличие споровиков от паразитических жгутиконосцев?
2. Какие стадии развития выделяют в жизненном цикле споровиков?
3. Какие подвижные стадии споровиков вам известны?
4. В какой среде протекает спорогония у грегаринов и кокцидий?
5. Каковы приспособления у зоитов (мерозоитов, спорозоитов) для перфорирования оболочек клетки хозяина?
6. Назовите основные отличия спорогонии кокцидий, грегаринов и малярийного плазмодия.
7. Сколько шизогоний кокцидий наблюдается в кишечнике кролика (при отсутствии повторной инвазии)?

## ТИП ИНFUЗОРИИ. КЛАССИФИКАЦИЯ. ФИЛОГЕНИЯ ПРОСТЕЙШИХ

### Общая характеристика типа Инфузории (Ciliophora)

Инфузории характеризуются наличием двигательных органелл – ресничек, ядерным дуализмом и особой формой полового процесса – конъюгацией. Всего известно 7500 видов. Большинство инфузорий – свободноживущие морские и пресноводные простейшие. Реже среди них встречаются симбионты и паразиты различных животных.

Инфузории – высокоорганизованные простейшие с наиболее сложной системой органелл (рис. 7). Клетка инфузорий покрыта пелликулой, обеспечивающей постоянство формы тела. Пелликула состоит из плазматической мембраны и уплотненного периферического слоя цитоплазмы, в котором располагаются в мозаичном порядке особые мешочки – альвеолы. Под пелликулой располагается эктоплазма, в которую погружены многие другие органеллы. Прежде всего, это кинетосомы – базальные тельца ресничек. От базальных телец отходят три корневые структуры: кинетодесма и два пучка микротрубочек. Совокупность пелликулы и эктоплазмы со всеми структурами образует опорный комплекс – кортекс клетки инфузории. Структуры кортекса видоспецифичны и используются в систематике.

Реснички инфузорий имеют сходное строение со жгутиками. В центре реснички имеются две микротрубочки (фибриллы) и девять двойных групп микротрубочек по периферии: в кинетосоме центральные фибриллы исчезают, а периферические становятся тройными. Ресничный аппарат у инфузорий разнообразен. Реснички могут склеиваться в пучки – цирры, в пластинки – мембранеллы или мембраны. Особо сложный ресничный аппарат около рта. В зависимости от образа жизни инфузорий их форма тела и адаптации ресничного аппарата сильно варьируют. Многие плавающие инфузории имеют обтекаемую форму тела и равномерное распределение ресничек (инфузория-туфелька – *Paramecium*). Сидящие и прикрепляющиеся инфузории нередко имеют форму трубы, колокольчика. На расширенном конце тела около рта обычно располагаются длинные реснички или мембранеллы (сувойка – *Vorticella*, трубоч – *Stentor*). Ползающие инфузории уплощены и снабжены особыми «ножками» – циррами (стилониция – *Stylonichia*).

В эктоплазме инфузорий могут находиться сократительные волокна – мионемы или защитные органеллы – трихоцисты, которые

при раздражении «выстреливают» и превращаются в упругую нить. Выстреливание множества трихоцист способно поразить врага из микромира, оказывая парализующее действие.

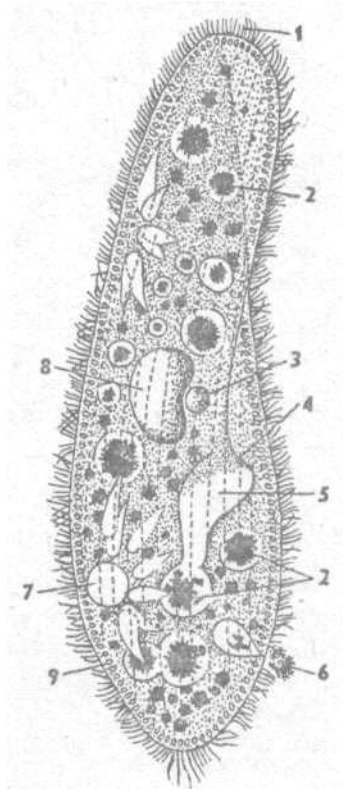


Рис. 7. Инфузория-туфелька *Paramecium caudatum* (по Полянскому и Стрелкову):

1 – реснички, 2 – пищеварительные вакуоли, 3 – микронуклеус, 4 – рот, 5 – глотка, 6 – порошица, 7 – сократительная вакуоль (центральный резервуар и приводящие каналы), 8 – макронуклеус, 9 – трихоцисты.

У многих инфузорий имеется сложная система органелл пищеварения. Рот нередко расположен во впадине тела – воронке (перистом), окруженной длинными ресничками, или мембранеллами. При помощи ресничек пища загоняется в рот (цитостом). Нередко рот ведет в длинную глотку (цитофаринкс), погруженную в эндоплазму. Пищевые комочки, попавшие в эндоплазму, тотчас же окружаются мелкими пузырьками – везикулами с ферментами, что способствует образованию пищеварительных вакуолей.

В начале пищеварения в вакуолях образуется кислая среда, а на последующих фазах – щелочная, что аналогично процессам пищеварения у высших животных. Непереваренные частицы выбрасываются из клетки в определенном месте – порошице (цитопрокт) (рис. 7). Некоторые хищные инфузории обладают ротовым «хоботком», прокалывающим покровы одноклеточной жертвы (*Didinium*).

У пресноводных инфузорий имеются сократительные вакуоли – органеллы осморегуляции и выделения. Иногда сократительные вакуоли образуют сложную систему. Так, у инфузории-туфельки две сократительные вакуоли с 5–7 приводящими каналами каждая. Вначале избыток жидкости собирается в лучеобразные каналы, а из них выпрыскивается в центральную вакуоль, представляющую собой резервуар, из которого затем выталкивается наружу.

Инфузории размножаются бесполым путем – делением клетки надвое в поперечном направлении, причем ядро делится митотически. Половой процесс – конъюгация не сопровождается размножением, т.е. увеличением числа особей. Конъюгация – особая уникальная форма полового процесса, свойственная только инфузориям. При конъюгации инфузории попарно соединяются и обмениваются в результате миграции ядрами. Перед конъюгацией в каждой особи макронуклеус распадается, а микронуклеус мейотически делится, образуя четыре

гаплоидных ядра, из которых три рассасываются, а оставшееся ядро митотически делится еще на два. Одно из этих ядер – стационарное – остается в клетке, а другое – мигрирующее – переходит в другую особь. После обмена мигрирующими ядрами происходит слияние стационарного ядра с «чужим» мигрирующим ядром с образованием диплоидного ядра – синкариона. Затем особи расходятся. Из синкариона в каждой клетке формируется макронуклеус и микронуклеус. В результате конъюгации образуется ядро двойственной природы с измененным генотипом, что обеспечивает большую пластичность организма. В некоторых случаях происходит ядерная реорганизация без конъюгации. В этом случае в одной особи образуются стационарное и миграционное ядра, которые потом сливаются. А затем из этого ядра образуется макро- и микронуклеус. Такой процесс называется автогамией. При этом ядро не получает двойственной наследственности, однако при мейозе обычно всегда происходят геномные мутации, что приводит к возникновению измененного генотипа.

Образование макро- и микронуклеуса из синкариона происходит следующим образом. Синкарион митотически делится 1–2 или 3 раза, и часть ядер преобразуется в макро-, другая – в микронуклеусы. В макронуклеусах идет повторная репликация молекул ДНК и происходит повышение плоидности, при этом масса ядер возрастает. Многоядерная инфузория делится с распределением ядер и дополнительным делением микронуклеусов. Кроме конъюгации, у инфузорий существуют и другие реорганизации ядерного аппарата. Может происходить образование нового макронуклеуса из продуктов деления микронуклеуса без предшествующего слияния ядер. Такое явление называется эндомиксис. При эндомитозе происходит увеличение числа хромосом в период ядерного и клеточного роста без деления ядра или клетки.

### **Классификация инфузорий**

В настоящее время существует несколько систем этого многочисленного типа простейших. Обычно при подразделении типа на классы используют особенности ротового аппарата, но эту точку зрения разделяют не все протозоологи. Значительно большей популярностью пользуется система инфузорий, базирующаяся на структуре ресничного аппарата всего тела, в том числе и окологротового. Воспользуемся этой традиционной системой инфузорий.

Инфузории делятся на два класса: класс Ресничные инфузории (Ciliata) и класс Сосущие инфузории (Suctoria). Представители ресничных инфузорий обладают ресничками на протяжении всех фаз развития, а сосущие – лишены ресничек на большей части жизненного цикла, и только на ранних фазах развития дочерняя клетка – «бродяжка» снабжена ресничками.

### **Класс Ресничные инфузории (Ciliata)**

Класс ресничных, центральный, наиболее многочисленный класс инфузорий, который включает около 20 отрядов, относящихся к трем подклассам. Рассмотрим некоторые из них.

**Подкласс Равноресничные инфузории (Holotricha).** Тело равноресничных равномерно покрыто ресничками равной длины. Около рта, как правило, мембранелл нет.

**Отряд Gymnostomatida** характеризуется расположением рта на переднем конце клетки или сбоку. Это в основном хищные инфузории, и у многих из них хорошо развит палочковый аппарат в цитоплазме около рта, который способствует прободению клетки жертвы. Представителями этого отряда являются хищная инфузория *Didinium* с двумя поясками ресничек и вершинным положением рта, а также *Dileptus* с щупальцевым отростком на переднем конце и с боковым положением рта. *Didinium* нападает на инфузорию-туфельку, прокалывает ее выступающим ротовым конусом с палочным аппаратом из фибрилл. *Dileptus* загоняет пищу в рот при помощи длинного переднего отростка.

**К отряду Trichostomatida** относятся свободноживущие и паразитические формы, питающиеся бактериями. Это тоже равноресничные инфузории, но в отличие от предыдущего отряда у них рот располагается в углублении тела (вестибулуме), окруженном ресничками, при помощи которых загоняется пища. У человека и свиней в кишечнике встречается паразитический вид этого отряда *Balantidium coli*. Хотя эта инфузория в основном питается содержимым кишечника, но может также разрушать слизистую кишечника, вызывая болезнь – балантидиоз. Заражение происходит путем попадания в кишечник цист балантидия.

**Отряд Hymenostomatida** – наиболее многочисленный по числу видов. Большинство видов отряда – свободноживущие, например инфузория-туфелька (*Paramecium caudatum*). Реже встречаются паразитические виды, как *Ichthyophthirius* – паразит рыб. Для этого отряда характерно наличие ротовой воронки – перистомы, которая окружена с одной стороны длинной мембраной, напротив которой на другой стороне расположены три мембранеллы.

**Подкласс Кругоресничные инфузории (Peritricha).** Реснички у круглоресничных располагаются только вокруг ротовой воронки, образуя левозакрученную спираль. К этому подклассу относится одноименный отряд Peritrichida. Большинство видов этого отряда ведут прикрепленный образ жизни. Типичный представитель – сувойка (*Vorticella*), имеющая длинный сократимый стебелек, в котором проходит пучок мионем. При сворачивании стебелька спиралью сувойка мгновенно спасается от опасности. Некоторые перитрихи живут в домиках, другие образуют колонии (*Zoothamnium*), имеющие вид пальмы.

**Подкласс Спиральноресничные инфузории (Spirotricha).** У спиральноресничных спиральная полоса мембранелл, ведущая ко рту, закручена вправо. Питаются, загоняя пищу в рот током воды, соз-

даваемым окологротовыми мембранеллами.

**Отряд Entodiniomorpha** включает инфузорий, обитающих в рубце жвачных животных. Для них характерно наличие кутикулярных пластинок, отростков на теле. Они питаются клетчаткой и бактериями. Эти полезные симбионты не только способствуют перевариванию клетчатки, но и сами служат источником дополнительного белкового питания для жвачных животных, так как темпы размножения энтодиниоморф велики и их биомасса быстро восстанавливается.

**Отряд Разноресничные (Heterotrichida)** характеризуется двумя типами ресничек: мелкими, покрывающими все тело, и крупными мембранеллами в окологротовой области. К крупным представителям отряда относятся свободноплавающие пресноводные инфузории: трубоч (Stentor) и спиростомум (Spirostomum), бурсария (Bursaria), размеры которых могут достигать 1–2 мм в длину. У них макронуклеус четковидный, состоящий из десятка и более ядер. Макронуклеус сопровождает много микронуклеусов.

**Отряд Брюхоресничные (Hypotricha).** Отличаются уплощенной формой тела и наличием крупных цирр на нижней поверхности тела.

При помощи цирр хипотрихи могут передвигаться по субстрату. К ним относятся Stylonychia, Oxytricha.

**Отряд Малоресничные (Oligotricha)** включает множество видов из морского планктона. У них имеются только окологротовые реснички. Некоторые виды выделяют тонкостенную раковину.

### **Класс Сосущие инфузории (Suctoria)**

Представители сосущих инфузорий не имеют ресничек, рта и окологротовой воронки. Они имеют шаровидное тело с радиальными щупальцами, иногда разветвленными. Они прикрепляются к субстрату при помощи ножки. Внутри клетки имеется макро- и микронуклеус. Щупальца представляют собой ловчий аппарат. Суктории ловят других более мелких инфузорий, например туфельек. Внутри щупалец проходит канал, а на вершине выделяется липкая капля секрета. Проплывающие инфузории, задев щупальца суктории, прилипают к ним. Содержимое жертвы по каналам щупалец перетекает в эндоплазму суктории, где и переваривается. Представителями суктории могут служить Sphaerophrya, Dendrocometes.

Происхождение Suctoria от Ciliata подтверждается общностью их организации. Им свойствен ядерный дуализм и процесс конъюгации. При бесполом размножении суктории отпочковывается маленькая дочерняя особь – бродяжка, покрытая ресничками. В дальнейшем она теряет реснички и превращается в сукторию со щупальцами. Это еще одно онтогенетическое доказательство родства сосущих инфузорий с ресничными.

### Происхождение и филогения простейших

Простейшие (Protozoa) относятся к примитивным одноклеточным эукариотам (надцарство Eucaryota). В настоящее время общепризнано, что эукариоты произошли от прокариот. Об их единстве свидетельствует сходство процессов синтеза белка в клетке. Прокариоты развились на планете раньше эукариот, это подтверждают ископаемые остатки их жизнедеятельности, а также способность ряда прокариот существовать в бескислородной среде (как доказано, атмосфера Земли около 2 млрд лет назад была восстановительной).

Существуют две гипотезы происхождения эукариот от прокариот. Сукцессивная гипотеза утверждает, что мембранные органеллы клетки (ядро, митохондрии, пластиды, аппарат Гольджи) возникли постепенно (сукцессивно) из мембраны клетки прокариот. Эндосимбиотическая гипотеза предполагает, что в эволюции эукариот большую роль сыграл симбиоз различных прокариот. Допускается, что митохондрии и хлоропласты могли развиваться из симбиотических бактерий, живших в клетке хозяина. Однако каждая из указанных гипотез имеет слабые стороны. Пока нет убедительных доказательств эволюции эукариот, что затрудняет выяснение эволюционных взаимоотношений между современными Protozoa.

Из известных нам семи типов простейших четыре (Apicomplexa, Muxozoa, Microspora, Ascetospora) исключительно паразитические группы, возникшие явно поздно, после появления в процессе эволюции их хозяев – высших многоклеточных. Поэтому при выяснении наиболее примитивной группы среди простейших, которую можно было бы сопоставить с предковой, следует обратиться к свободноживущим формам, к которым относятся три типа. Из них инфузории относятся к самым высокоорганизованным простейшим. Лабиринтулы несут черты многоклеточности и чрезвычайно специализированы. Только саркомастигофоры обладают многими первичными признаками (плезиоморфными), общими с предками всех простейших.

Однако саркомастигофоры неоднородны, и особенно резко различаются среди них подтипы Sarcodina и Mastigophora. Мнения о том, какая из этих групп простейших ближе к предкам у многих ученых различны.

Так, Пашер (1914) предположил, что первичной группой следует считать жгутиковых. У жгутиковых близкая связь с одноклеточными растениями, разнообразные типы питания, а органеллами движения являются жгутики, которые встречаются даже у прокариот. Кроме того, жгутики имеются у гамет Protozoa и Metazoa. Упрощенность организации саркодовых (отсутствие жгутиков, пелликулы) Пашер считал вторичным явлением в связи с переходом к активному фагоцитозу (анимальному способу питания), а наличие жгутиковых гамет у некоторых саркодовых рассматривал как свидетельство их происхождения от жгутиковых.

Ряд других ученых, в том числе и русский ученый А.Н. Опарин (1924), придерживались другой позиции и рассматривали в качестве первичной группы саркодовых. По их мнению, отсутствие оболочки, непостоянство формы тела, наличие псевдоподий и гетеротрофное питание – примитивные признаки. Это соответствовало постулатам популярной в то время теории происхождения жизни на Земле А.Н. Опарина. Согласно этой теории, образование первых существ, произошло от белковых комочков (коацерватов), похожих на амёб. Опарин признавал первичность гетеротрофов, питавшихся готовыми органическими веществами в первичном «бульоне» океанов.

В дальнейшем выяснились новые факты, проливающие свет на происхождение Protozoa. Во-первых, среди Procaryota обнаружено восемь типов метаболизма, поэтому вопрос о том, какой способ питания был у первичных одноклеточных (Eucaryota), усложнился. А изучение трофики Mastigophora показало, что во многих группах зеленых жгутиконосцев (Phytomastigophorea) наблюдается утрата автотрофности и переход к гетеротрофности. По-видимому, разнообразие способов питания у жгутиковых явилось основой для дальнейшей их дивергенции на автотрофов и гетеротрофов.

Появились и новые доказательства вторичной упрощенности саркодовых. Так, у некоторых амёб обнаружены отчатки кинетосомы в цитоплазме, что свидетельствует о редукции жгутиков у взрослых форм. А с другой стороны, описано немало случаев модификации клеток со жгутиками в амёбоидные (у колониальных форм и многоклеточных). Кроме того, имеются формы, обладающие псевдоподиями и жгутиками одновременно.

На основании этих данных подавляющее большинство ученых придерживаются точки зрения Пашера и предполагают, что предками современных Protozoa были древние Sarcomastigophora с разнообразными способами питания и со жгутиками примитивного строения. От этих предковых форм развились три ветви: саркодовые и эволюционно продвинутые жгутиконосцы, опалиновые.

В настоящее время не вызывает сомнений родство споровиков (Apicomplexa) и инфузорий со жгутиковыми. Первые упростились в строении, по-видимому, в связи с паразитизмом, но при этом усложнили свой жизненный цикл. Однако у них сохранились жгутиковые гаметы и зиготическая редукция хромосом, что подтверждает их родство со жгутиковыми. У инфузорий произошла полимеризация многих оргanelл и возникла особая форма полового процесса – конъюгация.

Такие типы, как Muxozoa и Microspora, возможно, произошли от каких-то древних саркодовых, так как у них развитие начинается с амёбоидного зародыша и жгутиковых гамет нет. Однако жизненный цикл и образование спор у этих типов не находят аналогов среди Protozoa, и поэтому некоторые авторы признают автономность их эволюционного

развития. Своеобразны и такие типы, как лабиринтулы и асцетоспории, у которых не прослеживаются черты сходства с другими группами.

На основе всего сказанного можно предложить следующую филогенетическую схему Protozoa.

Сопоставляя жизненные формы и комплексы адаптивных признаков, можно выявить следующие основные пути экологической эволюции одноклеточных животных.

Центральную группу для экологической радиации представляли, по-видимому, многообразные древние саркомастигофоры с преобладанием жгутиковых форм. Как и теперь, среди них, возможно, господствовали адаптации к активному движению в воде. В дальнейшем четко обозначились различия между подтипами жгутиконосцев и саркодовых. Последние, утратив жгутики, перешли к ползающему образу жизни и фагоцитозу – строго голозойному питанию. Их дальнейшая специализация бентосному существованию сопровождалась образованием защитных раковин (раковинные корненожки, фораминиферы). Некоторые из саркодовых проявили способность образовывать скелетные иглы, а затем и сложный радиальный скелет (радиолярии, солнечники). Так возникли парящие планктонные простейшие.

Другое генеральное направление в экологической эволюции Protozoa связано с прогрессом клеточного строения и возникновением крупных полиэнергидных, активно плавающих форм – инфузорий. Эта группа претерпела широкую экологическую радиацию: среди них немало как плавающих, так и ползающих, сидячих бентосных форм, скважников интерстициалов, заселяющих промежутки в грунтах.

Паразитические простейшие возникли исторически позже, после появления на Земле многоклеточных животных. К паразитизму эволюционно приспособились представители практически всех типов одноклеточных, а четыре типа представляют исключительно паразитов.

### **Вопросы для обсуждения**

1. Почему инфузорий считают высокоспециализированными одноклеточными?
2. Каковы функции макронуклеуса и микронуклеуса?
3. Чем обусловлена постоянная форма тела инфузорий?
4. Какие типы размножения характерны для инфузории-туфельки?
5. Как осуществляется процесс питания и пищеварения у инфузории-туфельки?
6. Каково строение и значение сократительных вакуолей инфузорий?
7. Где и как удаляются из организма инфузории-туфельки непереваренные частицы пищи?
8. Почему сократительные вакуоли есть только у пресноводных инфузорий?
9. Имеются ли защитные приспособления у инфузории-туфельки?

## **ПОДЦАРСТВО МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ ЖИВОТНЫЕ. ТИП ГУБКИ**

### **Характеристика Многоклеточных (Metazoa)**

Многоклеточные животные обладают более высоким уровнем организации, чем одноклеточные. Их тело состоит из множества клеток, выполняющих разные функции организма, в то время как у одноклеточных все функции осуществляются одной клеткой. У колониальных простейших тело также состоит из многих клеток, но у них отсутствует клеточная дифференциация. Клетки многоклеточных в связи со специализацией обычно утрачивают способность к самостоятельному существованию. А у колониальных простейших отчлененные клетки некоторое время могут существовать независимо, но затем путем деления восстанавливают колонию.

Многоклеточные поддерживают целостность организма путем межклеточного взаимодействия, а одноклеточные – за счет процессов саморегуляции внутри одной клетки.

Онтогенез многоклеточных характеризуется процессом дробления яйцеклетки на множество клеток-бластомеров, из которых в дальнейшем формируется организм с дифференцированными клетками и органами. А у одноклеточных онтогенез сводится к росту и формированию органелл в одной клетке. Деление клеток у простейших приводит не к росту организма, как у многоклеточных, а к размножению. Промежуточное положение между ними занимают колониальные простейшие, у которых за счет деления клеток формируются новые колонии.

Многоклеточные, как правило, крупнее одноклеточных. Увеличение размеров тела многоклеточных по отношению к их поверхности способствовало усложнению и совершенствованию процессов обмена, формированию внутренней среды. Совершенствование процессов обмена обеспечило многоклеточным большую устойчивость (гомеостаз), автономизацию жизненных процессов и большую продолжительность жизни.

Таким образом, многоклеточные обладают целым рядом преимуществ в организации по сравнению с одноклеточными и представляют собой качественный скачок в процессе эволюции от Protozoa к Metazoa.

### **Происхождение многоклеточных**

Существует множество гипотез о происхождении многоклеточных, однако большинство ученых считает доказанным происхождение Metazoa от Protozoa. Все структурные компоненты клетки Protozoa

частично или полностью идентичны таковым у Metazoa. Кроме того, в пределах Protozoa прослеживается тенденция перехода к многоклеточности. Это проявляется у полиэнергидных простейших с многочисленными ядрами (опалина, миксоспоридии, некоторые инфузории, радиолярии, фораминиферы) и у колониальных форм, например у вольвоксовых жгутиконосцев. В некоторых случаях у простейших наблюдается даже многоклеточность отдельных фаз развития, например спор у миксоспоридий.

Гипотезы происхождения многоклеточных подразделяются на две группы – колониальные и полиэнергидные, в зависимости от того, какие группы простейших принимаются за исходные в эволюции.

I. Колониальные гипотезы происхождения Metazoa базируются на признании в качестве предков колониальных Protozoa.

1. Первую колониальную гипотезу происхождения Metazoa разработал Э. Геккель (1874), гипотеза получила название «гастреи». Он считал, что протозойным предком Metazoa была «бластeya» – шаровидная колония жгутиковых, похожая на стадию бластулы в развитии многих многоклеточных. В процессе эволюции от бластeyи путем инвагинации (впячивания) могли возникнуть первые двуслойные многоклеточные с кишечной полостью, выстланной энтодермой. Этот гипотетический предок Metazoa был назван Э. Геккелем «гастреей» в связи со сходством со стадией гастрюлы в развитии многоклеточных. По его мнению, гастрея представляла плавающее двуслойное животное с ротом. Наружный слой жгутиковых клеток гастреи представлял эктодерму и выполнял двигательную функцию, а внутренний слой клеток (энтодерма) – пищеварительную.

2. Дальнейшее развитие теории «гастреи» продолжил О. Бюкли (1884), предложивший ее новый вариант – гипотезу «плакулы». На создание нового варианта гипотезы натолкнуло Бюкли описание примитивного двуслойного многоклеточного животного – трихоплакса (Trichoplax), строение которого приближалось к плоским колониям жгутиковых. Он предполагал, что подобные трихоплаксу животные могли быть промежуточными между «плакулой» и «гастреей».

Тем более было обнаружено, что у Trichoplax нижний слой клеток способен к наружному пищеварению. Ползая, эти животные выделяют пищеварительные соки (ферменты), переваривающие бактериальную пленку. В дальнейшей эволюции, по его мнению, из этой нижней части клеток примитивных плакулоподобных организмов возникла энтодерма гастреи, а из верхнего – эктодерма.

**Колониальные гипотезы происхождения Metazoa (по Шаровой)**

| Гипотеза                       | Колониальный предок из Protozoa                | Процесс преобразования         | Предок многоклеточных Metazoa            | Живая модель предка                |
|--------------------------------|------------------------------------------------|--------------------------------|------------------------------------------|------------------------------------|
| «Гастреи» (Геккель, 1874)      | Бластия (одно-слойная шаровидная)              | Инвагинация                    | Гастрея (дву-слойная шаровидная со ртом) | Гаструла и личинка кишечнораотовых |
| «Плакулы» (Бючли, 1884)        | Плоская одно-слойная колония                   | Расслоение колонии и изгибание | Гастрея (дву-слойная со ртом)            | Трихоплакс, гастрюла               |
| «Фагоцителлы» (Мечников, 1882) | Бластия (одно-слойная шаровидная)              | Иммиграция                     | Фагоцителла (из двух слоев без рта)      | Личинка губок – паренхимула        |
| «Фагоцителлы» (Иванов, 1967)   | Колония воротничковых жгутиковых (без полости) | Иммиграция                     | Фагоцителла (из двух слоев без рта)      | Паренхимула, трихоплакс            |

3. Русский биолог И.И. Мечников в 1882 г. опубликовал другую колониальную гипотезу – «фагоцителлы», раскрывающую сущность происхождения многоклеточных. Мечников открыл явление фагоцитоза – внутриклеточного пищеварения у многоклеточных и считал этот способ переваривания пищи более примитивным, чем полостное пищеварение. По его мнению, первые многоклеточные были примитивнее «гастреи» по организации и не имели еще пищеварительной полости и полостного пищеварения. Для выяснения вопроса о гипотетическом предке Metazoa И.И. Мечников пристально изучал онтогенез примитивных многоклеточных – губок. Им было обнаружено, что образование двуслойной фазы развития у губок происходит не путем инвагинации бластулы, а путем иммиграции отдельных клеток наружного слоя в полость зародыша (бластоцель). Личинка губок с паренхимными клетками внутри была названа паренхимулой. И.И. Мечников рассматривал паренхимулу как прообраз или живую модель гипотетического предка многоклеточных – фагоцителлы. Это название предка связано со способом питания – фагоцитозом, который осуществлялся в паренхиматозных клетках. По его мнению, фагоцителла могла возникнуть из шаровидных колоний жгутиконосцев путем иммиграции части клеток внутрь колонии. При этом наружные клетки со жгутиками выполняли функцию движения (кинобласт), а внутренние – утрачивали жгутики, становились амебоидными и выполняли функцию фагоцитоза (фагоцитобласт).

Гипотеза фагоцителлы И.И. Мечникова завоевала широкое признание и нашла дальнейшее развитие в трудах многих ученых. Дополнения и существенные поправки к теории фагоцителлы внесли советские ученые А.А. Захваткин и А.В. Иванов. Так, А.А. Захваткин (1949) создал гипотезу синзооспоры. По его мнению, нельзя было принимать в качестве предка многоклеточных колонии зеленых жгутиконосцев (типа *Volvox*), как это допускали предшественники, так как у вольвоксовых голофитный способ питания и зиготическая редукция хромосом как у растений. Поэтому А.А. Захваткин предположил, что колониальные простейшие, давшие начало Metazoa, обладали не голофитным, а голозойным типом питания и имели гаметическую редукцию хромосом в онтогенезе. В связи с тем, что у всех Metazoa эмбриогенез протекает в пределах яйцевой оболочки и дробление зародыша вначале палинтомическое и только после выхода зародыша из яйца дробление становится монотомическим, Захваткин предположил, что колониальный предок в своем индивидуальном развитии также проходил подобные фазы дробления.

Другая важная поправка касалась облика первого многоклеточного животного. Захваткин считал, что фагоцителла И.И. Мечникова отражает облик не взрослого предка многоклеточных, а лишь его личинки – синзооспоры. А взрослая фаза предка многоклеточных, по мнению Захваткина, представляла сидячую форму колониального типа, похожую на губок. Но гипотеза синзооспоры не получила широкого распространения, так как трудно было допустить, чтобы сидячие колониальные формы могли дать дальнейшую эволюцию всех Metazoa.

Крупный современный зоолог А.В. Иванов (1967) синтезировал современные идеи по проблеме происхождения многоклеточных. За основу он принял гипотезу фагоцителлы Мечникова. Однако он предложил считать в качестве колониального предка Metazoa колонию типа воротничковых жгутиковых, имеющих голозойный способ питания, что соответствовало взглядам А.А. Захваткина. Живой моделью фагоцителлы А.В. Иванов считает не столько личинку губок – паренхимулу, сколько трихоплакса, близкого по организации к фагоцителле. Фагоцителла, по А.В. Иванову, в процессе эволюции дала начало таким типам, как Губки (*Spongia*) и Пластинчатые (*Placozoa*), обладающим примитивным внутриклеточным пищеварением – фагоцитозом. Согласно взглядам А.В. Иванова, появление двуслойных животных со ртом, кишечной полостью и полостным пищеварением произошло значительно позднее, чем фагоцителлоподобных.

II. Полиэнергидные гипотезы происхождения многоклеточных исходят из того, что предками Metazoa были полиэнергидные простейшие.

Впервые идея происхождения Metazoa от полиэнергидных Protozoa была предложена Иерингом, а позднее активно защищалась юго-

славским зоологом Хаджи (1963). По мнению Хаджи, предками Metazoa были инфузории, а первыми многоклеточными – плоские черви (планарии). При этом процесс образования многоклеточности происходил путем целлюляризации, т.е. в клетке одноклеточного вокруг ядер обособлялись клетки. Например, по Хаджи, из эктоплазмы инфузорий и ядер – производных макронуклеуса возникали покровные клетки (эктодерма), из эндоплазмы и ядер – производных микронуклеуса образовывалась внутренняя паренхима (энтодерма и мезодерма), а из различных оргanelл – органы первого многоклеточного организма.

По названию процесса, якобы приведшего к образованию многоклеточности, полиэнергидную гипотезу часто называют еще и целлюлярной.

Идея о происхождении Metazoa от полиэнергидных Protozoa через целлюляризацию несомненно заслуживает внимания, однако конкретная аргументация гипотезы Хаджи сомнительна. Автором допущена некоторая механистичность в объяснении происхождения от Protozoa довольно высокоорганизованных групп трехслойных животных – червей. В этой гипотезе также не учтены: постулаты клеточной теории, теории зародышевых пластов, биогенетический закон, гомологичность структур, особенности жизненных циклов предков и потомков.

В настоящее время наиболее серьезно аргументирована гипотеза фагоцителлы И.И. Мечникова, доработанная А.В. Ивановым с учетом всех достижений в этой области.

### **Классификация многоклеточных**

Подцарство Metazoa в настоящее время подразделяют на три надраздела с разным уровнем организации: надраздел Фагоцителлообразные (Phagocytellozoa), примитивные многоклеточные, надраздел Паразои (Parazoa) и высшие, или собственно многоклеточные, надраздел Эуметазои (Eumetazoa).

Phagocytellozoa обладают лишь двумя основными типами клеток: двигательными со жгутиками (кинобласт) и фагоцитарными, или пищеварительными (фагоцитобласт). Клетки легко взаимопревращаются. Пищеварение внутриклеточное. Parazoa состоит из множества типов клеток, но у этих животных отсутствуют ткани, органы. Пищеварение внутриклеточное. Eumetazoa обладают широкой дифференциацией клеток, тканей, органов. Пищеварение может быть как внутриклеточное, так и полостное.

### **Надраздел I. Фагоцителлообразные (Phagocytellozoa)**

Надраздел Фагоцителлообразных включает самых примитивных многоклеточных животных. К ним относится только один тип – Пластинчатые (Placozoa). У Phagocytellozoa два основных типа клеток:

жгутиковые, выполняющие двигательную функцию, и амебоидные – фагоциты, в которых перевариваются пищевые частицы. У них нет рта, пищеварительной полости, отсутствуют сформированные ткани, органы. По своей организации они сходны с гипотетическим предком многоклеточных – фагоцителлой (по Мечникову), что дало основание для названия надраздела (фагоцителлообразные).

### **Тип Пластинчатые (Placozoa)**

К типу пластинчатых относятся всего лишь два вида одного рода морских животных – *Trichoplax*. Это мелкие плоские животные, движущиеся по водорослям при помощи покровных жгутиковых клеток. Внутри тела трихоплакса имеются фагоцитарные клетки с пищеварительными вакуолями.

Трихоплакс – пластинкообразное морское животное, размером не более 4 мм. Обитает на водорослях. Внешне напоминает амёбу, так как не имеет постоянной формы тела и при движении его контуры меняются. Однако движется он при помощи жгутиковых клеток, покрывающих тело. Жгутиковые клетки «брюшной» стороны узкие и высокие, а на «спинной» поверхности – уплощенные. Внутри тела рыхло расположены веретеновидные и амёбоидные клетки.

Питание трихоплакса происходит двумя способами. К. Грелль описал способ внешнего пищеварения у трихоплакса. Он обнаружил, что клетки «брюшной» стороны способны выделять ферменты и переваривать пленку из бактерий, покрывающую субстрат. К. Грелль считал, что это единственный способ питания у трихоплакса, и потому придерживался гипотезы происхождения пластинчатых от «плакулы» (по О. Бючли), согласно которой предок многоклеточных был двуслойной колонией жгутиконосцев.

Второй способ питания трихоплакса – фагоцитоз. Пищеварительные вакуоли в клетках трихоплакса были обнаружены давно, но их природа не была доказана. Только в 1986 г. немецкий ученый Вендерот экспериментально доказал фагоцитоз у трихоплакса. Он кормил трихоплаксов убитыми дрожжевыми клетками и выяснил, что фагоцитоз для них основной способ питания.

Трихоплаксы загоняли пищевые частицы биением жгутиков покровных клеток на спину, где пища поглощалась веретеновидными клетками, которые способны выступать наружу через поры между жгутиковыми клетками. Перегруженные пищеварительными вакуолями клетки становились короткими, амёбоидными и занимали свое место в толще паренхимы. После переваривания пищи они снова вытягивались и становились веретеновидными. Так подтвердилась идея И.И. Мечникова о фагоцитозе как наиболее примитивном способе питания у многоклеточных.

Размножение трихоплакса происходит бесполом и половым путем. Бесполое размножение осуществляется делением тела надвое или путем отшнуровывания «бродяжек» со спинной стороны. Известен и половой процесс у трихоплакса. Оплодотворенные яйцеклетки претерпевают равномерное дробление, которое прослежено до 32 бластомеров. Личинка трихоплакса пока неизвестна.

Клетки трихоплакса не полностью утратили самостоятельность. При извлечении из тела они сползаются в агрегаты и могут постепенно развиваться в целый организм. Клетки трихоплакса обладают высокими регенерационными возможностями.

Всего описано два вида трихоплаксов из Атлантического и Тихого океанов. Они хорошо содержатся в морских аквариумах и являются прекрасными лабораторными объектами.

У трихоплаксов нет еще зародышевых листков, кишечника, рта, нервной системы и мышечных клеток. Несомненно, что это самые примитивные современные многоклеточные.

## **Надраздел II. Паразои (Parazoa)**

Паразои – примитивные многоклеточные, у которых клетки функционально, дифференцированы и имеют тенденцию к образованию тканей. Специализированных органов нет. К этому надразделу относится лишь один тип современных животных – губки. В отличие от фагоцителлообразных, у них множество типов клеток, выполняющих разную функцию, что свидетельствует об их эволюционной продвинутости. Вместе с тем паразои совсем неподвижны, хотя и обладают животным способом питания. Название Parazoa в переводе с латинского означает «как бы животные».

### **Общая характеристика Типа Губки (Porifera, или Spongia)**

Губки – неподвижные прикрепленные животные, обитающие преимущественно в морях, реже в пресных водах. Они имеют форму наростов, бокалов или напоминают ветвящиеся стебли.

Губки могут быть одиночными животными, но значительно чаще образуют колонии. Долгое время губки относили к зоофитам – промежуточным формам между растениями и животными. Принадлежность губок к животным впервые была доказана Р. Эллисом в 1765 г., который обнаружил явление фильтрации воды через тело губок и голозойный тип питания. Р. Грант (1836) впервые выделил губок в самостоятельный тип Губки (Porifera).

Всего известно 5000 видов губок. Это древняя группа животных, известная с докембрия.

Губки сочетают в себе признаки примитивных многоклеточных животных со специализацией к неподвижному образу жизни. О при-

митивности организации губок свидетельствуют такие признаки, как отсутствие тканей, органов, высокая регенерационная способность и взаимопревращаемость многих клеток, отсутствие нервных и мышечных клеток. Им свойственно только внутриклеточное пищеварение.

С другой стороны, губки несут черты специализации к неподвижному образу жизни. У них имеется скелет, защищающий тело от механических повреждений и хищников. Скелет может быть минеральный, роговой или смешанной природы. Обязательным компонентом скелета является роговое вещество – спонгин (отсюда одно из названий типа – Spongia). Тело пронизано порами. Это отражено в синониме названия типа – Porifera (pori – поры, fera – несущие). Через поры вода поступает внутрь тела со взвешенными пищевыми частицами. С током воды через тело губок пассивно осуществляются все функции: питание, дыхание, выделение, размножение.

В процессе онтогенеза происходит извращение (инверсия) зародышевых пластов, т.е. первичный наружный слой клеток занимает положение внутреннего слоя, и наоборот.

Одиночные губки в простейшем случае имеют форму бокала, например Sycon. Такая форма обладает гетерополярной осевой симметрией. У бокаловидной губки различают подошву, которой она прикрепляется к субстрату, а на верхнем полюсе – устье – оскулюм.

Через тело губок постоянно осуществляется ток воды: через поры вода поступает в губку, а из устья выходит. Направление тока воды в губке определяется движением жгутиковых особых воротничковых клеток. У колониальных губок имеется множество устьев (оскулюмов) и осевая симметрия нарушается.

Стенка тела губок состоит из двух слоев клеток: покровных клеток (пинакоцитов) и внутреннего слоя жгутиковых воротничковых клеток (хоаноцитов), которые выполняют функцию фильтрации воды и фагоцитоза. Хоаноциты имеют вокруг жгутика воротничок в форме воронки. Воротничок образован из сцепленных микроворсинок. Между слоями клеток имеется студенистое вещество – мезоглея, в которой расположены отдельные клеточные элементы. К ним относятся: звездчатые опорные клетки (колленциты), скелетные клетки (склероциты), подвижные амебоидные клетки (амебоциты) и недифференцированные клетки – археоциты, которые могут давать начало любым другим клеткам, в том числе и половым. Иногда присутствуют слабо-сокращающиеся клетки – миоциты.

Среди пинакоцитов различают особые клетки – пороциты со сквозной порой. Пороцит способен к сокращению и может открывать и закрывать пору. Поры рассеяны по всему телу губки или образуют скопления.

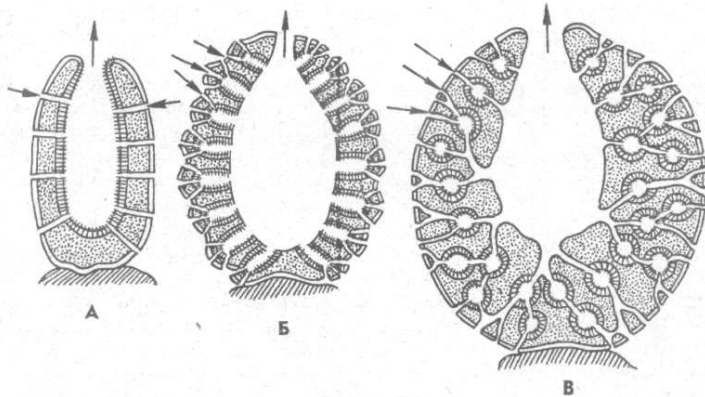


Рис. 8. Типы морфологического строения губок (по Гессе):

А – аскон, Б – сикон, В – лейкон. Стрелки показывают направление тока воды в теле губки.

Различают три типа морфологического строения губок: аскон, сикон, лейкон (рис. 8). Наиболее простой из них аскон: Асконоидные губки – мелкие одиночные, у которых вода поступает через поры и поровые каналы, пронизывающие стенку тела, в атриальную полость, выстланную хоаноцитами, а затем через оскулюм выходит наружу. Губки типа сикон крупнее, с более толстыми стенками, в которых имеются жгутиковые камеры. Ток воды в губках сиконоидного типа происходит по следующему пути: поры, поровые каналы, жгутиковые камеры, атриальная полость, оскулюм. В отличие от асконоидных губок у сиконоидных хоаноциты выстилают не атриальную полость, а многочисленные жгутиковые карманы в толще стенки тела. Это увеличивает пищеварительную поверхность губок и повышает эффективность фагоцитоза. Атриальная полость у сиконоидных выстлана пинакоцитами. Наиболее сложный тип строения – лейкон. Это колониальные губки с многочисленными оскулюмами. В мощном слое мезоглеи много скелетных элементов. Стенка тела пронизана сетью каналов, связывающих многочисленные жгутиковые камеры. Ток воды в лейконоидной губке осуществляется по пути: норы – поровые каналы – жгутиковые камеры – выносящие каналы – атриальная полость – оскулюм. У лейконоидных губок наибольшая пищеварительная поверхность.

Тип строения губок не отражает их систематического родства. В разных классах губок имеются представители с разным морфологическим строением. Это свидетельствует о параллельных путях эволюции в разных классах губок. Преимущество усложнения строения губок оказалось в том, что с увеличением размеров тела губок увеличивалась пищеварительная поверхность слоя хоаноцитов и усиливалась интенсивность фильтрации. Например, губка *Leucopia* (лейкон) размером в 7 см профильтровывает за сутки 22 л воды.

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

Минеральный скелет представлен иглами (спикулами) различной формы: 1-, 3-, 4- и 6-осными и более сложного строения.

В состав скелета входит органическое рогоподобное вещество – спонгин. В случае редукции минерального скелета остаются лишь спонгиновые нити.

Известковые иглы губок представляют собой кристаллы кальцита с примесью других элементов (Ba, Sr, Mn, Mg и др.). Снаружи иглы покрыты органической оболочкой.

Кремниевые иглы состоят из аморфного кремнезема, располагающегося концентрическими слоями вокруг осевой органической нити.

Минеральные иглы образуются за счет деятельности клеток – склероцитов, при этом известковые иглы образуются внеклеточно за счет выделений нескольких склероцитов, а кремниевые иглы формируются внутриклеточно. Крупные кремниевые иглы формируются за счет нескольких склеробластов или внутриклеточного синцития с несколькими ядрами.

Спонгиновые волокна образуются внеклеточно за счет выделения фибриллярных нитей клетками – спонгиоцитами. Спонгиновые волокна цементируют иглы в составе кремнево-рогового скелета.

Роговые и бесскелетные губки – явление вторичное.

Губки неподвижны. Однако известно, что пороциты, несущие поры, и оскулюмы губок могут медленно сужаться и расширяться за счет сокращений клеток-миоцитов и цитоплазмы некоторых других клеток, окружающих эти отверстия. К числу подвижных клеток относятся амебоциты, выполняющие транспортную функцию в мезоглее. Они переносят пищевые частицы от хоаноцитов к другим клеткам, удаляют экскреты, а в период размножения переносят спермин по мезоглее к яйцеклеткам. В постоянной активности находятся жгутики хоаноцитов. Благодаря синхронному движению жгутиков создается постоянный ток воды в губке, доставляющий пищевые частицы и свежие порции воды с кислородом. Хоаноциты захватывают пищу псевдоподиями, часть пищевых частиц переваривают сами, а часть передают амебоцитам, которые выполняют основную пищеварительную и транспортную функции в теле губок.

Размножение у губок может быть бесполом и половым. Бесполое размножение осуществляется наружным или внутренним почкованием. В первом случае на теле губки образуется выпячивание, на вершине которого прорывается оскулюм. У одиночных губок почки отделяются от материнского тела и образуют самостоятельные организмы, а у колониальных губок почкование приводит к росту колонии. Пресноводные губки бадяги (*Spongilla*) способны к внутреннему почкованию. При этом в мезоглее образуются внутренние почки – геммулы.

Обычно формирование геммул начинается осенью перед отмиранием материнской колонии. При этом архециты образуют в мезоглее скопления, вокруг которых склероциты образуют двойную спонгиновую оболочку с кремниевыми иглами или сложными скелетными элементами – амфидисками.

Весной из геммулы через особую пору выходят архециты, которые начинают делиться. В дальнейшем из них формируются все типы клеток губки. Из множества геммул в скелетном остоле материнской колонии формируется новая – дочерняя. Геммулы выполняют также функцию расселения, так как они разносятся течениями. Образование геммул – результат приспособления губок к жизни в пресных водах.

Половое размножение описано для известковых и кремниевых губок. Обычно губки гермафродитны, реже раздельнополы. Половые клетки формируются в мезоглее из недифференцированных клеток – архецитов. Оплодотворение перекрестное. Сперматозоиды из мезоглеи выходят в атриальную полость, а из нее наружу. С током воды спермии выпадают через поры в тело другой губки, а затем проникают в мезоглею, где происходит слияние с яйцеклетками. В результате дробления зиготы формируется личинка, которая покидает тело материнской губки, затем оседает на дно и превращается во взрослую губку. Особенности эмбриогенеза и типы личинок различны у разных губок.

У некоторых известковых губок, например у *Clathrina*, в результате дробления зиготы образуется личинка целобластула, состоящая из одинаковых по размеру клеток со жгутами. Целобластула выходит в воду, а затем у нее происходит иммиграция части клеток в бластоцель. Они теряют жгутики, приобретают амебоидную форму. Так формируется двуслойная личинка паренхимула с жгутиковыми клетками на поверхности и амебоидными внутри. Она оседает на дно, после чего снова происходит процесс иммиграции клеток: жгутиковые клетки погружаются внутрь, давая начало хоаноцитам, а амебоидные клетки выходят на поверхность, образуя покровные клетки – пинакциты. По окончании метаморфоза образуется молодая губка. Процесс смены положения клеточных пластов в эмбриогенезе губок получил название инверсии пластов. Наружные жгутиковые клетки, выполнявшие двигательную функцию у личинок, превращаются во внутренний слой клеток хоаноцитов, обеспечивающих ток воды внутри губки и захват пищи. И, наоборот, внутренние фагоцитарные клетки у личинок в последующем образуют слой покровных клеток.

У других известковых и кремниевых губок развитие происходит сложнее и с образованием личинки амфибластулы. Так, у известковой губки *Leucoslenia* в результате неравномерного дробления яйцеклетки формируется вначале однослойный зародыш стомобла-

стула с отверстием – фиалопором. По краям фиалопора расположены крупные клетки, а остальная часть стомобластулы состоит из мелких клеток со жгутиками, направленными внутрь полости зародыша. В дальнейшем стомобластула выворачивается «наизнанку» через фиалопор, после чего он смыкается. Этот процесс выворачивания зародыша называется экскурвацией. Образуется однослойная шаровидная личинка – амфибластула. Одна половина этой сферы образована мелкими жгутиковыми клетками – микромерами, а другая – крупными клетками без жгутиков – макромерами. После экскурвации амфибластула испытывает временную гастрюляцию – впячивание макромеров внутрь. Перед выходом личинки во внешнюю среду макромеры обратно выпячиваются, и она снова приобретает шаровидную форму. Амфибластулы плавают жгутиковыми клетками вперед, затем оседают на дно и у них начинается вторичная гастрюляция. Только теперь внутрь впячиваются жгутиковые клетки, которые потом преобразуются в хоаноциты, а из крупных макромеров формируются покровные клетки и клеточные элементы в мезоглее. Метаморфоз завершается образованием губки. В развитии этой губки наблюдается общее для всего типа губок явление инверсии пластов. Если при первой гастрюляции амфибластулы положение наружного слоя занимают жгутиковые микромеры, а внутреннего слоя – макромеры, то после второй гастрюляции слои клеток меняют свое положение на диаметрально противоположное. По сравнению с развитием губки *Clathrina* у *Leucoslenia* более прогрессивный способ гастрюляции, происходящий не путем иммиграции отдельных клеток, а путем инвагинации клеточного пласта.

Инверсия пластов в эмбриогенезе губок свидетельствует о функциональной пластичности клеточных слоев, которые не следует отождествлять с зародышевыми пластами высших многоклеточных. В основу подразделения губок на классы положены особенности химического состояния и строения скелета. Тип делится на три класса.

### **Класс Известковые губки (*Calcispongiae*, или *Calcarea*)**

Это морские губки с известковым скелетом. Скелетные иглы могут быть трехосными, четырехосными и одноосными. Среди известковых губок встречаются одиночные бокаловидные или трубчатые формы, а также колониальные. Их размеры не превышают 7 см в высоту. Представителями этого класса могут служить бокаловидная губка *Sycon* и колониальная *Leucandra*.

### **Класс Стекланные губки (*Hyalospongiae*, или *Hexactinellida*)**

Это преимущественно крупные, глубоководные морские формы с кремниевым скелетом, состоящим из шестиосных игл. Иногда отдельные иглы редуцируются, а в ряде случаев иглы спаиваются между со-

бой и образуют амфидиски или сложные решетки. Стекланные губки обладают красивым ажурным скелетом и используются в качестве коллекционных объектов и сувениров. Например, очень ценится губка – корзинка Венеры (*Euplectella asper*) в форме ажурного цилиндра, стекланный губка – гиалонема (*Hyalonema*) с длинным хвостовым стержнем из толстых кремниевых игл. Тело некоторых представителей стекланных губок достигает около 1 м в длину, а пучок игл, при помощи которых губка закрепляется в мягком грунте, может быть до 3 м. Промысел стекланных губок осуществляется в основном у берегов Японии.

### **Класс Обыкновенные губки (*Demospongiae*)**

Класс включает большинство современных видов губок. Скелет кремниевый в сочетании со спонгиновыми нитями. Кремниевые иглы четырехосные или одноосные. Обыкновенные губки разнообразны по форме, размерам, окраске. В полосе прибоя губки имеют обычно форму наростов, подушек. На больших глубинах губки могут быть ветвистыми, трубчатыми, бокаловидными. К промысловым губкам относится туалетная губка (*Spongia zimосса*) с мягким спонгиновым скелетом. Промысел туалетных губок развит в Средиземном, Красном морях, а также Карибском море, Индийском океане.

Группу пресноводных губок представляют губки бадяги. В наших реках и озерах наиболее обычна бадяга (*Spongilla lacustris*) комковатой или кустистой формы.

Большинство губок – активные биофильтраторы, поэтому они имеют важное значение в биологической очистке морских и пресных вод.

### **Вопросы для обсуждения**

1. Почему губок относят к примитивным многоклеточным?
2. Как размножаются губки?
3. Чем отличается наружное почкование от внутреннего?
4. Какой принцип строения положен в основу подразделения всех существующих губок на три класса?
5. Какие существуют морфологические типы губок? Каковы их особенности?
6. К какому надразделу относится тип Губки?
7. Какой скелет у глубоководных стекланных губок?

**ТИП КИШЕЧНОПОЛОСТНЫЕ.  
КЛАСС ГИДРОИДНЫЕ. КЛАСС СЦИФОИДНЫЕ.  
КЛАСС КОРАЛЛОВЫЕ ПОЛИПЫ.  
ТИП ГРЕБНЕВИКИ**

**Надраздел III. Эуметазои (Eumetazoa)**

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

Надраздел Eumetazoa подразделяется на два раздела: Раздел Лучистые (Radiata) и Раздел Билатеральные (Bilateria). Первые обладают радиальной симметрией, а последние – двусторонней, или билатеральной, симметрией.

**Раздел 1. Лучистые (Radiata)**

Лучистые характеризуются: лучевой симметрией, двуслойностью строения и наличием кишечной (гастральной) полости и нервной системы диффузного типа.

Тело радиальных животных обладает осью симметрии, вокруг которой в радиальном порядке располагаются повторяющиеся морфологические структуры. Гетерополярная ось проходит через два полюса тела животного. Различают оральный (ротовой) и аборальный полюсы. Через ось радиальных животных можно провести несколько плоскостей симметрии (2, 4, 6, 8 и более), которыми тело делится на симметричные половины. От числа повторяющихся комплексов органов зависит порядок симметрии (4-лучевая, 6-лучевая и т.д.).

Радиальная симметрия, как правило, свойственна малоподвижным или неподвижным животным. Биологическое значение радиальной симметрии в том, что организм с такой симметрией имеет сходные пространственные возможности в захвате пищи и обороне от врагов.

Лучистых называют еще и двуслойными (Diploblastica). В онтогенезе их тело формируется из двух зародышевых пластов, или листов: эктодермы и энтодермы. Эктодерма образует покровы животных, а энтодерма выстилает кишечную полость.

Radiata – морские, реже пресноводные животные. Выделяют два типа среди радиальных: тип Кишечнополостные (Coelenterata) и тип Гребневики (Stenophora). К кишечнополостным относятся разнообразные медузы, полипы со стрекательными клетками на щупальцах, и потому второе название типа – стрекающие (Cnidaria). Гребневики – исключительно плавающие морские животные с рядами особых гребневидных пластинок, являющихся производными жгутиковых клеток. У них отсутствуют стрекательные клетки, и их называют еще – нестрекательными (Acnidaria). Кишечнополостные и гребневики во многом близки по своей организации, и их долгое время объединяли в один тип. Однако в дальнейшем выяснились существенные различия в их онтогенезе и особенностях организации.

### **Общая характеристика типа Кишечнополостные (Coelenterata)**

Кишечнополостные главным образом морские животные, реже пресноводные, ведущие сидячий или плавающий образ жизни. К ним относятся одиночные и колониальные полипы, а также медузы. Всего известно более 10 тыс. видов кишечнополостных. Они сочетают в себе признаки примитивной организации с чертами специализации к малоподвижному или неподвижному образу жизни. Как и гребневики, они обладают радиальной симметрией, двуслойностью строения, наличием кишечной полости и нервной системы. Название типа связано с развитием у них кишечной, или гастральной, полости. Эта особенность свойственна и гребневику.

Специфическими признаками типа являются: наличие стрекательных клеток, имеющих значение органов защиты и нападения, и развитие с метаморфозом. Для кишечнополостных характерна пелагическая двуслойная личинка – планула. Реже развитие прямое.

Все кишечнополостные имеют гастральный тип строения, т.е. похожи на гастралу, и представляют собой двуслойный мешок с гастральной полостью внутри. Но в связи с разным образом жизни они существуют в двух морфо-экологических формах – полип и медуза. Это разные жизненные формы: медуза – планктонная, а полип – бентосная прикрепленная. В ряде случаев кишечнополостные образуют колонии из полипоидных или медузоидных особей.

Тип Кишечнополостных (Coelenterata) подразделяют на три класса: класс Гидроидные (Hydrozoa), класс Сцифоидные (Scyphozoa), класс Коралловые полипы (Anthozoa).

### **Класс Гидроидные (Hydrozoa)**

Класс гидроидных объединяет низших представителей типа кишечнополостных. Это в основном морские, реже пресноводные, гидроиды. Нередко они образуют колонии. У многих в жизненном цикле име-

ется смена поколений: полового – гидроидных медуз и бесполого – полипов. Примитивное строение имеет ряд систем органов: гастральная полость (без перегородок), нервная система (без ганглиев) и органы чувств. Половые железы развиваются в эктодерме. У гидроидных медуз в отличие от сцифоидных радиальные каналы гастральной системы неветвящиеся.

Всего к гидроидным относится около 4 тыс. видов. Класс подразделяется на два подкласса: подкласс Гидроиды (Hydroidea) и подкласс Сифонофоры (Siphonophora).

### **Подкласс Гидроиды (Hydroidea)**

Подкласс Гидроиды (Hydroidea) объединяет колониальные и одиночные формы полипов, а также гидроидных медуз. Колонии полипов могут быть мономорфными (однотипными) и диморфными, реже полиморфными, но без специализации медузоидных особей, наблюдаемой в классе сифонофор. Жизненный цикл гидроидов чаще всего с чередованием полового и бесполого поколений (медуза – полип). Но имеются виды, существующие только в форме полипа или медузы.

Строение гидроидного полипа удобнее всего рассмотреть на примере пресноводной гидры (Hydra). Это одиночный полип, имеющий вид стебелька, прикрепленного подошвой к субстрату. На верхнем конце тела (оральном полюсе) расположен рот, окруженный щупальцами, число которых может колебаться от 5 до 12. У других гидроидов может быть около 30 щупалец. Гидры обычно сидят неподвижно, то вытягивая, то сокращая свое тело и щупальца.

Тело гидр двуслойное. Между эктодермой и энтодермой находится базальная мембрана, или мезоглея. В состав эктодермы входит множество клеток с разной функцией. Основу эктодермы составляют эпителиально-мускульные клетки, относящиеся к примитивным клеткам многоклеточных с двойной функцией: покровной и сократительной. Это эпителиальные цилиндрические клетки, на базальном конце которых имеется сократительный отросток, расположенный параллельно продольной оси тела.

При сокращении таких отростков тело полипа и его щупальца укорачиваются, а при расслаблении вытягиваются. В промежутках между эпителиально-мускульными клетками располагаются мелкие недифференцированные – интерстициальные клетки. Из них могут формироваться любые другие клетки эктодермы, в том числе и половые. В эктодерме имеются нервные клетки звездчатой формы. Они располагаются под эпителиально-мускульными клетками, и своими отростками образуют нервное сплетение. Такая нервная система называется диффузной и является самой примитивной среди многоклеточных. Скопление нервных клеток наблюдается на подошве и около

рта полипа. В ответ на раздражение, наносимое полипу, например, иглой, тело его сокращается.

Для гидроидов характерно наличие особой группы стрекательных клеток, служащих для защиты и нападения. Эти клетки в основном сосредоточены на щупальцах и образуют выпуклые скопления – своеобразные стрекательные «батареи». Гидроиды с сильным действием стрекательных клеток несъедобны для многих животных. При помощи стрекательных клеток полипы ловят мелкую добычу, главным образом мелких рачков, личинок водных беспозвоночных, простейших.

Стрекательные клетки могут быть нескольких типов: пенетранты, вольвенты, глютинанты. Из них только пенетранты обладают крапивными свойствами. Клетка-пенетрант – грушевидной формы. В ней расположена крупная стрекательная капсула со спирально закрученной стрекательной нитью. Полость капсулы заполнена едкой жидкостью, которая может переходить и в нить. На внешней поверхности клетки имеется чувствующий волосок – книдоциль. Как показали данные электронной микроскопии, книдоциль состоит из жгутика, окруженного микроворсинками – выростами цитоплазмы. Прикосновение к чувствующему волоску пенетранта вызывает мгновенное выстреливание стрекательной нити. При этом в тело добычи или жертвы вначале вонзается стилет: это три шипика, в покое сложенные вместе и образующие острие. Они расположены в основании стрекательной нити и до выстреливания нити ввернуты внутрь капсулы. При выстреливании пенетранта шипы стилета раздвигают ранку, и в нее вонзается стрекательная нить, смоченная едкой жидкостью, которая может оказывать болевое и парализующее действие.

Стрекательные клетки других типов выполняют дополнительную функцию удержания добычи. Вольвенты выстреливают короткую ловчую нить, обвивающуюся вокруг отдельных волосков и выступов тела жертвы. Глютинанты выбрасывают клейкие нити. После выстреливания стрекательные клетки отмирают. Восстановление состава стрекательных клеток происходит за счет интерстициальных недифференцированных клеток.

В состав энтодермы входят несколько типов клеток: эпителиально-мышечные, пищеварительные и железистые. Эпителиально-мышечные клетки энтодермы отличаются от подобных клеток в эктодерме тем, что они способны к фагоцитозу. Мышечные отростки клеток расположены в поперечном направлении по отношению к продольной оси тела. Благодаря сокращению мышечных отростков тело полипа сужается, а при расслаблении расширяется. Эпителиально-мышечные клетки энтодермы имеют жгутики и способны образовывать псевдоподии для захвата пищевых частиц, которые перевариваются в их цитоплазме. Таким образом, эти клетки выполняют три

функции: покровную, сократительную и пищеварительную. Железистые клетки энтодермы сильно вакуолизированы и выделяют пищеварительные ферменты в гастральную полость, где происходит внутриполостное пищеварение. У гидроидов наблюдаются две фазы переваривания пищи. Вначале они заглатывают крупный пищевой комок или целое животное, которые подвергаются внутриполостному пищеварению. В результате пища распадается на мелкие частицы. В дальнейшем происходит внутриклеточное пищеварение внутри эпителиально-мускульных пищеварительных клеток. Непереваренные остатки пищи выбрасываются через рот наружу.

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

Морские гидроидные полипы по строению отличаются от пресноводных гидр и имеют более сложное развитие. В редких случаях они бывают одиночными, а обычно образуют колонии. Колонии формируются путем отпочкования новых особей и похожи на бурые наросты мха. Это буроватые, коричневатые или зеленоватые ветвящиеся колонии гидроидов. Колонии гидроидов нередко диморфны и состоят из полипов двух типов, например, у полипа обелии (рис. 9). Большая часть особей обелии – гидранты, похожие на гидру. Отличается гидрант от гидры тем, что рот расположен на выступающем ротовом стебельке, вокруг которого располагается множество щупалец без полости внутри, а его гастральная полость продолжается в общий стебель колонии. Пища, захваченная одними полипами, распределяется между членами колонии по разветвленным каналам общей пищеварительной полости, которая называется гастроваскулярной.

Эктодерма колонии гидроидов выделяет скелетную органическую оболочку – перидерму, имеющую опорное и защитное значение. На стебельках колонии эта оболочка образует поперечные складки, обеспечивающие гибкость ветвей. Вокруг гидрантов перидерма образует защитный колокол или гидротеку.

Вторая группа особей в колонии – бластостили в форме стебелька без рта и щупалец (рис. 9). На бластостиле отпочковываются медузы. Бластостиль с молодыми медузами покрыт перидермой, образующей

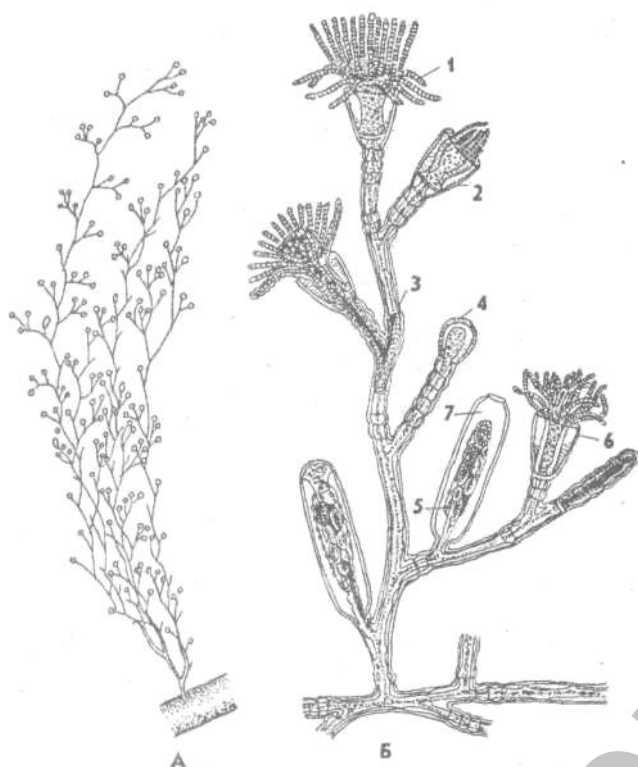


Рис. 9. Гидроид *Obelia* (по Абрикосову):

А – общий вид колонии, Б – отдельная ветвь колонии при увеличении; 1 – гидрант, 2 – сократившийся гидрант, 3 – тека, 4 – почка, 5 – бластостиль с развивающимися медузами, 6 – гидротека, 7 – гонотека.

вые продукты образуются в медузоидных особях колонии полипов. На бластостильях колонии выпочковываются медузы, которые затем отрываются и ведут плавающий образ жизни. Медузы растут, развиваются, и в них образуются половые железы – гонады. Обычно медузы раздельнополые, хотя половой диморфизм у них не выражен.

Строение медузы сходно с полипом. Легко представить морфологический переход от полипа к медузе, если перевернуть полип вниз ртом, мысленно укоротить продольную ось тела и увеличить слой межклеточного вещества – мезоглеи. Существуют некоторые плавающие полипы, и их сходство с медузами велико. Однако, несмотря на сходный план организации медуз и полипов, медузы обладают более сложным строением и имеют адаптации к плавающему образу жизни.

У гидромедуз по сравнению с полипами более сложная гастральная полость, имеются примитивные органы чувств и приспособления к активному движению. Медуза имеет форму зонтика или колокола. Выпуклая сторона тела называется эксумбреллой, а вогнутая – субумбреллой. По краю зонтика свешиваются щупальца со стрекательными клетками. На вогнутой стороне тела в центре находится рот, который

гонотеку. У некоторых полипов медузы в дальнейшем не отрываются от бластостилья (медузоиды) и в них формируются гонады. В других случаях почки прикрепленных медуз так видоизменяются, что представляют собой шаровидные образования с половыми клетками (гонофоры) на теле колонии. Морские гидроидные полипы разнообразны по форме колоний и типу особей.

Размножение почкованием морских гидроидных полипов приводит к росту колонии. Половое размножение морских гидроидов связано с появлением особого полового поколения – гидроидных медуз, реже поло-

иногда располагается на длинном ротовом стебельке. Щупальцами медуза ловит добычу (мелких рачков, личинок беспозвоночных), которая подхватывается ротовым стебельком и затем проглатывается. Из рта пища попадает в желудок, расположенный в центре тела под куполом. От него отходят прямые неветвящиеся радиальные каналы, впадающие в кольцевой канал, опоясывающий край зонтика медузы.

Пища переваривается в желудке, распадается на мелкие частицы, которые транспортируются по каналам гастральной полости тела. Сложная гастральная полость медуз называется гастроваскулярной системой. Двигутся медузы «реактивно», чему способствует сократительная кольцевая складка эктодермы по краю зонтика, называемая «парусом». При расслаблении паруса вода заходит под купол медузы, а при его сокращении вода выталкивается и медуза движется толчками куполом вперед.

Нервная система медуз диффузного типа, как и у полипов, однако у них имеются скопления нервных клеток по краю зонтика, которые иннервируют «парус», щупальца и органы чувств. У основания щупалец гидромедуз нередко имеются глазки, обычно в виде простых глазных ямок, выстланных чувствующими – ретинальными клетками, чередующимися с пигментными. В некоторых случаях глаза могут быть более сложными – пузырьвидными, с хрусталиком.

У многих гидромедуз присутствуют органы равновесия – статоцисты. Это глубокое впячивание покровов с образованием замкнутого пузырька, выстланного чувствующими клетками со жгутиками. В одной из клеток булавовидной формы образуется известковая конкреция – статолит. Чувствующие волоски клеток статоциста направлены к статолиту. Любое изменение положения тела медузы в пространстве воспринимается чувствующими клетками статоциста. Принцип функций статоциста сходен с таковым полукружных каналов уха млекопитающих.

У медуз образуются гонады в эктодерме на вогнутой поверхности тела (субумбрелле) под радиальными каналами гастроваскулярной системы, или на ротовом стебельке. Чаще всего у гидромедуз наблюдается 4- и 8-лучевая симметрия. Например, у медуз гидроида *Obelia* – 4-лучевая симметрия: четыре радиальных канала, четыре гонады и число щупалец кратно четырем.

В жизненном цикле морских гидроидов характерно чередование полового и бесполого поколений. Например, у гидроида *Obelia* чередуется бесполое полипоидное поколение, с половым – медузоидным. На колонии полипа на бластостилиях отпочковываются медузы, которые затем продуцируют половые клетки. Из оплодотворенных яйцеклеток путем дробления возникает вначале стадия бластулы – однослойного зародыша с ресничными клетками. Затем путем иммиграции клеток бластулы в бластоцель формируется личинка паренхимула, со-

ответствующая подобной личинке у губок. Но в дальнейшем часть клеток внутри паренхимулы разрушается, и при этом образуется двуслойная личинка – планула с гастральной полостью внутри. Планула плавает при помощи ресничек, а затем оседает на дно, у нее прорывается рот, и она превращается в полипа. Полип путем почкования образует колонию.

У ряда видов гидроидных полипов медузоидное поколение подавляется и половые клетки формируются в видоизмененных медузоидов: в гонофорах или споросаках на колонии полипов. При этом утрачивается чередование поколений. В некоторых случаях, наоборот, подавляется полипоидное поколение и вид существует только в форме медузы (трахимедузы – Trachylida).

Подкласс Гидроидные (Hydroidea) подразделяется на несколько отрядов.

### **Подкласс Сифонофоры (Siphonophora)**

Сифонофоры – полиморфные колониальные гидроиды. Сифонофоры отличаются от полиморфных морских гидроидных полипов (Leptolida) тем, что у них разнообразие особей в колонии связано с функциональной дифференцировкой не только полипоидных особей, но и медузоидных. Сифонофоры – исключительно морские плавающие колониальные гидроиды. Они разнообразны по форме и размерам. Наиболее крупные из них достигают 2–3 м в длину, а мелкие – около 1 см.

Каждая колония сифонофор состоит из ствола, на котором располагаются отдельные особи, выполняющие разные функции. Ствол колонии полый и соединяет гастральные полости всех особей в одну гастроваскулярную систему. На вершине колонии располагается воздушный пузырь пневматофор. Это видоизмененная медузоидная особь, выполняющая функцию поплавка, паруса и гидростатического аппарата. Особые газовые клетки внутри пневматофора способны выделять газ, заполняющий его гастральную полость. Состав газа внутри пневматофора близок к воздуху, но в нем выше содержание азота, углекислого газа и ниже – кислорода. Когда пневматофор заполнен газом, колония держится у поверхности воды. Во время шторма стенки пневматофора сокращаются, и газ выделяется через пору наружу. При этом пневматофор спадает, удельный вес колонии увеличивается, и она погружается в глубину. Под пневматофором располагается группа плавательных колоколов – нектофоров. Эти медузоиды без ротового стебелька, щупалец и органов чувств. Их функция – двигательная. Сокращая парус, зонтики некоторых нектофоров то наполняются водой, то выбрасывают порции воды наружу, что обеспечивает «реактивное» движение колонии пневматофором вперед.

На остальной части ствола располагаются комплексы особей с разными функциями – кормидии. В состав кормидия могут входить следующие особи: крышечка, гастрозоид, пальпон, цистозоид, гонофор. Крышечка – видоизмененный уплощенный полип, прикрывающий кормидий. Гастрозоид – кормящий полип со ртом. Его сопровождает полип, видоизмененный в арканчик, усаженный стрекательными клетками. Пища, захватываемая гастрозоидами, затем распределяется по гастроваскулярной системе между всеми членами колонии. Пальпоны представляют собой видоизмененных полипов без ротового отверстия. В последнее время выяснилось, что они выполняют функцию внутриклеточного пищеварения. Из полости ствола колонии в пальпоны поступают пищевые частицы, где усваиваются клетками энтодермы.

Еще одним производным полипов являются цистозоиды с выделительной порой вместо рта. Это особи с выделительной функцией. Наконец, постоянными членами кормидия являются половые особи – гонофоры. Это видоизмененные медузоиды с половыми продуктами. Колонии могут быть разнородными и обоеполыми. У некоторых сифонофор отпочковываются медузы и тогда проявляется чередование поколений: полиморфной колонии и медуз. Оплодотворение наружное. Половые клетки выходят в воду. Из оплодотворенных яиц развиваются планулы, которые преобразуются вначале в одиночную особь, а затем в колонию.

Эффектным представителем сифонофор является португальский кораблик – физалия. Это крупный вид из теплых морей с пневматофором до 30 см и длинными щупальцами до 2–3 м. Физалия относится к ядовитым кишечноротовым. Стрекательные клетки физалии парализуют даже такую крупную добычу, как рыбы. Ожоги от физалии опасны и для человека. Пневматофоры физалии розового или голубого цвета. Они тонкие, но очень прочные, так как состоят из двух слоев эктодермы, энтодермы и мезоглеи в результате образования двойной стенки, а сверху еще покрыты хитиноидной оболочкой, выделяемой эктодермой. На пневматофоре расположен гребень, имеющий выгнутую S-образную форму. Это своеобразный парус колонии. Под влиянием ветра «португальские кораблики» осуществляют дрейф на поверхности моря.

### **Класс сцифоидные медузы (Scyphozoa)**

Представители класса – крупные медузы без паруса. Желудок с четырьмя перегородками. Мезоглея с клеточными элементами. Гонады происходят из энтодермы. В цикле развития есть метабенез (рис. 10).

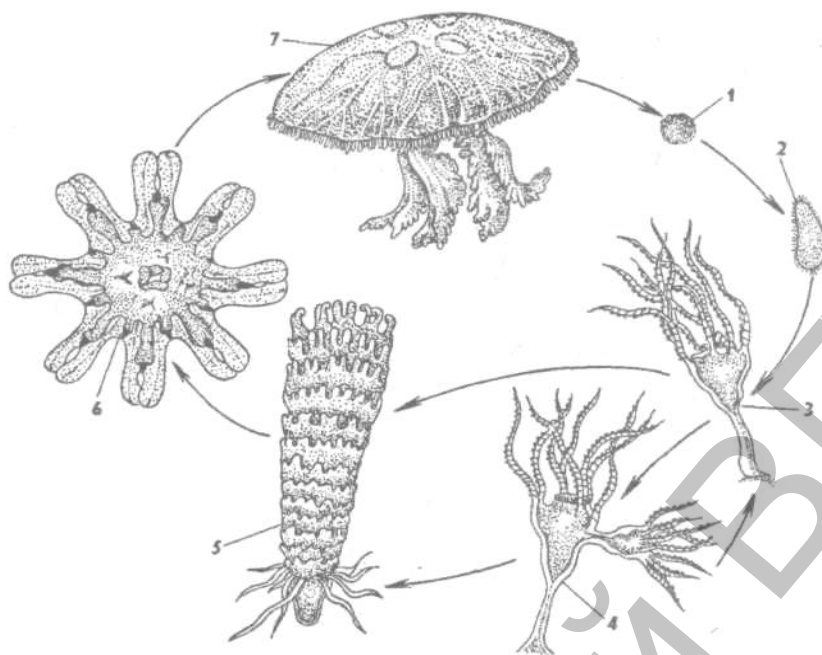


Рис. 10. Развитие сцифомедузы *Aurelia* (по Байеру):  
1 – яйцо, 2 – планула, 3 – сцифистома, 4 – почкующаяся сцифистома,  
5 – стробила, 6 – эфира, 7 – взрослая медуза.

Тело имеет вид округлого зонтика. Посреди вогнутой нижней стороны на конце ротового стебелька помещается четырехугольный рот с ротовыми лопастями по краям. Это ловчий аппарат для захвата пищи. Рот ведет в эктодермальную глотку, переходящую в энтодермальный желудок. От желудка отходит сложная система радиальных каналов, которые впадают в кольцевой канал, окаймляющий края зонтика. По краю зонтика расположены щупальца и так называемые ропалии с органами зрения и равновесия. Усложнение нервной системы заключается в образовании ганглиев на протяжении нервного кольца.

Медузы раздельнополы. У большинства сцифомедуз наблюдается метазенез – чередование полового и бесполого поколения. Гонады закладываются в энтодерме, и половые продукты, прорывая стенку желудка, выводятся через рот наружу. Дробление яйца полное и равномерное.

Из бластулы развивается планула, которая после недолгого периода плавания прикрепляется ко дну передним полюсом. На другом конце прорывается рот и образуются щупальца. В результате планула превращается в одиночного полипа – сцифистому (бесполое поколение). Впоследствии полип делится поперечными перетяжками на стопку молодых медуз (стробилиция), которые поочередно отрываются и начинают вести плавающий образ жизни. Молодые медузы – эфиры, сначала отличающиеся своим строением, постепенно вырастают во взрослых и переходят к половому размножению. В данном случае полипоидная стадия – сцифистома – кратковременна, а медуза долгоживущая.

### **Класс Коралловые полипы (Anthozoa)**

Коралловые полипы – колониальные или одиночные формы без медузоидной стадии. Гастральная полость радиальными перегородками поделена на камеры. Глотка эктодермальная. Гонады залегают в энтодерме. У большинства есть известковый или органический скелет, образующийся за счет эктодермы или мезоглеи.

Коралловые полипы устроены сложнее гидроидных. Тело цилиндрическое, нижний конец наподобие плоской подошвы прикреплен к субстрату или соединен со стволом колонии. На противоположном конце, в центре ротового диска, окруженного щупальцами, помещается рот. Глотка напоминает трубку, свешивающуюся в гастральную полость и имеющую реснички для создания тока воды извне внутрь. Гастральная полость выстлана энтодермой и поделена на участки радиальными перегородками – септами. Свободные края септ утолщены и превращены в мезентериальные нити, которые снабжены железистыми клетками, выделяющими пищеварительные ферменты.

Под эктодермой находится слой обособившихся мускульных клеток (продольных и кольцевых). Такие же мускульные клетки развиты в энтодерме. Мезоглея в виде толстого слоя. У так называемых восьмилучевых кораллов в мезоглее залегают клетки-склеробласты с иглолочками-спикулами внутри. Это скелетные элементы, за счет которых образуется внутренний скелет. У шестилучевых кораллов скелет наружный, так как выделяется эктодермой. Первоначально он имеет форму чашечки, в которой помещено тело полипа. Затем от внутренней стороны стенок этой чашечки – теки – вырастают скелетные перегородки (склеросепты), как бы вмещающие мягкое тело полипа.

Коралловые полипы размножаются бесполым и половым способом. Бесполое размножение обычно сводится к почкованию, но у мягких одиночных актиний наблюдается и деление. Коралловые полипы раздельнополы. Гонады формируются в перегородках гастральной полости за счет энтодермы. При размножении сперматозоиды прорывают эпителий перегородки, попадают в гастральную полость и выводятся через рот наружу. Затем через рот женских особей они проникают в их гастральную полость и оплодотворяют яйца. Дробление яиц и формирование личинки происходит в теле материнского полипа. Планула выходит через его рот, плавает, а затем оседает на дно и превращается в молодого полипа.

Коралловые полипы распространены во всех морях Мирового океана. Так называемые рифообразующие или мадрепоровые кораллы живут в тропических частях Атлантического, Индийского и Тихого океанов, образуя подводные заросли – рифы, имеющие различную форму и протяжение. Коралловые рифы – одна из самых продуктивных экосистем океана.

Всего известно пять подклассов коралловых полипов, из которых три подкласса известны лишь в ископаемом состоянии. Два подкласса

представлены современными формами (шестилучевые *Hexacorallia* и восьмилучевые *Octocorallia*).

### **Общая характеристика типа Гребневики (*Stenophora*)**

Гребневики – чисто морские, свободноплавающие, реже ползающие по дну животные. Один вид ведет прикрепленный образ жизни. Как и у кишечнополостных, тело двухслойное с мезоглеей между экто- и энтодермой. Несмотря на некоторое сходство с медузами, гребневики не идентичны ни медузам, ни полипам. Общее строение тела обнаруживает сочетание двух- и восьмилучевого типов симметрии. Двигаются при помощи видоизмененных ресничек. Характернейшая черта – наличие клейких клеток. Насчитывается около 90 видов из единственного класса с тем же названием.

### **Класс гребневики (*Stenophora*)**

Форма тела гребневиков чаще мешковидная. На нижнем, оральном, полюсе расположен рот, противоположный полюс называют аборальным.

Рот ведет в щелевидную энтодермальную глотку, переходящую в желудок. От желудка тремя ярусами отходят радиальные каналы. Часть из них впадает в меридиональные каналы, идущие параллельно поверхности тела от аборального полюса к оральному. Концы меридиональных каналов слепо замкнуты. Соответственно меридиональным каналам на поверхности тела проходит 8 ребер, на которых сидят гребные пластинки – органы движения гребневиков. Каждая пластинка состоит из слившихся ресничек.

У большинства гребневиков есть пара щупалец в виде длинных арканчиков, служащих для захвата добычи. Эпителий щупалец содержит клетки, выделяющие клейкий секрет. Пойманная щупальцами добыча заглатывается краями широкого щелевидного рта.

Нервная система гребневиков состоит из поверхностного сплетения нервных клеток, из которых под рядами гребных пластинок образуются плотные тяжи, идущие к аборальному полюсу. Здесь имеются 4 ганглиозные массы, играющие роль координирующего центра. Над этим сплетением помещен аборальный орган из статолита, лежащего на четырех изогнутых пружинках. Последние образованы слившимися жгутиками. Вся конструкция прикрыта колпачком из слившихся ресничек. Аборальный орган регулирует движения и выполняет функции органа равновесия.

Гребневики гермафродиты и их половые клетки происходят из энтодермы. Зрелые половые клетки сначала попадают в меридиональные каналы, а оттуда через рот – наружу. Жизненный цикл без метаморфоза. Дробление яйца полное и неравномерное. Гастроула образуется путем инвагинации.

Гребневики – единственные первичнопланктонные кишечноротовые, что доказывается способом их движения и наличием абсорбтивного органа. Число видов невелико. Практического значения гребневики не имеют.

### **Вопросы для обсуждения**

1. Почему пресноводных гидр и морского гидроидного полипа обелию относят к одному классу?
2. Каковы признаки примитивной организации пресноводных гидр?
3. Перечислите функциональные отличия эпителиально-мускульных клеток экто- и энтодермы?
4. Каковы особенности строения нервной системы пресноводной гидры?
5. Какими типами стрекательных клеток наделены гидры, и каковы их функциональные отличия?
6. Где располагаются и какую функцию выполняют резервные, интерстициальные клетки?
7. Какое строение имеют гидранты полипа обелии, их значение и функции?
8. Где и как образуются гидроидные медузы?
9. Какими органами чувств наделены сцифоидные медузы?
10. Как размножаются гидроидные медузы?
11. Какая из медуз – сцифоидная или гидроидная – имеет более сложное строение?
12. Чем отличается сцифоидная медуза от гидроидной?

Лекция № 6

## **ТИП ПЛОСКИЕ ЧЕРВИ. КЛАСС РЕСНИЧНЫЕ ЧЕРВИ. КЛАСС ТРЕМАТОДЫ. КЛАСС МОНОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СОСАЛЬЩИКИ. КЛАСС ЛЕНТОЧНЫЕ ЧЕРВИ**

### **Общая характеристика типа Плоские черви (Plathelminthes)**

Первичноротовым червям характерна двусторонняя симметрия тела. Покровы и лежащая под ними кольцевая и продольная мускулатура образуют кожномускульный мешок. Первичная полость тела заполнена рыхлой массой мелких соединительнотканых клеток – паренхимой, в которую погружены внутренние органы. Поэтому плоских червей называют также паренхиматозными червями. Нервная система у некоторых видов диффузная, но обычно представлена про-

дольными тяжами. У ряда форм имеются скопления нервных клеток в узлы – ганглии в переднем отделе тела. Кишечный канал, если имеется, то без анального отверстия.

Органы выделения – протонефридии. Плоские черви, за редким исключением, гермафродиты. Развитие происходит с метаморфозом или прямым путем.

Всего известно около 15 000 видов плоских червей. Они живут в морях, пресных водах, немногие на суше и в почве, но большинство ведет паразитический образ жизни – многие известны как опасные паразиты домашних животных и человека.

К типу Плоские черви относятся девять классов, из которых три включают свободноживущих червей, а шесть – исключительно паразитических.

Мы рассмотрим наиболее многочисленные классы: класс ресничные черви (Turbellaria); класс сосальщики, или трематоды (Trematoda); класс моногенеи (Monogenea); класс ленточные черви, или цестоды (Cestoda).

### **Класс Ресничные черви, или Турбеллярии (Turbellaria)**

Турбеллярии – плоские черви с нерасчлененным телом, покрытым ресничками. На спинной стороне ближе к переднему концу имеется два или несколько глазков. Рот расположен обычно по середине брюшной стороны.

Турбеллярий описано около 3500 видов. Они населяют различные водоемы и сушу.

Практическое значение турбеллярии невелико. В теоретическом отношении они интересны при решении вопросов происхождения и эволюции низших трехслойных животных.

Форма тела турбеллярии листовидная, у некоторых с оторочками, напоминающими плавнички, у других – вытянутая, лентовидная. Размеры тела колеблются от 0,2 мм до 35 и более сантиметров, достигая у тропических наземных особей 60 см.

Тело турбеллярии покрыто цилиндрическим мерцательным однослойным эпителием. Внутри эпителиальных клеток находятся палочковидные образования – рабдиты, возникающие здесь же или в специальных «рабдитных» клетках, погруженных в паренхиму и связанных с эпителием лишь протоплазматическими отростками. Рабдиты несут защитную функцию и служат для добычи пищи. Они периодически выбрасываются из клеток и, растворяясь в воде, одевают тело червя рыхлой клейкой оболочкой.

В покровный эпителий включены железистые клетки – слизистые и белковые. Последние выделяют ядовитое вещество. У молочной планарии таких клеток много по бокам и на брюшной стороне, которой это хищное животное накрывает свою жертву.

У некоторых турбеллярий слизистые железы брюшной стороны тела выделяют слизь в виде нитей. Эти нити служат для подвешивания червя к растениям и для улавливания и обволакивания добычи, после чего пойманное животное становится неподвижным.

В коже маленькой красноглазой пресноводной планарии *Microstomum* встречены стрекательные клетки гидр, попадающие в червя при заглатывании им этих животных. Книдобласты проникают из кишечника червя в его покровный эпителий. Здесь они продолжают жить, сохраняя свойственную им функцию. Это удивительное явление доказывает возможность приживания клеток гидры в покровах другого организма с сохранением той же функции. Здесь можно усмотреть и черту родственной близости кишечнополостных и турбеллярий.

Окраска турбеллярий часто носит покровительственный характер. Она зависит от пигментов, находящихся в их теле. Зеленая же окраска некоторых видов ресничных червей обусловлена, как и у кишечнополостных, обитающими в их теле симбиотическими хлореллами. Такие турбеллярии резко реагируют на свет и без света нормально существовать не могут. У молочной планарии, живущей на дне водоемов под камнями и листьями, тело не окрашено.

Кожномускульный мешок образован, помимо покровного эпителия, тонким наружным слоем кольцевых и более толстым слоем продольных мышц. Кроме этих двух слоев есть мышцы диагонального направления и идущие дорзовентрально – от спины к брюшной стенке. Такое расположение мышц обуславливает разнообразие движения и сложные изгибы тела ресничных червей.

Паренхима в виде массы рыхло лежащих клеток. В первичной полости тела находятся погруженные в паренхиму нервные тяжи, кишечник, клетки с мерцательным пламенем протонефридальной выделительной системы с их каналами, половые органы и различного рода клеточные структуры. Некоторые из клеток не дифференцированы. Им приписывают участие в восстановлении утраченных частей (в регенерации).

Органы пищеварения разного строения. У большинства ресничных червей рот продолжается в объемистую глотку, способную выпячиваться наружу, проникать внутрь тела поедаемого животного, например рачка, и высасывать его содержимое. Кишечник разной формы, – по этому признаку животных объединяют в отряды прямокишечных, трехветвистокишечных и многоветвистокишечных. В морях живут турбеллярии, у которых нет кишки, – пища через рот поступает в массу рыхло лежащих клеток, связанных отростками, и в них переваривается. Но у большинства турбеллярий внутриклеточное пищеварение имеется наряду с перевариванием пищи в просвете кишечного канала.

Специальных органов дыхания нет. Дышат турбеллярии всей поверхностью тела.

Нервная система различной степени сложности. У некоторых примитивных морских форм нервные клетки не концентрируются в тяжи или узлы, а образуют под покровами разветвленную сеть. Такой диффузный тип нервной системы близок по строению к встречающемуся у кишечнополостных. Но более обычна у ресничных червей нервная система в виде продольно идущих тяжей с ответвлениями к внутренним органам. В целом нервная система напоминает решетку. Наряду с этим у отдельных видов отмечается скопление нервных клеток в узлы – ганглии.

Из органов чувств у турбеллярий имеются глазки,статоцисты и многочисленные осязательные клетки, разбросанные в покровах, к которым подходят нервные окончания. Глазки в простейшем случае представляют скопления пигмента без специальных зрительных клеток, но чаще они более сложного строения, со зрительными клетками.

Органы выделения – протонефридии. Они представляют каналы, которые начинаются в клетках с мерцательным пламенем, затем сливаются, образуя один или несколько крупных выделительных каналов, открывающихся наружу. У многих морских турбеллярий удаление остаточных продуктов обмена веществ происходит через кишечник и покровы, а специальные органы выделения отсутствуют или слабо развиты. Этим ресничные черви напоминают морских одноклеточных животных, а равно и кишечнополостных, у которых также специальные органы выделения отсутствуют. Главная функция выделительных органов у пресноводных видов турбеллярий, как и у простейших животных, – осморегуляция путем удаления избытка поступающей в тело пресной воды. Это свидетельствует о низком уровне организации и жизнедеятельности плоских червей.

Турбеллярии – гермафродиты. Мужские половые железы – семенники, обычно мелкодольчатые. Число их у молочной планарии около 300. В каждой дольке развиваются сперматозоиды, имеющие головку и два длинных жгута. Яичников у самок обычно несколько. Яйцевод принимает протоки из желточников. Оплодотворение внутреннее, за единичными исключениями перекрестное. Самооплодотворение устраняется разновременным созреванием половых продуктов: яиц и спермиев.

У турбеллярий встречается и бесполое размножение делением. Упомянутая уже *Microstomum* в течение лета размножается интенсивным делением с образованием временных колоний (цепочек из нескольких особей). Половой процесс у них протекает осенью. У ряда морских видов наблюдается развитие с метаморфозом; из яйца выходит свободноплавающая личинка.

Турбелляриям в очень высокой степени присуща способность к регенерации. Недаром их называли «бессмертными под ножом хирур-

га». В опытах удавалось получить рост целых особей некоторых видов из 1/1500 части тела. У других (молочная планария) регенерация возможна не в столь значительных масштабах – так, у них не восстанавливается головной отдел, возможно, по причине большей сложности строения ганглиев.

В настоящее время выделяются два подкласса Турбеллярий: подкласс Архоофоры (Archoophora) и подкласс Неоофоры (Neophora), включающие 12 отрядов.

### Класс Сосальщики, или Трематоды (Trematodes)

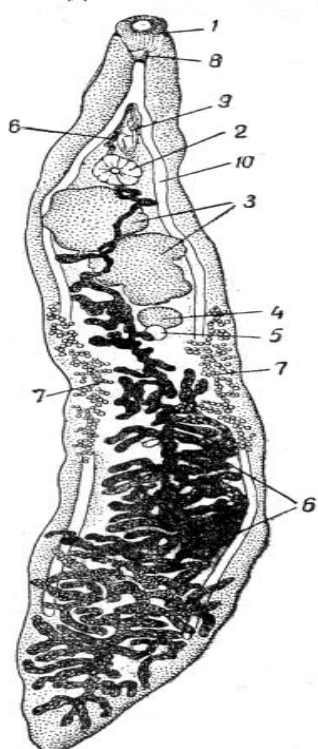


Рис 11. Ланцетовидный сосальщик:

- 1 – ротовая присоска, 2 – брюшная присоска, 3 – семенники, 4 – яичник, 5 – семяприемник, 6 – матка, 7 – желточники, 8 – глотка, 9 – семяизвергательный канал, 10 – ветви кишечника.

Паразитическая группа плоских червей, отличающаяся уплощенным нерасчлененным телом, покрытым кутикулой; ресничный покров имеется только у личинок. Органами прикрепления к телу хозяина служат присоски. Имеется кишечник, который ветвится вилкообразно и заканчивается слепо. Трематоды, за единичными исключениями, гермафродиты. Развитие у них со сменой хозяев. Трематод известно около 4000 видов. Многие из них – опасные и широко распространенные паразиты домашних животных и человека (рис. 11).

Сосальщики во многом сходны с ресничными червями, от которых они произошли. Размеры тела их обычно небольшие, от нескольких миллиметров до 5 см, редко больше. Наибольшей величиной отличается сосальщик, паразитирующий в полости тела рыбы сциены, длина его достигает метра. Форма тела трематод обычно овальная, листовидная или лентовидно-удлиненная.

Тело покрыто кутикулой – защитной оболочкой, выделяемой эпителием. Она особенно плотна у эндопаразитов и у ряда видов несет шипики. В коже имеются железы разного назначения. Ресничный покров утрачен трематодами в связи с паразитическим образом жизни – он встречается лишь у плавающих в воде личинок некоторых видов.

У дигенетических трематод их обычно две. Одна окружает рот, другая расположена на брюшной стороне червя в некотором отдалении от него и служит дополнительным органом закрепления паразита в теле хозяина. Брюшная при-

соска не связана с кишечником, следовательно, наименование червей – «двуустки» лишено основания и применяется лишь по традиции. У некоторых сосальщиков встречается третья присоска – половая.

Клетки эпителия погружены в мускулатуру, которая, как и у других плоских червей, образована наружным – кольцевым и внутренним – продольным слоями мышц и мышцами диагонального направления.

Нервная система сосальщиков своеобразна. В переднем отделе тела расположены два ганглиозных скопления нервных клеток, которые соединены нервными комиссурами, окружающими глотку и образующими окологлоточное нервное кольцо. От этого «мозга» отходит несколько пар нервных тяжей вперед к ротовой присоске и к глазам, если они имеются, и назад с ответвлениями в разные участки тела. Кожные органы чувств лучше развиты у наружных паразитов; у них имеются и глаза, обычно в количестве 2 пар.

Рот и глотка, выстланные кутикулой, функционируют как всасывающий и глотающий аппарат. Расположенный за ними пищевод продолжается в кишечник, выстланный цилиндрическим эпителием и окруженный мускулатурой. Форма кишечника разнообразна. Наличие двух ветвей – характерный признак кишечника трематод. Но иногда каждая из ветвей в свою очередь разветвляется, давая боковые отростки. У отдельных видов сосальщиков такие отростки, соединяясь между собой, образуют сеть. Изредка наблюдается слияние концов двух основных ветвей. Пищеварение у трематод преимущественно внеклеточное. Выбрасывание остатков пищи происходит через рот. Всасываемые стенкой кишечника пищевые вещества распространяются по телу, вероятно, при большом участии межтканевой жидкости, заполняющей промежутки между клетками паренхимы. Движению полостной жидкости способствуют как кожная мускулатура, так и мышцы, идущие в спиннобрюшном направлении.

Органы дыхания у сосальщиков отсутствуют. Поскольку жизнь эндопаразитических видов проходит при ничтожном содержании кислорода в окружающей среде, энергетические ресурсы черпаются ими в процессе брожения подобно тому, как это отмечается и для других организмов, живущих в анаэробной среде. У эктопаразитов обмен газов происходит, вероятно, через покровы.

Органы выделения – типичные протонефридии. Многочисленные клетки с мерцательным пламенем и канальцы разбросаны всюду в паренхиме. Полагают, что удаление избытка воды и тем самым поддержание в тканях нормального осмотического давления – их основная функция. Выделительные канальцы, сливаясь, открываются наружу одним или парным отверстием на конце тела (дигенетические трематоды) или близко к переднему концу тела (моногенетические трематоды).

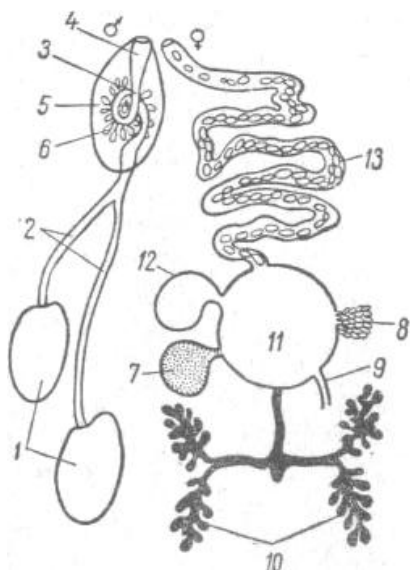


Рис. 12. Половые органы дигенетических сосальщиков (схема):

1 – семенники, 2 – семяпроводы, 3 – семяизвергательный канал, 4 – циррус, 5 – сумка цирруса, 6 – железы, 7 – яичник, 8 – тельце Мелиса, 9 – лауреров проток, 10 – желточники, 11 – оотип, 12 – семяприемник, 13 – матка.

Органы размножения сосальщиков (рис. 12) имеют очень сложное строение. Почти все они гермафродиты, лишь паразитирующие в крови шистозомы (*Schistosomum*) раздельнополы. Мужские половые органы состоят обычно из двух семенников, семявыносящих путей и копулятивного органа. Женские половые органы представлены непарным яичником и отходящим от него яйцеводом, имеются парные желточники с выводными протоками, семяприемник, оотип и матка.

Сосальщикам свойственны как самооплодотворение, так и перекрестное оплодотворение.

Сперма, образуемая в семеннике, выводится семявыносящими протоками и при помощи копулятивных органов вводится в матку своей же генетических сосальщиков особи или другой того же вида. По матке сперматозоиды проникают в семяприемник, а из него постепенно в оотип – центральный участок женской половой системы, принимающий яйца и продукцию придаточных желез. В оотипе происходит оплодотворение, и там же оплодотворенное яйцо (зигота) окружается желточными клетками, а затем и прочной скорлуповой оболочкой, стойкой против химических агентов.

Для всех сосальщиков характерен жизненный цикл типа гетерогонии с чередованием полового и партеногенетического размножения, со сменой поколений и хозяев.

Печеночная фасциола (*Fasciola hepatica*) имеет наибольшее значение как вредитель животноводства.

Фасциола – плоский червь листовидной формы длиной 3–5 см при ширине 8–12 мм. На переднем конце находится небольшой выступ с ротовой присоской. Позади несколько отступя расположена брюшная присоска. Кутикула в передней половине тела с шипиками, а в задней – гладкая. Очень характерна у фасциолы разветвленность ее внутренних органов: кишечника (от каждой из двух основных ветвей кишечника отходит по 16–17 и более боковых ветвей), половых и выделительных. Центральный выделительный канал оканчивается экскреторным отверстием на заднем конце тела.

В средней части тела расположены два разветвленных семенника. Семяпроводы сливаются в один канал, который, расширяясь, образует семенной пузырь. Последний переходит в семяизвергательный канал, в который впадают простатические железы. Мускулистый конец семяизвергательного канала выполняет функцию копулятивного органа и называется циррусом. Открывается он в половую клоаку, находящуюся впереди брюшной присоски.

Яичник один. Он разветвлен наподобие оленьего рога. По сторонам тела расположены желточники, общий проток которых открывается в яйцевод, принимающий также протоки железы – тельца Мелисса. Матка в виде длинного извитого канала. Один конец ее открывается в яйцевод, а другой в половую клоаку рядом с отверстием семяизвергательного канала. Имеется еще Лауреров канал, отходящий от яйцевода и открывающийся на спинной стороне червя.

Фасциола живет в желчных протоках печени многих травоядных млекопитающих и человека. Молодые мигрирующие фасциолы встречаются в самых различных органах: в легких, поджелудочной железе, селезенке, мышцах, сердце и даже в глазу (человека). Больше других животных страдают овцы. Процент зараженности фасциолами крупного рогатого скота в ряде областей также очень велик. Наименее стойки против фасциолеза (заболевание фасциолами) овечий молодняк. Легче переносят заболевание старые овцы, крупный рогатый скот и лошади. Овцы быстро худеют, у них появляется отечность, расстройство кишечника, наблюдается выпадение шерсти, общая вялость, резкие колебания температуры, водянка; затем может наступить смерть.

Паразитируя в печени, фасциолы наносят хозяину разнообразный вред: 1) вызывают раздражение стенок желчных протоков шипами кутикулы; паразиты периодически совершают миграции в узких протоках, вызывая их разрывы и закупорку; 2) отравляют своими продуктами выделения; 3) создают благоприятные условия для проникновения микробов во внутренние органы хозяина.

Основной пищей паразита служит желчь печени хозяина. Потребление его крови, видимо, не имеет существенного значения. Длительность развития червя до половозрелого состояния определяется в 2–3 месяца. Общая длительность жизни в дефинитивном (окончательном) хозяине, в котором паразит достигает половой зрелости, точно не установлена. Одни определяют ее в год, другие считают этих червей более долговечными – до 5 лет.

Фасциолы способны к самооплодотворению, однако, и у них в основном оплодотворение перекрестное. При оплодотворении сперма проникает в яйцевод через матку. После оплодотворения яйца образовавшаяся зигота окружается несколькими десятками желточных клеток и скорлуповой оболочкой. Полагают, что объединение желточных

клеток вокруг зиготы осуществляется секретом железы, называемой тельцем Мелиса. Сформированные яйца поступают в матку. Одновременно в фасциоле насчитывали до 45000 яиц. За две недели фасциола откладывает до 2 млн яиц. На одном из полюсов яйца имеется крышечка с несколько зазубренными краями. Для дальнейшего развития яйцо должно попасть в воду. Летом через 3–6 недель из него, открыв крышечку, выходит личинка – мирацидий. На развитие личинки большое влияние оказывают факторы среды: температура, содержание кислорода, pH и др. Оплодотворенные яйца совершенно не выносят высыхания; во влажной среде (в навозе) сохраняются долгое время.

Мирацидий – личинка микроскопических размеров, покрытая мерцательным эпителием. На переднем конце ее имеется маленький выступ, на котором открывается рот, ведущий в зачаточную кишку. Просвечивает парный глазок, погруженный в «мозг». На вершине выступа открываются поры железы, секрет которой помогает проникновению мирацидия в промежуточного хозяина – моллюска. В паренхиме находятся выделительные органы и зародышевые клетки.

Мирацидий сохраняют жизнеспособность не более двух суток. Они требовательны к кислороду и не выносят высокую кислотность, а равно и щелочность воды.

Дальнейшее развитие личинок связано с проникновением в промежуточного хозяина. Наиболее обычный промежуточный хозяин фасциолы – малый прудовик (*Limnaea truncatula*), реже другие виды.

В моллюска мирацидий проникает, внедряясь своим «хоботком» или через дыхательное отверстие. Попад в тело прудовика, мирацидий переходит к паразитическому существованию и, как всякий организм в таких условиях, претерпевает упрощение в своем строении, превращаясь в спороцисту. Последняя приобретает мешковидную форму, она лишена органов зрения, ресничного эпителия, кишечника. Внутри спороцисты сохраняются элементы нервной системы, органы выделения и зародышевые клетки. Из этих клеток партеногенетическим путем, без оплодотворения, развивается поколение новых личинок – редий. Развитие редий в спороцисте занимает 3–4 недели. Живут они в печени моллюска. Редии снабжены мускулистой глоткой, маленькой кишкой, органами выделения и зародышевыми клетками. В передней части тела имеется выводное (родильное) отверстие, через которое будут выходить церкарии – следующее поколение личинок, развивающихся из зародышевых клеток в теле редий также партеногенетическим путем. Первым поколением у редий могут быть не церкарии, а опять редии.

Микроскопически малые церкарии в основном напоминают взрослую форму фасциолы. У них имеются две присоски, вильчато разделенный кишечник, нервная и выделительная системы и зачаточные половые органы. На заднем конце тела есть хвост. У церкарии

имеются железистые клетки, продукция которых идет на построение в будущем защитной оболочки при инцистировании. Развитие церкария внутри редий занимает 4–6 недель. Все личиночное развитие – от яйца до церкария, длится летом около трех месяцев. Зараженность малого прудовика личинками фасциолы может быть большой. Наблюдался выход за сутки из одного моллюска до 850 церкариев. Очень сильно зараженные прудовики погибают.

Церкарии, покинув тело промежуточного хозяина, недолго плавают в воде, затем прикрепляются к подводным растениям или выползают на прибрежную траву, отбрасывают хвост и инцистируются. На этой стадии их называют адолескариями. Последние в воде и во влажной атмосфере сохраняют жизнеспособность много месяцев. Адолескарий, попав в дефинитивного хозяина с травой или водой, освобождается в тонкой кишке от оболочки и мигрирует в печень, где достигает половозрелости.

Борьба с фасциолезом возможна путем предупреждения заболевания – принятия профилактических мер, а также лечением больных животных.

Наряду с дегельминтизацией животных лучшими мерами являются – мелиорация заболоченных площадей и правильный режим содержания домашних животных.

Ланцетовидный сосальщик (*Dicrocoelium lanceolatum*) – небольшой червь длиной около 1 см. Чаще встречается в районах засушливых с недостаточным увлажнением. Дефинитивными хозяевами этой трематоды служат те же травоядные, что и для фасциолы. Подобно фасциоле, ланцетовидный сосальщик живет в желчных протоках печени хозяина, причиняя ему вред. Животные переносят дикроцелиоз лучше, чем фасциолез, и смертельный исход болезни даже у овец наблюдается нечасто. Промежуточными хозяевами ланцетовидного сосальщика зарегистрировано несколько видов наземных брюхоногих моллюсков. Сотни церкариев можно обнаружить в слизи, остающейся на растениях от проползавших моллюсков. Эта слизь поедается дополнительным хозяином – муравьями, в которых церкарии инцистируются. Скот заражается, поедая с травой муравьев. Основной мерой предупреждения распространения дикроцелиоза остается изгнание паразитов из тела больных животных. Эффективные меры борьбы с промежуточными хозяевами – моллюсками не разработаны.

Кошачья двуустка (*Opisthorchis felinus*) паразитирует в печени собак, кошек и некоторых диких хищных животных. Кроме животных, встречается и у человека. Длина тела червя до 13 мм, ширина до 2 мм, форма – ланцетовидная. Характерно расположение двух компактных семенников в заднем конце тела и 5-образно изогнутый выделительный канал, огибающий семенники. Промежуточным хозяи-

ном описторхиса служит водный брюхоногий моллюск *Bithynia*, а дополнительным – рыбы, в которых вышедший из моллюска церкарии вбуравливается активно с помощью стилета, находящегося в его ротовой присоске. В мышцах рыбы церкарий превращается в покоящуюся фазу – метацеркарию. Заражение человека и животных кошачьей двуусткой происходит при поедании вяленой, мороженой или сырой рыбы, инцистированной метацеркариями. Кошачья двуустка наиболее распространена в Сибири, особенно в бассейнах рек Оби, Иртыша. В борьбе с описторхозом человеку важно избегать использовать в пищу непроваренную или непрожаренную рыбу. Распространению паразита способствует дополнительный хозяин, являющийся пищей хозяина дефинитивного.

К самым опасным паразитам человека среди трематод относятся несколько видов кровяных двуусток *Schistosoma*, вызывающих заболевание шистосоматоз. Встречаются в тропических районах Азии, Африки, Южной Америки. Кровяные двуустки раздельнополые. Самка находится в брюшном желобе на теле самца.

*Schistosoma haematobium* обитает в венах, окружающих почки, мочевого пузыря. Окончательный хозяин – человек, промежуточные хозяева – моллюски.

Заражение человека происходит либо при проглатывании церкарий с водой, либо активным внедрением церкарий в толщу кожи (при купании). Яйца выделяются с мочой.

По последним данным ВОЗ, около 900 млн человек в тропических странах заражены шистосоматозом.

### **Класс Моногенетические сосальщики (Monogenea)**

За единичным исключением, эктопаразиты. Развитие простое, без смены хозяев. Часто попадают на жабрах и поверхности тела рыб, на моллюсках, амфибиях и других водных животных. У эктопаразитов имеются глаза. Известно около 2500 видов моногеней.

Паразит наших озерно-прудовых рыб из этой группы трематод – дактилогирус (*Dactylogyrus*), приносящий вред рыбоводству. Своеобразен паразит рыб спайник (*Diplozoon*), у которого две особи соединяются попарно крестообразно на всю жизнь.

Часто встречается паразит лягушек – лягушачья многоустка, или полистома (*Polystoma integerrimum*). Ее жизненный цикл тесно связан с развитием хозяев – лягушек. Полистомы во время икрометания у лягушек также откладывают яйца. Вышедшие из яйца личинки прикрепляются к жабрам головастика. Из личинок развивается первое поколение полистом – эктопаразитов. Они откладывают яйца, из которых выходят личинки, снова прикрепляющиеся к жабрам головастика.

После зарастания жабер головастики превращаются в лягушку, личинки полистом мигрируют в клоаку, а из нее в мочевой пузырь и там превращаются во взрослых паразитов. Размножение полистом происходит одновременно с хозяином.

### **Класс Ленточные черви, или Цестоды (Cestodes)**

Эндопаразитические черви, плоское тело которых подразделяется на головку (сколекс), шейку и стробилу (рис. 13), образованную у подавляющего большинства видов члениками (проглоттидами). Число члеников колеблется у разных видов от 3–4 (эхинококк) до нескольких тысяч (многие цепни, широкий лентец). Кишечник отсутствует и усвоение питательных веществ происходит осмотически через покровы. Все цестоды гермафродиты. Развитие со сменой хозяев. Зрелые черви живут в кишечнике дефинитивного (окончательного) хозяина, а их личинки обитают в самых различных органах промежуточного.

Всего известно более 3000 видов цестод. Они широко распространены и известны как опасные паразиты человека, диких и домашних животных.

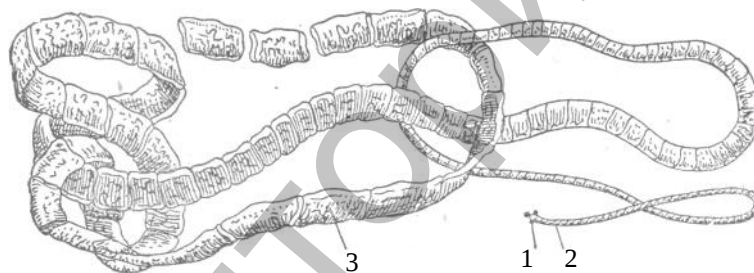


Рис. 13. **Цепень невооруженный:** 1 – головка, 2 – шейка, 3 – стробила.

Форма тела цестод лентовидная, размеры весьма различны – от нескольких миллиметров до 15 м. Тело покрыто волокнистой кутикулой, пронизанной порами. Паренхима имеет вид сети, образованной звездчатыми клетками, пространство между которыми заполнено межтканевой жидкостью – лимфой. В паренхиматозных клетках залегают особые известковые тельца.

Нервная система не имеет ганглиозных скоплений клеток, как у трематод. Ее образуют несколько пар продольно идущих нервных тяжей, расположенных по бокам тела.

Специальные органы дыхания и пищеварения отсутствуют.

Основные каналы выделительных органов идут по обеим сторонам тела, принимая мелкие каналы, начинающиеся в клетках с мерцательным пламенем. Оба продольных канала в каждом членике соединяются между собой поперечным каналом.

Органы размножения (рис. 14) во многом сходны с описанными выше у трематод. Они повторяются в полном комплекте в каждом

членике стробилы. Женская половая система образована яичником – обычно двудольчатым, яйцеводом, желточниками, тельцем Мелиса, маткой, которая у цепней замкнута, а у лентецов имеет отверстие, открывающееся наружу.

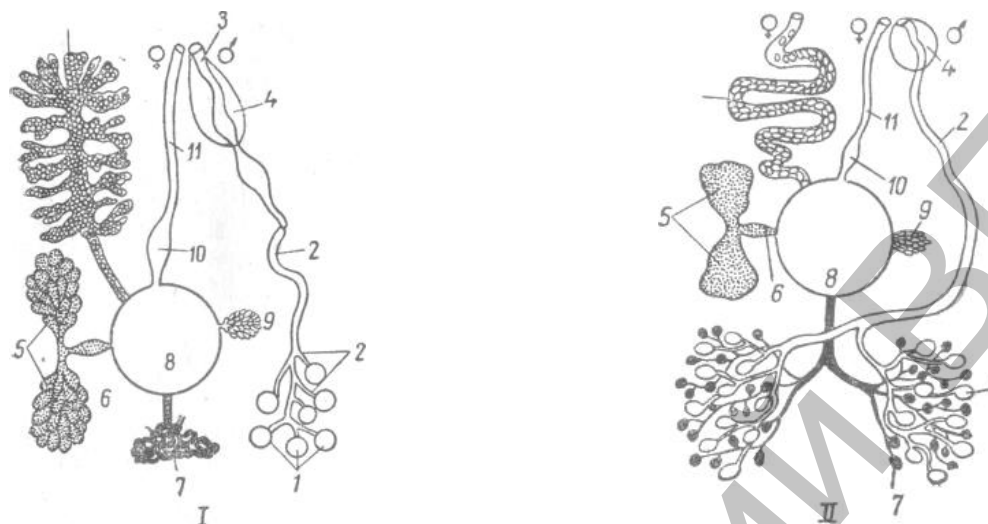


Рис. 14. Половой аппарат гермафродитного членика цепней и лентецов (схема). I – цепень, II – лентец: 1 – семенники, 2 – семяпровод, 3 – циррус, 4 – сумка цирруса, 5 – яичники, 6 – яйцевод, 7 – желточник, 8 – оотип, 9 – тельце Мелиса, 10 – семяприемник, 11 – влагалище, 12 – матка.

Для приема спермы служит влагалище, имеющее близ впадения его в яйцевод пузыревидное расширение – семяприемник. Мужская половая система состоит из мелких семенников, число которых в одном членике невооруженного цепня (*Taeniarrhynchus*) превышает тысячу. Семявыносящие каналцы, сливаясь, образуют извитой семяпровод, заканчивающийся семяизвергательным каналом и копулятивным органом (циррусом).

Семяизвергательный канал и влагалище открываются наружу в углублении на поверхности тела – половую клоаку. Последняя у цепней, как правило, расположена сбоку членика, а у лентецов – по средней линии на брюшной стороне в передней трети членика. Отверстие матки у лентецов находится немного отступя, позади половой клоаки.

У цестод наблюдается перекрестное оплодотворение или же самооплодотворение. Зигота окружается желточными клетками (этому способствует секрет тельца Мелиса) и скорлупой. В таком виде яйца заполняют матку. У лентецов, при наличии наружного отверстия в матке, яйца выходят в просвет кишки хозяина и с фекалиями выбрасываются наружу.

У цепней, имеющих замкнутую матку, скопление в ней яиц сопровождается образованием боковых ответвлений, число и форма которых характерны для отдельных видов червей. Подобные членики находятся у цепней в задней части стробилы – их называют зрелыми.

Зрелые членики цепней теряют прочную связь со стробилой. Под действием перистальтики кишок они отрываются от нее и выбрасываются с калом наружу, где подвергаются гниению. Еще в теле хозяина под оболочкой яйца формируется шестикрючковая личинка – онкосфера. Ее дальнейшее развитие связано с попаданием в промежуточного хозяина.

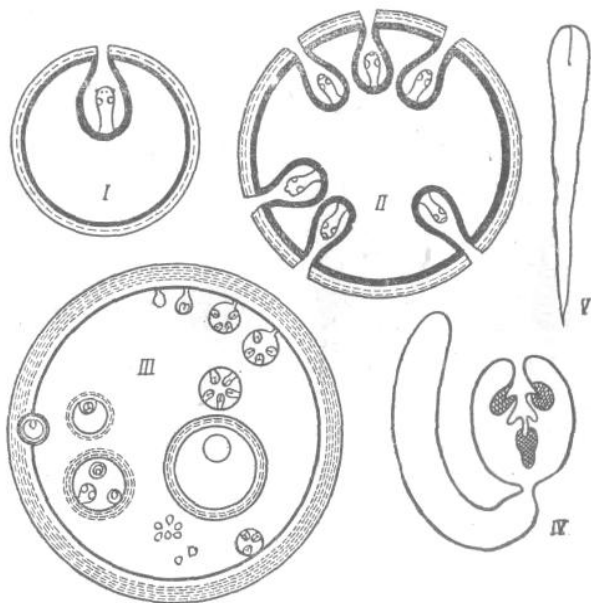


Рис. 15. Различные типы личинок (финн) ленточных червей.

I – цистицерк, II – ценур, III – эхинококк, IV – цистицеркоид, V – плероцеркоид.

В кишечнике последнего онкосфера освобождается от скорлупы, проходит через стенку кишки и проникает в кровеносную систему. Лишь у немногих видов развитие продолжается в стенке кишечника. Попадая в кровяное русло, онкосферы разносятся током крови по телу промежуточного хозяина. Оседая где-либо, они преобразовываются в новую форму личинки – финну. Строение финн различно у разных цепней (рис. 15). Финна цистицерк имеет вид небольшого пузыря с одной, впяченной внутрь его головкой. Финна ценур значительно крупнее, величиной с

крупный орех или даже с куриное яйцо. В пузыре ценура впячено несколько десятков головок.

Финна эхинококк – наиболее крупных размеров и имеет более сложное строение. Оболочка ее пузыря растет и отпочковывает внутрь (иногда и наружу) дочерние пузыри, а те, почкуясь, дают внучатые; в каждом пузыре много головок.

Дефинитивный хозяин заражается цестодами, заглатывая личинок. В случае заражения цепнями в его кишечнике под воздействием желчи, выделяемой печенью, головки финн ценней выворачиваются, присасываются к кишечной стенке и растут. Зоной роста служит шейка, от которой один за другим отпочковываются членики. Следовательно, самые молодые членики находятся близ шейки, а самые зрелые – на конце стробилы. Членики, только что отделившиеся от шейки, не имеют половой системы – это молодые незрелые членики. Для формирования половой системы требуется различное время у разных видов.

Так, у невооруженного цепня гермафродитная система оказывается сформированной лишь в 440–450-м членике. Это гермафродитные членики – они обладают полным комплектом половых органов и в них происходит оплодотворение яиц.

После оплодотворения, как было сказано выше, начинается наполнение матки яйцами, что приводит у ценней к образованию в ней боковых ветвей. Боковые выпячивания появляются у описываемого цепня в 600-х члениках. В дальнейшем, когда членик становится по счету 880-м, в нем наблюдается редукция яичника в связи с окончанием его функции (образования яиц). В 1000-м членике заметна редукция и желточника, в котором также заканчивается образование его продукции. В разветвленной матке таких члеников имеются яйца, уже покрытые скорлупой с развивающимися онкосферами.

В 1100-м членике внутри не заметны ни желточник, ни тельце Мелиса, а матка внутри членика занимает почти все пространство. Это и есть зрелые членики, готовые к выходу из хозяина.

Целый ряд видов цестод имеет большое значение для сельского хозяйства. Медицинское значение имеют представители двух отрядов цестод: лентецы (*Pseudophyllidea*) и цепни (*Cyclophyllidea*).

### **Отряд Цепни (*Cyclophyllidea*)**

Сколекс вооружен четырьмя круглыми присосками. Матка на одном конце заканчивается слепо. Половые отверстия, как правило, открываются сбоку члеников.

Эхинококк (*Echinococcus granulosus*). Взрослые черви живут в тонких кишках собак, лисиц, волков и некоторых других хищных. Промежуточным хозяином служат домашние животные – крупный и мелкий рогатый скот, свиньи, лошади, кролики, а также другие грызуны. Поражается эхинококком и человек. Личиночные формы червя – финны вызывают тяжелое заболевание (эхинококкоз).

Половозрелый червь имеет длину всего 5–6 мм. На головке, кроме присосок, хоботок с двумя рядами крючьев. За шейкой расположено три членика: незрелый, гермафродитный и зрелый, по длине более двух первых. Зрелый членик, наполненный яйцами, теряет связь с материнским телом и с фекалиями хозяина, выбрасывается наружу; в нем около 800 яиц. Место оторвавшегося членика занимает предыдущий – гермафродитный, который после оплодотворения его яиц превращается в зрелый. Попадая в кишечник промежуточного хозяина, онкосфера освобождается от скорлупы и проникает через стенку кишки в кровеносные сосуды, по которым и мигрирует с током крови, оседая в разных органах. Наибольшее количество финн развивается в печени хозяина. Вторым органом хозяина, где часто встречаются финны, – легкие. Финны эхинококка могут оказаться и в трубчатых костях, мышцах и даже в мозгу (у людей).

Многокамерные финны этого червя, имеющие дочерние пузыри, отличаются особенно большими размерами. У крупного рогатого скота вес пузырей может достигать 60 кг. Однако не всегда в пузырях развиваются головки. Известны и стерильные пузыри, не имеющие головок и, следовательно, не способные вызвать заражение дефини-

тивного хозяина. Наиболее часты случаи встречаемости стерильных пузырей у крупного рогатого скота (до 91%), тогда как у овец стерильные пузыри наблюдаются лишь в 3–4% случаев, а у свиней еще реже. Пузыри растут долго и медленно. Через 5 месяцев пузырь достигает размеров 1 см. Длительность жизни взрослого эхинококка в собаке около 5–6 месяцев.

Собаки – главные распространители эхинококкоза человека и домашних животных. Поглаживание животного влечет загрязнение рук человека с возможным попаданием яиц в рот.

К мерам профилактики относится: дегельминтизация собак, систематическое наблюдение за их здоровьем, борьба с бродячими собаками, а для людей личная санитария.

В последнее время участились случаи заражения человека альвеококком (*Alveosoccus multi locularis*) в Северной и Центральной Европе. Окончательным хозяином этого ленточного червя обычно в природе являются лисицы, из домашних животных собаки и кошки. Промежуточный хозяин – мышевидные грызуны. Человек может стать промежуточным хозяином, заражаясь при контакте с собакой или кошкой. Чаще всего финны альвеококка у человека развиваются в дыхательных путях, приводя к удушью. Финна типа ценурус.

Собака – дефинитивный хозяин еще одного червя – овечьего мозговика (*Multiceps multiceps*), финны которого вызывают тяжелейшие заболевания овец. Половозрелая форма червя, паразитирующая в кишечнике собак, достигает длины 80 см. Головка имеет 4 присоски и хоботок с двумя рядами крючьев. Число члеников около 200. Собаки рассеивают с фекалиями зрелые членики с яйцами. При попадании их в кишечник овцы – промежуточного хозяина мозговика, онкосферы, освободившись от оболочки, проникают с током крови в мозг животного, где и вырастают в финну ценур. Пузырчатая финна мозговика достигает размера куриного яйца. Она содержит несколько головок. Ценур вызывает давление на мозг, и овцы двигаются по кругу («вертячка» овец), появляются судороги, слабость, овцы сильно худеют и погибают. Оперативное вмешательство приносит выздоровление овец в 90 случаях из 100.

Меры профилактики против распространения ценуроза овец те же, что и против эхинококкоза.

Цистицеркоз домашних животных вызывается рядом цепней, из которых для двух видов человек служит дефинитивным хозяином.

Вооруженный (свиной) цепень (*Taenia solium*). Червь имеет на головке четыре присоски и хоботок с 22–32 крючьями. Длина взрослого червя 2–8 м. Число члеников в стробиле 700–1000. Матка в зрелых члениках с 5–12-ю боковыми ответвлениями с каждой стороны. Число яиц в ней до 50000. Членики выходят из кишечника человека обрывками лент, самостоятельным движением не обладают. Для дальнейшего развития яйцо должно попасть в промежуточного хозяи-

на. Промежуточными хозяевами служат домашние свиньи, а также кабаны, кошки, собаки, верблюды, кролики. У свиней финны встречаются в языке, жевательных мышцах и других мускулах, включая мышцы сердца и глаза. Финна цистицерк этого цепня имеет форму продолговатого пузыря. Длина ее до 15 мм, а ширина – 8 мм. Развитие цистицерка из онкосферы длится 3–4 месяца. Финна сохраняет жизнеспособность несколько лет. Существенно, что человек для этого вида цепня может быть и промежуточным хозяином в случае попадания в кишечник яиц с развившимися онкосферами. Особая опасность заключается еще в том, что больной, зараженный ленточной формой, может стать промежуточным хозяином для потомства этого червя при попадании оторвавшихся зрелых члеников в верхний отдел кишечника (при обратной, рвотной перистальтике кишки).

Меры профилактики различны: ветеринарный надзор над забиваемыми свиньями, содержание в надлежащем виде уборных и др.

Невооруженный цепень (*Taeniarhynchus saginatus*), или, по промежуточному хозяину, бычий цепень имеет на головке только 4 мощные присоски, хоботок с крючьями отсутствует. Длина стробилы до 12 м, а число члеников в ней до 2 тысяч. Матка в зрелых члениках имеет до 35 боковых ответвлений с каждой стороны. Членики обладают самостоятельным движением и выходят из кишечника человека не обрывками лент, а поодиночке. Число яиц в членике вдвое больше, чем у вооруженного цепня. Промежуточный хозяин – крупный рогатый скот. Финны располагаются главным образом в мышцах: жевательных, языка, грудных, сердца и др. Человек для этого цепня промежуточным хозяином быть не может. Меры профилактики те же, что и для вооруженного цепня.

Из ленточных червей, для которых крупный и мелкий рогатый скот служит дефинитивным хозяином, имеет значение мониезия (*Moniezia expansa*). Длина червя до 5 м. Головка с четырьмя присосками без крючьев. Для этого червя характерно наличие в каждом членике двойного комплекта половых органов и половые отверстия, открывающиеся на обеих сторонах членика. Промежуточными хозяевами мониезий служат микроскопические панцирные клещи, живущие в верхних слоях почвы и на поверхности. Молодняк скота переносит заболевание тяжело, для взрослых оно менее опасно. Наиболее действенная мера борьбы против распространения мониезий – дегельминтизация больных животных.

Широкое распространение у детей имеют мелкие ленточные черви – карликовые цепни (*Hymenolepis nana*), вызывающие заболевание гименолепидоз. Длина их тела 1–1,5 см, число члеников 100–200. Развитие карликового цепня идет без смены хозяина. Человек для данного паразита является последовательно и промежуточным и дефинитивным. Заглоченное человеком яйцо превращается в онкосферу. Последняя внедряется в ворсинки кишечника и превращается в мелкую финну – цистицеркоид. В просвете кишки из них развиваются половозрелые черви.

Источником заражения гименолепидозом является человек, который при неопрятности способствует самозаражению (аутоинвазия), а также может заражать окружающих. Лечение: дегельминтизация, строгая профилактика, исключая аутоинвазию.

### **Отряд Лентецы (Pseudophyllidea)**

Сколекс вооружен двумя щелевидными ямками (ботридиями). Матка открывается наружу. Половые отверстия посередине брюшной стороны члеников.

Широкий лентец (*Diphyllobothrium latum*) в половозрелом состоянии живет в кишечнике человека и плотоядных животных (собаки, кошки и др.). Промежуточных хозяев два: первый – веслоногие рачки циклопы и диапомусы, а второй – рыбы, главным образом щуки. Длина червя до 9 и даже 15 м. Стробила из 3–4 тысяч члеников. Головка с двумя ботридиями, расположенными на спинной и брюшной сторонах. Этим мускулистым органом червь зажимает складки кишки хозяина. Матка имеет отверстие, что определяет возможность выхода яиц из червя без отрыва члеников. Яйца с крышечкой. Для своего развития они должны попасть в воду, где из яйца выходит шестикрючковая личинка – корацидий, покрытая эпителием с длинными ресничками. В циклопе корацидий теряет ресничный покров, проникает в полость тела рачка и в течение двух недель развивается в процеркоид. Это личинка длиной 0,5 мм с малодифференцированным телом. На заднем конце процеркоида сохраняются 6 крючьев. В рыбе формируется новая личинка с двумя ботридиями – плероцеркоид, длина ее около 1–2 см. Плероцеркоиды находятся в различных органах этого второго промежуточного хозяина, но преимущественно в мышцах. В теле одной щуки находили до 250 плероцеркоидов. Дефинитивные хозяева заражаются, поедая рыбу. Большая зараженность рыб объясняется тем, что основным источником заражения их, вероятно, служат чайки, которых, видимо, надо отнести также к дефинитивным хозяевам лентеца.

Дифиллоботриоз больше всего распространен близ водоемов. У людей заболевание чаще встречается в районах, где потребляют рыбу в большом количестве и по-разному приготовленную. Источник заражения людей – слабо соленая и мало проваренная рыба и, особенно, строганина из мороженой рыбы. Общественные меры профилактики заключаются в предотвращении поступления фекалий в водоемы.

### **Вопросы для обсуждения**

1. *Какие признаки характерны для всех животных типа Плоские черви?*
2. *Каково строение половой система трематод?*
3. *Чем можно объяснить огромную плодовитость трематод?*
4. *Какие виды трематод патогенны для человека? Расскажите о*

*профилактике гельминтозов.*

5. *Как отразился паразитизм на строении половой системы червей?*
6. *Каково строение покровов ленточных червей?*
7. *Какую роль выполняет сколекс цестод? Каковы модификации сколексов?*
8. *Какую функцию выполняет паренхима в кожно-мускульном мешке члеников стробил цестод?*
9. *Чем отличаются между собой зрелые членики бычьего, свиного солитеров и широкого лентеца?*
10. *Для каких видов цестод человек может быть промежуточным хозяином?*
11. *В чем особенность строения выделительной системы цестод?*
12. *Чем отличается личинка процеркоид от личинки плероцеркоид широкого лентеца?*

Лекция № 7

## **ТИП КРУГЛЫЕ ИЛИ ПЕРВИЧНОПОЛОСТНЫЕ ЧЕРВИ. КЛАСС БРЮХОРЕСНИЧНЫЕ ЧЕРВИ. КЛАСС СОБСТВЕННОКРУГЛЫЕ ЧЕРВИ.**

### **Общая характеристика типа Круглые или Первичнополостные черви (Nemathelminthes)**

Первичнополостные черви с несегментированным телом, округлым в сечении. Симметрия тела двусторонняя. Первичная полость тела или схизоцель заполнена полостной жидкостью. Кишечный канал заканчивается анальным отверстием. Нервная система в виде продольных тяжей. Специальных органов дыхания нет. Выделительная система прото-нефридиальная или в виде внутриклеточных каналов, но без ресничных клеток; у некоторых видов выделительные органы отсутствуют. Обычно раздельнополы. У многих выражен половой диморфизм.

В природе распространены широко. Свободноживущие и паразитические черви. Паразитические виды питаются соками растений, кровью и соками тела животных, а почвенные и водные – органическими веществами. Есть среди нематод и хищники. Тип круглых червей объединяет ряд классов: класс гастротрихи, или брюхоресничные (Gastrotricha); класс круглые черви, или нематоды (Nematoda); класс волосатики (Nematomorpha); класс коловратки (Rotatoria); класс киноринхи (Kinorhyncha); класс скребни (Acanthocephala); класс приапулиды (Priapulida).

Сравнительные данные по эмбриональному развитию дают основание сгруппировать перечисленные классы в несколько типов (В.В. Малахов, 1989).

Тип Немателммиты (*Nemathelminthes*) объединяет класс Брюхоресничные и класс Нематоды.

Тип Коловратки (*Rotifera*) включает один класс Коловратки.

Тип Головохоботные (*Cephalorhyncha*) объединяет класс Киноринхи, класс Приапулиды и класс Волосатики.

Тип Скребни (*Acanthocephala*) включает один класс с одноименным названием.

Наибольшее значение из них имеют нематоды (*Nematodes*).

### **Класс Брюхоресничные (*Gastrotricha*)**

Брюхоресничные – микроскопические черви с ресничным эпителием на брюшной стороне тела, обитающие в морях и пресных водах. Наиболее примитивная группа круглых червей.

Тело гастротрих бутылковидное или вытянутое, с ресничным эпителием на вентральной поверхности. Размеры не превышают 1,0–1,5 мм. Двигутся при помощи ресничек. Кожный эпителий выделяет тонкую эластичную кутикулу, покрывающую все тело, даже реснички. Под кожей залегают пучки продольной мускулатуры и отдельные кольцевые мышечные клетки.

Первичная полость тела слабо выражена и частично заполнена крупными опорными клетками. Кишечник состоит из трех отделов: переднего, представленного глоткой, железистого – среднего и короткого заднего отдела, заканчивающегося анусом. У некоторых видов задний отдел кишечника отсутствует и средняя кишка непосредственно открывается анусом наружу.

Выделительная система представлена парными протонифридиями.

Нервная система типа ортогон и состоит из ганглиозного скопления окологлоточного кольца, от которого отходят два развитых боковых нервных тяжа. Органами чувств служат боковые обонятельные ямки и отдельные осязательные сенсиллы.

Половая система может быть раздельнополой или гермафродитной. Гонады преимущественно парные, половое отверстие непарное. Оплодотворение внутреннее. Откладывают яйца. Развитие прямое.

### **Класс Круглые черви, или Нематоды (*Nematoda*)**

Нематоды легко отличаются от других червей формой тела и особенностями движения. Тело у них вытянутое, приостренное на концах (рис. 16), упругое и может изгибаться лишь в боковых направлениях. Размеры его от долей миллиметра до метра.

Нематоды покрыты плотной кутикулой. По химическому составу она образована веществами белковой природы, близкими к коллагену и эластину, и может достигать большой толщины (например, у аскарид). В период роста нематоды периодически линяют, сбрасывая кутикулу. Под кутикулой расположен эпителий: клеточный у молодых особей, синцитиальный у взрослых; его называют гиподермой (греч. гипо – под, дерма – кожа). Гиподерма со стороны полости тела обычно образует утолщения в виде продольных валиков, расположенных на спинной стороне, на брюшной и по одному на боках.

Ресничные клетки отсутствуют на поверхности, их нет и внутри тела – это одна из характерных черт строения нематод.

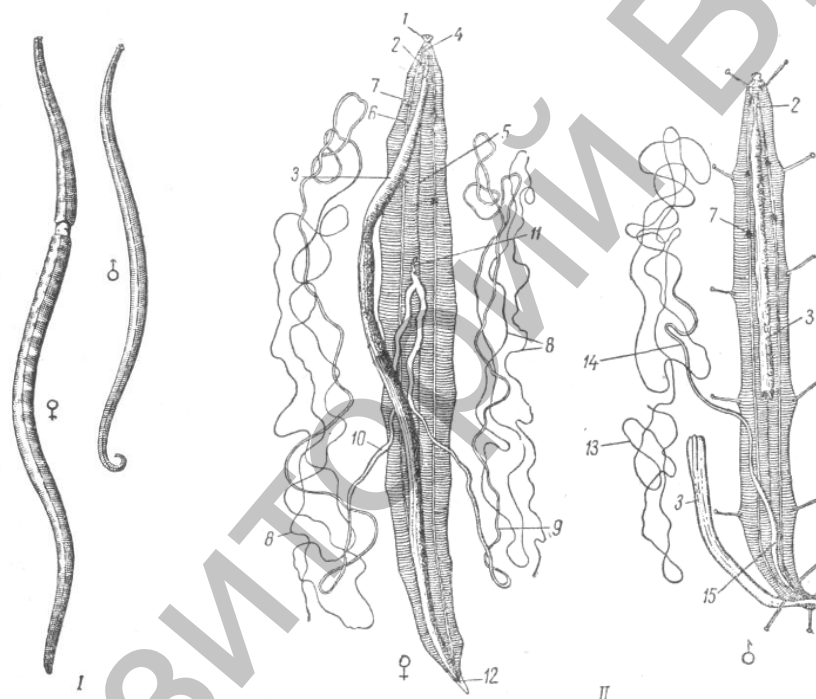


Рис. 16. Аскарида лошадиная. I – внешний вид, II – внутреннее строение:

- 1 – рот, 2 – пищевод, 3 – средняя кишка, 4 – окологлоточное нервное кольцо,
- 5 – брюшной нервный тяж, 6 – боковой валик гиподермы с каналом выделительной системы, 7 – фагоцитарные клетки, 8 – яичники, 9 – яйцеводы, 10 – матка,
- 11 – влагалище, 12 – анальное отверстие, 13 – семенник, 14 – семяпровод,
- 15 – семяизвергательный канал.

Мышцы прилегают к покровам. Их строение необычно; они представлены одним слоем клеток и имеют только продольное направление. Отсутствие кольцевых мышц исключает возможность сжатия тела, изменение его в поперечном направлении. Валики гиподермы разделяют мускулатуру на четыре продольные полосы. Мускульные клетки имеют относительно крупные размеры. У аскарид, например, их длина до 3 мм. Сократительные волокна (миофибриллы) содержатся лишь в веретеновидной части клетки, прилегающей к гипо-

дерме. Другая часть клетки лишена сократительных волокон. Она вдаётся в полость тела и имеет ветвящиеся отростки. Отростки мышечных клеток верхней половины тела направлены к спинному нервному тяжу, нижней – к брюшному. Такая структура дала повод для предположения об иннервации мышц через прямой контакт с брюшным и спинным нервными тяжами. Однако впоследствии были обнаружены в мышцах окончания двигательных нервных волокон и взаимосвязь мышечной и нервной систем оказалась более сложной.

Нервная система состоит из окологлоточного кольца и отходящих от него главных нервных стволов – тяжей спинного и брюшного. Кроме того, имеются менее мощные нервные тяжи, скрытые в гиподерме по бокам тела. Все нервные стволы погружены в синцитиальную массу гиподермы.

Органы чувств развиты слабо. Глаз нет. Около рта имеются чувствительные бугорки, которые особенно многочисленны также на заднем конце тела самцов. Этим концом самцы прикрепляются к телу самки и охватывают его при копуляции. Недоразвитие органов чувств связано с паразитическим образом жизни, жизнью в почве и в илу.

Рот обычно окаймлен губами (у аскарид их три) с чувствительными сосочками или клетками на поверхности. Глотка и пищевод выстланы кутикулой. Пищевод продолжается в среднюю кишку. Заканчивается кишечный тракт задней кишкой с анальным отверстием. У самцов задняя кишка принимает проток семяизвергательного канала и, следовательно, выполняет функцию клоаки. В стенках глотки и пищевода встречаются различные железы. В средней кишке пищеварительные железы обычно не выражены.

Дыхание у свободноживущих нематод осуществляется через покровы, а у паразитов нередко анаэробное.

Органы выделения – гигантские клетки с внутриклеточными каналами. Они располагаются в боковых валиках гиподермы. У некоторых нематод (аскарид) каналы расположены в единственной клетке – она имеет два очень длинных отростка, тянущихся по бокам вдоль всего тела. Выделительные каналы открываются наружу порой (или порами) в передней части тела. К этим боковым выделительным каналам в передней половине тела червей примыкают крупные звездчатые фагоцитарные клетки бурого цвета (у аскарид, например, их обычно четыре). Они поглощают какие-то продукты обмена, но передача последних в выделительные каналы не доказана. Главная функция выделительных каналов – поддержание осмотического давления в полости тела и в тканях. Выделительная функция свойственна также кишечнику и покровам.

Нематоды раздельнополы, но отдельные виды в цикле своего развития имеют гермафродитные поколения. Половые железы длинные, нитевидные.

Развитие обычно прямое, без метаморфоза, личинки похожи на взрослых особей.

Паразитические нематоды подразделяются на экологические группы: геогельминты, у которых часть жизненного цикла происходит в наружной среде, и биогельминты, развитие которых происходит только в организме одного или нескольких хозяев. Рассмотрим жизненные циклы некоторых из них.

### **Нематоды – паразиты человека и животных**

Аскариды (сем. *Ascaridae*) представлены рядом видов, паразитирующих в кишечнике лошадей, свиней, других животных и человека. В каждом из названных хозяев паразитирует определенный вид аскариды. Длина тела лошадиной аскариды (*Parascaris equorum*) – до 37 см, свиной (*Ascaris suum*) – до 30 см, человеческой (*Ascaris lumbricoides*) – до 20 см, при ширине около 5 мм. Самцы меньше самок и имеют загнутый хвостовой конец (рис. 16). Половая система аскарид образована парными нитевидными яичниками, переходящими в яйцеводы, которые, резко утолщаясь, продолжают в матки. Обе матки сливаются в непарный канал – влагалище. Открывается влагалище на брюшной стороне в передней трети тела самки. Яйца образуются в яичниках, а созревание их заканчивается в яйцеводах. В матке находятся зрелые яйца. Плодовитость аскарид очень велика – самка лошадиной аскариды за сутки откладывает до 200000 яиц.

Семенник самцов непарный нитевидной формы. Он продолжается в семяпровод, который переходит в широкий семяизвергательный канал, впадающий в клоаку. В стенках клоаки есть углубление, в котором лежат щетинковидные спикюлы; самец вводит их во влагалище самки при копуляции. Оплодотворение внутреннее. Спермии аскарид имеют треугольную форму, без хвоста.

Оплодотворенное яйцо аскарид одето четырьмя оболочками: наружной и средней белковыми, средней хитиновой и внутренней волокнистой. Оболочки служат хорошей защитой от различных неблагоприятных влияний. Так, наружная и средняя белковые оболочки стойки к воздействию пищеварительных ферментов кишечника хозяина, средняя хитиновая обеспечивает механическую защиту, внутренняя защищает яйцо от химических воздействий.

Яйца аскарид устойчивы к низким температурам (до  $-27^{\circ}\text{C}$ ) и различным химическим агентам. Они остаются живыми в течение полутора месяцев при погружении в 3% раствор формалина, в течение месяца – в 2–4% растворы едкого натрия и калия. Даже 5% раствор креолина, убивающий яйца многих нематод, на яйца аскарид влияет лишь при длительном воздействии.

Дробление оплодотворенного яйца аскарид начинается еще в теле матери, но для формирования личинки требуется кислород, поэтому развитие ее происходит в основном во внешней среде. Когда в яйце разовьется личинка, оно становится инвазионным (способным вызвать заражение хозяина). Для этого требуется дней 10 или даже более долгий срок в зависимости от условий, при которых происходит формирование личинки. Заражается хозяин, заглатывая инвазионные яйца. В кишечнике личинки выходят из оболочек и внедряются в стенку кишки. Пройдя через нее, они попадают в кровеносные сосуды и с током крови мигрируют по телу хозяина. В легких личинки выходят в просвет легочных пузырьков и через дыхательные пути – бронхи и трахею, достигают рта, а из него вместе со слюной вновь попадают в кишечник, где и заканчивается их рост. Все развитие личинок в хозяине длится около трех месяцев.

Аскариды причиняют вред здоровью животных и человека. Степень вреда зависит, прежде всего, от количества паразитов в хозяине. В случае массового скопления в кишечнике они вызывают закупорку кишки и разрыв ее, нередко со смертельным исходом для хозяина. Продукты выделения аскарид – валерьяновая кислота и др. – ядовиты. Их действие приводит к тяжелому состоянию больного: лихорадочной температуре, сердечным перебоям и пр. Личинки аскарид, мигрируя из кишечника, открывают доступ бактериям во внутренние органы. Наблюдается заползание аскарид в желчные протоки печени, в проток поджелудочной железы, что вызывает специфические заболевания: печеночный аскаридоз и аскаридоз поджелудочной железы. У человека известны случаи кровохарканья на почве аскаридоза, вызываемого мигрирующими через легкие личинками, а у животных – явления бронхита и пневмонии. Аскаридозы животных (лошадей, свиней) и людей имеют широкое распространение.

В борьбе с аскаридозом человека наряду с дегельминтизацией больных проводится кислородное лечение путем поступления кислорода в кишечник.

Власоглав (*Trichocephalus trichiurus*) – опасный паразит человека, паразитирующий в слепой кишке. Утонченным головным отделом паразит внедряется в стенку кишки, что является причиной расстройства пищеварения, анемии. Яйца власоглавов развиваются во влажной почве и в воде. Развитие яиц происходит в течение 1–1,5 месяцев. Заражение чаще всего происходит при питье некипяченой, зараженной яйцами воды. Заболевание трихоцефалезом чаще всего наблюдается у людей, занятых земляными работами.

Аскаридия (*Ascaridia galli*) – паразит кишечника цыплят. Длина червя до 12 см. Яйца становятся инвазионными примерно через две недели. Заражение происходит при поедании цыплятами инвазионных

яиц с загрязненным кормом. Освобождающиеся в теле хозяина от оболочек личинки сначала остаются в кишечнике, а затем внедряются в его стенки. Спустя несколько дней они вновь выходят в просвет кишки, где и достигают зрелости. Следовательно, миграции личинки по телу хозяина не происходит. Болезни подвержены и взрослые куры, но гибнет обычно молодняк.

Острицы (сем. Oxyuridae) – мелкие паразиты позвоночных животных и человека. У лошадей, овец и других животных встречаются разные виды остриц. У человека паразитирует детская острица *Enterobius vermicularis*. Длина человеческой острицы около 2 см, лошадиной – до 18 см. Остриц узнают по заостренному хвостовому концу и наличию вздутия в пищеводе (бульбуса) в виде луковицы. Черви паразитируют в кишечнике. Оплодотворенные самки спускаются к анальному отверстию хозяина и откладывают яйца в периаанальный участок кишки. У детей острицы откладывают яйца обычно ночью во время сна, после чего покидают хозяина. Поэтому этих беленьких червячков можно обнаружить в постели больного на простыне. Находящиеся в просвете ануса черви и отложенные ими здесь яйца вызывают характерный зуд. Заражение хозяина происходит через рот, путем заглатывания яиц, которые становятся инвазионными у лошадиных остриц дня через 3, а у детских через 15–20 минут после выхода в наружную среду. Поэтому возможна аутоинвазия или самозаражение. По освобождении от оболочек яйца (в хозяине), личинки остаются в кишке и вскоре достигают зрелости. Хотя длительность жизни детской острицы всего две недели, но возможность повторного заражения столь велика, что болезнь длится многие месяцы.

Меры профилактики против лошадиной острицы, кроме дегельминтизации больных животных и заботы о чистоте конюшни и корма, – ежедневное обтирание периаанального пространства, куда черви откладывают яйца, погруженные в слизистую клейкую массу.

Избавление от детской острицы возможно лишь в сочетании дегельминтизации со строгим соблюдением личной гигиены.

Свайники (*Dictyocaulus viviparus* и *D. filaria*) паразитируют в трахее и бронхах крупного и мелкого рогатого скота. Эти нематоды принадлежат к сем. Strongilydidae отряда Strongilata, который объединяет круглых червей нитевидной формы, паразитирующих в органах дыхания и пищеварения диких и сельскохозяйственных животных и человека. Это довольно крупные черви длиной около 10 см, белого цвета. Самцы имеют на заднем конце тела особую колоколообразную пленку (бурсу), способствующую соединению самца с самкой при спаривании. Обитая в дыхательных путях овец, коз, реже коров, эти паразиты оказываются причиной тяжелых заболеваний животных, особенно молодняка, нередко оканчивающихся смертью.

Особенностью развития этих червей является то, что из яиц, отхаркиваемых хозяином, развиваются личинки, ведущие активную жизнь в почве. Тепло и влажность почвы благоприятствуют развитию личинок. При благоприятных условиях почвенная стадия жизни личинки длится 6–7 дней. После двух линек кутикулы личинки становятся инвазионными. Будучи подвижными, они выползают на траву и поедаются скотом. Попав в кишечник нового хозяина, личинка сначала проникает через его стенку в лимфатические узлы, а оттуда по сосудам в легкие, где и заканчивается ее развитие.

В тонких кишках человека паразитирует Свайник двенадцатиперстной кишки или анкилостома (*Ancylostoma duodenale*). Ротовое отверстие смещено на брюшную сторону, отсюда еще одно название паразита – кривоголовка. Яйца анкилостом должны попасть во влажную почву. В почве личинки анкилостом вначале питаются как сапрофаги, и только после второй линьки становятся инвазионными. Личинки анкилостом способны попадать в организм человека не только через рот, но и через кожу путем внедрения. Сроки развития в организме хозяина до половозрелого состояния занимают 7–10 дней. Анкилостома распространена в южных широтах, встречается в Закавказье, Средней Азии, на Дальнем Востоке.

Среди нематод есть виды, все стадии развития которых проходят внутри тела того или иного хозяина, без выхода в наружную среду.

Такова, например, трихинелла (*Trichinella spiralis*). Это мелкие круглые черви; длина тела самок достигает 3,5 мм, самцов – 1,5 мм. Тело червя постепенно суживается к переднему концу. Половозрелые трихинеллы живут в кишечнике хозяина, а личинки – в мышцах. Хозяевами этого паразита служат люди и многие животные: свиньи, собаки, волки, медведи, различные виды мышей, кроты, землеройки и др. Распространение трихинелл осуществляется через поедание животными зараженного мяса, содержащего личинки этого червя. Человек заражается, съедая плохо проваренное или прожаренное трихинозное мясо свиньи (в некоторых местах и медвежатины), а свинья, поедая крыс или части туш других свиней, больных трихинозом.

Если человек съест мясо свиньи, в котором имеются живые личинки трихинелл, то последние при переваривании содержащего их мяса освобождаются и укрепляются на стенке кишечника нового хозяина – человека. Личинки быстро растут и через 2–3 дня становятся половозрелыми. После спаривания самцы погибают, а самки вскоре углубляются в стенку кишки и там спустя примерно 9 дней рожают несколько тысяч подвижных личинок. Последние проникают в кровеносные сосуды человека, в которых и живут, вырастая с 10 до 120 мк. Током крови они разносятся по всему телу и внедряются в мышцы, где вокруг каждого червячка образуется соединительнотканная капсула, ко-

торая позднее обызвествляется. В капсуле личинка лежит, свернувшись спиралью, питается тканевой жидкостью хозяина. Взрослая личинка имеет длину до 1 мм. В мышцах человека личинки трихинелл могут жить до 14 лет. При сильном заражении трихинеллами человек испытывает большие страдания, его мышцы, пораженные многочисленными личинками в обызвествленных капсулах, теряют работоспособность.

С целью предупреждения заражения трихинеллезом людей производится браковка зараженных свиных туш. Мясо забиваемых на бойнях свиней обязательно исследуется с помощью микроскопа на содержание трихинелл. Проводится также борьба с крысами.

В классе нематод имеются виды, развитие которых проходит со сменой хозяев. Такой путь развития свойствен нитчаткам – тонким нитевидным паразитическим червям, которые живут в тканях и полостях хозяина и не связаны с внешней средой (биогельминты).

Ришта (*Dracunculus medinensis*) вызывает заболевание человека. Взрослые черви живут в подкожной клетчатке рук и ног. У больного появляется язва, через которую высовывается наружу передний конец червя. Самка рождает большое количество личинок. Промывая язвы у водоема, человек смывает личинок в воду. Попадая в водоем, они внедряются в мелких рачков циклопов, где и проходит ряд стадий развития. Человек заражается, заглатывая циклопов с водой. Ришта распространена в южных районах Азии и Африки. Ранее встречалась в Средней Азии.

Нитчатка Банкрофта (*Wuchereria bancrofta*) распространена в тропических странах и вызывает «слоновую» болезнь у человека. Половозрелые особи обитают в лимфотических сосудах, вызывая закупорку сосудов. Самка рождает личинок – микрофиллярий. Для дальнейшего развития личинки должны попасть в промежуточного хозяина – комара. Микрофиллярии по ночам сосредотачиваются в капиллярах кожи человека. При укусе человека, зараженного нитчаткой, микрофиллярии попадают в желудок кровососов, а затем в полость тела. При укусе таким комаром здорового человека микрофиллярии проникают в кровь.

### **Нематоды – паразиты растений**

Многие нематоды живут в почве и паразитируют на растениях. Принадлежат они к отряду шишкоиглых нематод, или тиленхов (*Tylenchida*). У тиленхов внутри ротовой полости находится колющий орган – стилет с каналом внутри, через который в нанесенную рану поступает секрет желез пищевода. В средней части пищевода образует расширение с мускулистыми стенками – бульбус. С его помощью происходит высасывание из раны соков растения. Стилет используется также для проникновения червя в растение и миграций внутри него. Немалое значение при этом имеет секрет желез пищевода, растворяющий оболочки клеток растений. В обширном отряде тиленхов

объединены не только паразиты растений, но и свободноживущие обитатели почвы и водоемов.

Пшеничная угрица (*Anguina tritici*) – самая крупная из растительных нематод. Длина самки до 5 мм, самца – до 2,5 мм. У самцов имеются массивные спикеры и половая бурса. Пшеничная угрица поражает все сорта пшеницы. Пораженный ею колос на месте зерен содержит коричневые или черные, твердые наощупь галлы. Полость галла заполнена тысячами личинок угрицы. Высохшие личинки 2-го возраста внутри галла способны находиться в состоянии анабиоза (скрытой жизни) многие годы (до 28 лет). При обмолоте хлебов галлы вместе с зерном выпадают из колоса. Высев семян, засоренных галлами, также влечет попадание их в землю.

Во влажной почве личинки выходят из галлов. Когда появятся всходы, личинки поднимаются по стеблям пшеницы и поселяются в пазухах листьев. Ко времени закладки колоса личинки внедряются внутрь стебля, проникают в цветки колоса и там достигают половой зрелости. Питаясь зародышевыми частями цветков, они вызывают образование галлов. Число взрослых особей внутри одного галла достигает 40 при разном соотношении полов.

Каждая самка после спаривания откладывает до 2,5 тысяч яиц. Из яиц выходят личинки 1-го возраста. После линьки личинки 2-го возраста становятся очень стойкими к воздействию факторов среды. Длина их тела до 1 мм. Ко времени цветения пшеницы галлы бывают уже сформированы. Сначала цвет их зеленый, в дальнейшем окраска сменяется на бурую и черную. Одновременно галлы твердеют. Внутри их находится белая мучнистая масса, состоящая из множества личинок. На одном колосе бывает до 40–50 галлов. В таких колосьях семена отсутствуют.

Главная мера борьбы – очистка зерна от галлов перед высевом.

Стеблевая картофельная нематода (*Ditylenchus destructor*) принадлежит к роду стеблевых нематод. Самки достигают длины 1,4 мм, самцы 1,3 мм. Паразит проникает из земли в стебли растения еще до образования клубней. Следы воздействия паразита хорошо заметны на пораженных кустах: стебли их утолщены, листья мелкие, бледно-окрашенные, все растение раза в два меньше здоровых. С образованием клубней нематоды проникают в них через столоны; клубни поражаются также и червями, проникающими непосредственно из почвы. Как в стеблях, так и в клубнях происходит интенсивное размножение паразитов и образование ряда поколений, пока растение не погибнет. Часть нематод уходит из пораженного растения в почву еще до его гибели. Позднеспелые сорта картофеля поражаются этим видом нематод меньше, чем ранние и средние сорта.

В качестве мер профилактики рекомендуется производить посадку картофеля здоровым семенным материалом, осуществлять ряд других агротехнических мероприятий.

Луковая нематода (*Ditylenchus alii*) – паразит лука и чеснока. Червь имеет в длину около 1,5 мм. Паразиты могут жить в корневой части растений, однако размножение их происходит лишь в луковицах и листьях. Мигрируя в почве, паразиты находят нужное им растение и довольно быстро проникают в него.

Пораженные растения обычно гибнут, а выросшие не пригодны к хранению. Слабо пораженные луковицы, перед закладкой на хранение, будучи просушены на солнце, сохраняются, так как солнечные лучи убивают нематод.

Серьезные паразиты корневой системы растений встречаются в семействе разнокожих нематод (*Heteroderidae*). Половой диморфизм, столь характерный для класса нематод, в этом семействе выражен особенно ярко. Самки имеют шарообразное или лимоновидное тело с небольшим выростом на переднем конце, в котором расположены ротовая полость со стилетом, короткий пищевод с бульбусом и начальный отдел кишки. Этот вырост погружен в ткани растения, тогда как остальная вздутая часть тела находится снаружи, в почве. Вырост покрыт тонкой кутикулой, тогда как на остальной части тела кутикула достигает большой толщины и нередко окрашена. Самцы этих нематод живут в почве; имеют нитевидное тело, одетое тонкой кутикулой. К семейству разнокожих нематод принадлежит свекловичная нематода (*Heterodera schachtii*), паразитирующая на корнях свеклы. Она вызывает задержку роста растений и увядание. Длина самки до 1,1 мм, самца – до 1,6 мм. Самка откладывает до 600 яиц, которые могут сохраняться в почве несколько лет. Личинки, вылупившись из яиц, некоторое время странствуют в почве и, найдя корни свеклы, внедряются в них. Развитие личинки длится 4–5 недель.

Галловые нематоды (*Meloidogyne marioni* и др.) поражают различные огородные культуры. Взрослая самка шаровидна, имеет вытянутый головной конец. Она полностью погружена в ткани растений. Самец имеет продолговатое тело. Паразиты, внедряясь в растение, вызывают разрастание и перерождение его тканей, влекущее образование на корнях наростов – галлов. Наиболее крупные галлы обычно встречаются у растений с нежным или мясистым корнем (например, тыквы). Особенно крупные галлы наблюдались у свеклы – 3–4 см в диаметре. Для борьбы с этой нематодой применяются как химические, так и агротехнические методы.

### **Значение нематод в природе**

Живут нематоды в морях, на дне пресных водоемов, в почве, являются паразитами растений, животных и человека. Всего известно более 100 тыс. видов круглых червей.

Нематоды – самые многочисленные и самые распространенные паразиты сельскохозяйственных растений, домашних животных и человека. Некоторые, как трихинеллы, на стадии личинки вызывают неизлечимые заболевания людей и ряда животных. Значительный вред приносят растительноядные нематоды: картофельные, свекловичные, луковые и др.

Хищные почвенные нематоды полезны уничтожением таких вредителей растениеводства, как галловая нематода, свекловичная и др. Известны нематоды – паразиты яблоневой и плодовой молей, короедов и иных вредных насекомых.

В верхнем горизонте почвы на площади в 1 кв. м можно обнаружить сотни тысяч, а то и десятки миллионов почвенных нематод. Часть из них представляют паразитические виды, совершающие миграции в поисках нового хозяина, большинство же питается органическими остатками и тем способствует гумификации почвы. Длина тела почвенных нематод незначительна – менее 1 мм, но десятки миллиардов особей на площади 1 га имеют общую протяженность в десятки тысяч километров и общий вес до центнера и более. Роль их в физико-химических процессах почвы значительна.

Вопрос о происхождении круглых червей вызывает большие споры. Заслуживает наибольшего внимания суждение о происхождении их от морских ресничных червей. Некоторый свет в пользу такого предположения проливает ознакомление со строением брюхоресничных (гастротрих) из типа круглых червей. Брюхоресничные черви – микроскопические донные обитатели морей и пресных вод. Их тело, округлое в сечении, покрыто на брюшной стороне ресничками. Первичная полость тела выражена хорошо. Кожномускульный мешок имеет только продольные мышцы. Кишка образована одним слоем энтодермальных клеток. Органы выделения протонефридии. Следовательно, в строении гастротрих сочетаются признаки типа круглых червей и класса турбеллярий типа плоских червей. Вполне вероятно происхождение гастротрих от турбеллярий. Вероятно и то, что гастротрих и нематоды имели общих предков.

### **Паразитизм в Животном мире**

Из приведенного обзора биологии простейших, плоских и круглых червей видно, что многие животные ведут паразитическое существование. Паразитизм в природе – нередкое явление. Такой образ жизни свойствен примерно 65 тысячам видов – 6–7% от общего коли-

чества видов животного мира.

При решении вопроса о происхождении паразитизма надо учитывать большое разнообразие взаимосвязей между различными животными. Их тесное совместное существование может быть временным или постоянным, случайным или таким, при котором совместное существование стало необходимым для обоих сожителей или для одного из них. Совместное существование двух или нескольких животных со взаимной пользой называется симбиотическим. Если какие-либо животные живут вместе и одно из них питается остатками пищи другого или пользуется его жильем, не нанося ему вреда, то такой вид сожительства называют комменсализмом («сотрапезничеством»). При паразитизме один организм – паразит живет в теле или на поверхности тела другого – хозяина и питается его соками или отнимает его пищу (кишечные паразиты), при этом нанося вред его здоровью и жизнедеятельности.

Паразитизм в животном мире возник различными путями. Возможно, что одно животное, первоначально поселившись на другом, как на субстрате, постепенно превращалось в эктопаразита. К паразитизму мог привести и комменсализм; когда комменсалу не хватает остатков пищи, он может стать паразитом; такой временный паразит вновь может стать комменсалом. Все это указывает как на известную условность классификации форм сожительства, так и на возможность перехода одной формы сожительства в другую.

Поселение одного животного внутри другого могло произойти путем внедрения эктопаразита внутрь тела хозяина или иным путем, например при случайном попадании свободноживущих организмов в кишечник с пищей или в кровь при укусах кровососущими животными. И в настоящее время известны случаи попадания свободноживущих почвенных нематод в кишечник слизней, где они выживают, переходя к паразитическому существованию.

У одного и того же хозяина нередко встречается много видов паразитов. Так, у людей найдено около 65 видов плоских и 70 видов круглых червей. В крупном рогатом скоте встречено около 60 видов паразитических червей, в том числе до 40 видов нематод. Примерно 100 видов червей обнаружено у овец. Человек с давних пор одомашнивал собак, что привело и к «обмену» гельминтофауной. Из 125 видов червей, паразитирующих в собаках, 36 свойственны и человеку.

Эктопаразитов меньше, чем эндопаразитов. Последние живут в различных органах хозяина. Особенно много их в кишечнике: аскариды, острицы, цепни, дизентерийные амебы и др. В печени живут фасциолы, ланцетовидный сосальщик, финны эхинококка, иногда аскариды. В мозгу – финны мозговика. В мышцах – финны цестод, личинки трихинелл. В мышцах сердца – финны цепней. В крови обитают маля-

рийные плазмодии, пироплазмы, трипанозомы, мигрирующие личинки аскарид и трихинелл. В легких – диктиокаулюсы, мигрирующие личинки аскарид, финны эхинококка. В трубчатых костях конечностей попадают финны эхинококка и т.д.

Все они подтачивают здоровье хозяина, порой вызывая его гибель. Паразиты наносят хозяину вред: 1) механический – ранением тканей, закупоркой протоков желез, закупоркой и разрывом стенок кишечника; 2) отравлением вследствие выделения паразитами ядовитых продуктов обмена веществ; 3) отнятием пищи у хозяина; 4) заносом мигрирующими личинками бактерий во внутренние органы хозяина.

Не только паразит воздействует на своего хозяина, но и хозяин влияет на паразита. Хозяин для паразита – среда жизни. Благополучное существование паразита определяется состоянием среды внутри хозяина, к жизни в котором данный паразит приспособился. Изменить эту привычную для паразита среду, создать непригодные условия для его существования – одна из предпосылок к применению глистогонных средств.

Длительное сожительство приводит к выработке организмом хозяина внутренних защитных средств, что в ряде случаев определяет меньшую болезненность и меньшую восприимчивость к заболеванию (неполный иммунитет). Молодые организмы обычно менее устойчивы и оказываются более подходящей средой для паразитов. Наличие «своих» видов паразитов у филогенетически близких видов животных и растений показывает на приспособленность некоторых паразитов к жизни в узко определенных условиях.

Всем паразитам, особенно эндопаразитам, свойственна очень высокая плодовитость. Это приспособительная черта к выживанию вида. Она объясняется трудностью распространения эндопаразитов в пространстве, массовой гибелью яиц и личинок. У паразитов из типа простейших это достигается бесполым размножением путем шизогонии, а у многоклеточных – мощным развитием половой системы, а также партеногенетическим и иногда бесполым размножением. К этому надо добавить стойкость оболочек яиц гельминтов к воздействию разных физико-химических факторов среды.

Приспособления к расселению в пространстве выражены у паразитов по-разному: рассеивание с фекалиями или с мокротой большого количества яиц, защищенных надежными оболочками, распространение с помощью кровососущих членистоногих (насекомых, клещей), инцистирование простейших и т.п. Большое значение имеет явление смены хозяев, широко представленное в биологии эндопаразитов. В основе его лежат обычно пищевые связи хозяина промежуточного и дефинитивного. Меры борьбы с паразитами часто заключаются в разрыве цепи развития.

### **Вопросы для обсуждения**

1. *Какими прогрессивными чертами организации обладают первичнополостные черви по сравнению с плоскими червями?*
2. *Каковы особенности строения и выполняемых функций кожно-мускульного мешка нематод?*
3. *Почему нематод называют первичнополостными животными?*
4. *Чем отличаются пищеварительные системы нематод и сосальщиков?*
5. *Чем отличаются выделительные системы круглых червей и ленточных?*
6. *Каково патогенное значение аскариды для человека?*
7. *В какой системе внутренних органов паразитирует человеческая аскарида? Каков цикл развития человеческой аскариды?*
8. *На какие экологические группы можно поделить ныне существующих круглых червей? Как они называются?*
9. *Как проявляется половой диморфизм у различных видов паразитических нематод?*
10. *Каковы особенности жизненного цикла детской острицы? Как предупредить заражение детей этими гельминтами?*
11. *Каков жизненный цикл трихинеллы?*
12. *Какие меры существуют для профилактики заболеваний, связанных с гельминтозами человека и домашних животных?*

Лекция № 8

## **ЦЕЛОМИЧЕСКИЕ ЖИВОТНЫЕ. ТИП КОЛЬЧАТЫЕ ЧЕРВИ**

### **Подраздел Целомические (Coelomata)**

Среди билатеральных животных целомические обладают более высоким уровнем организации, чем нецеломические, к которым относятся низшие черви. Для всех целомических животных характерно наличие: вторичной полости тела или целома мезодермального происхождения; метамерии тела, проявляющейся в повторяемости органов и структур; развитой кровеносной системы, выполняющей дыхательную и транспортную функцию; открытой выделительной системы.

### **Надтип Трохофорные (Trochozoa)**

Трохофорные целомические животные обладают большим сходством в эмбриональном и постэмбриональном развитии. Им свойственно спиральное дробление в эмбриогенезе, преимущественно тело-

бластическая закладка мезодермы, первичность в образовании рта. При развитии с метаморфозом у первичноводных форм наблюдается образование характерной личинки – трохофоры.

### **Общая характеристика типа тип Кольчатые черви (Annelides)**

Двустороннесимметричные животные с вторичной полостью тела. Имеется кожномускульный мешок, образованный кожным эпителием и лежащими под ним слоями кольцевых и продольных гладких мышц. Нервная система состоит из парных спинных мозговых ганглиев и брюшной нервной цепочки. Есть кровеносная система. Органы выделения – метанефридии эктодермального происхождения.

Кольчатые черви отличаются от ранее описанных многоклеточных животных рядом существенных признаков, которые характеризуют их как более высокоорганизованных животных. Название «кольчатые» подчеркивает важную отличительную черту их организации. Сегментарность – метамерия тела выражается не только во внешних признаках строения этих червей, но распространяется и на их внутреннюю организацию. У кольчатых червей из сегмента в сегмент наблюдается по-разному выраженная повторяемость большинства органов: движения, дыхания, выделения, нервной системы и др.

Кольчатые черви интересны в теоретическом отношении тем, что у них признаки, свойственные целомическим животным, имеют примитивные черты, что помогает выяснить эволюционное, развитие вторичнополостных животных других типов.

Общее число видов около 12 тысяч. В природе кольчецы имеют широкое распространение. Они многочисленны в морях, обычны на дне пресноводных бассейнов. Много кольчецов (не по числу видов, а по числу особей) обитает в почве. Большинство связано с грунтом водоемов, но отдельные морские виды плавают в толще воды. Практическое значение кольчатых червей – как почвообразователей и корма различных животных, очень велико. В типе кольчатых червей объединены следующие важнейшие классы:

класс Первичные кольчецы (Archannelida);

класс Многощетинковые черви, или Полихеты (Polychaeta);

класс Малощетинковые черви, или Олигохеты (Oligochaeta);

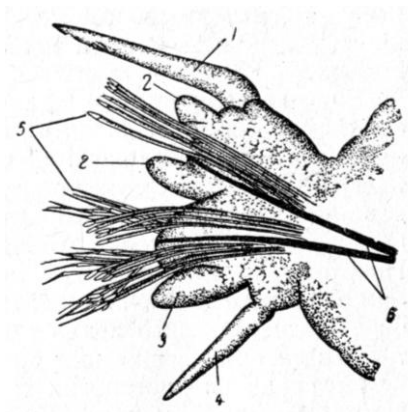
класс Пиявки (Hirudinea);

класс Эхиуриды (Echiurida) и класс Сипункулиды (Sipunculida).

Рассмотрим классы Многощетинковые, Малощетинковые и Пиявки.

### **Класс Многощетинковые черви, или Полихеты (Polychaeta)**

Многощетинковые черви – наиболее древняя группа типа кольчатых червей, давшая начало олигохетам. Поводом к наименованию



**Рис. 17. Параподии многощетинкового червя:**

1 – спинной усик, 2 – лопасти спинной части параподия (нотоподия), 3 – лопасть брюшной части параподия (невроподия), 4 – брюшной усик, 5 – щетинки, 6 – опорные щетинки.

класса послужило наличие у полихет на сегментах тела своеобразных органов движения – параподий, снабженных многочисленными щетинками (греч. поли – много, хете – волос) (рис. 17). Параподии выступают на боках тела, располагаясь несколько ближе к брюшной стороне. Каждая параподия имеет основание и две лопасти, несущие щетинки.

Как на спинной, так и на брюшной лопастях параподий сидит по одному осязательному усiku. При недоразвитии спинной лопасти параподии одноветвисты. Спинной усик нередко видоизменяется в жабру, и тогда органы дыхания приобретают метамерное – сегментарное расположение. У плавающих полихет усики на параподиях видоизменяются в пластинки и служат плавничками для плавания в толще воды.

Форма тела вытянутая, цилиндрическая. Туловище состоит из различного числа (от 5 до 800) сегментов. Передний, или предротовой, участок тела – простомииум и задний, или анальная лопасть (пигидиум), отличаются от сегментов туловища.

От олигохет отличаются хорошо выраженным головным отделом. На переднем головном сегменте имеются 1–2 пары глаз, щупальца, пальпы (усики) и обонятельные ямки. Следующий членик головы, похожий на сегменты туловища, несет по бокам несколько осязательных усиков, а на нижней стороне – рот.

Полихеты обычно раздельнополы. У отдельных видов наблюдается партеногенез. Среди полихет встречаются живородящие виды. Некоторые полихеты размножаются почкованием, в результате которого могут образовываться временные разветвленные колонии.

Развитие полихет происходит с метаморфозом. Плавающая личинка – трохофора. Характерная черта ее строения – отсутствие сегментации, наличие первичной полости тела, что косвенно указывает на историческую связь вторичнополостных червей с первичнополостными.

Полихеты населяют разные зоны морей, от мелководья до больших глубин. Из пресноводных бассейнов водятся в оз. Байкал. Большинство видов полихет связано с дном и только немногие ведут пелагический образ жизни – в толще воды. Есть черви, способные как ползать, так и плавать (группа «блуждающих»), другие живут, зарываясь в грунт, а иные сидят неподвижно в своем трубкообразном «домике», построенном из извести или органических выделений тела.

У каждой из экологических групп многощетинковых червей свои особенности организации, способы питания, защитные приспособления. Так, сидящие в домике имеют недоразвитые параподии. Их головные щупальца, сливаясь, могут образовывать крышечку, закрывающую вход в домик. Пальпы у некоторых сидячих полихет имеют перисторазветвленную форму – их называют головными жабрами. Помимо дыхания, их функцией является и добыча пищи; реснички покровов гонят воду со взвешенными в ней пищевыми частицами ко рту. Способом расселения для таких сидячих форм служит свободно-плавающая личинка.

У некоторых роющих полихет имеется «хобот» с зубцами, используемый при закапывании в грунт. Параподии у таких роющих червей не выражены. В этом случае короткие щетинки торчат из тела отдельными пучками, что характерно для роющих дождевых червей – олигохет.

Донные многощетинковые кольчатые черви, населяющие моря, также перерабатывают грунт. Морские многощетинковые кольчатые черви – обычный корм многих промысловых рыб. Жители островов Тихого океана употребляют в пищу части тела некоторых кольцецов, наполненные половыми продуктами.

Паразитические виды среди полихет редки. Часто встречается симбиотическое сожительство с другими животными: раками, губками, морскими звездами и пр.

### **Класс Малощетинковые черви, или Олигохеты (Oligochaeta)**

Олигохеты (греч. олигос – малый, хете – волос) отличаются неявно выраженным головным отделом и сходным строением сегментов тела (гомономной сегментацией). По бокам сегментов, кроме нескольких передних и заднего, имеется с каждой стороны два пучка щетинок. Число щетинок невелико. У дождевых червей их по две в каждом пучке, а всего в четырех пучках на каждом сегменте – восемь.

Обитают олигохеты в пресных водах и в почве, единично в морях. Известно более 5000 видов.

Дождевые черви – типичные представители олигохет. Длина их обычно от нескольких сантиметров до 30 см. Гигантских размеров достигают тропические дождевые черви. Число сегментов тела колеблется от 50 до 248. Близки к ним по строению и биологии энхитреиды. Подобно дождевым червям они живут в почве. Это небольшие черви беловатого цвета длиной около 1 см. Многочисленны и разнообразны водные олигохеты.

Тело олигохет покрыто тонкой кутикулой, выделенной слоем эпителиальных клеток. Среди них разбросано много одноклеточных желез, преимущественно слизистых и значительно меньше белковых.

Под кожей залегают гладкие мышцы – кольцевые и продольные. Ко времени созревания половых продуктов на теле дождевых червей в области 31–36-го сегментов на боках и спине появляется железистое утолщение покровов – поясок (рис. 18 и 19).

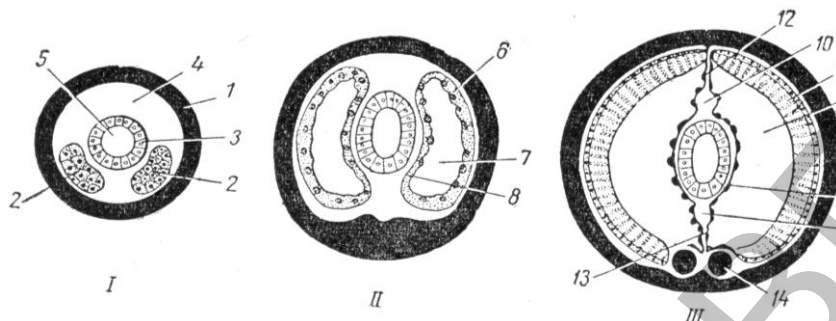


Рис. 18. Схема развития вторичной полости тела у дождевых червей:

I, II, III – последовательные стадии развития целома (поперечные срезы):

- 1 – эктодерма; 2 – мезодермальные полосы; 3 – энтодерма; 4 – первичная полость тела; 5 – кишечник; 6 – наружная стенка целомиического мешка; 7 – полость его; 8 – внутренняя стенка целомиического мешка; 9 – сформированный целом; 10 – спинной кровеносный сосуд; 11 – брюшной кровеносный сосуд; 12 – спинная брыжейка; 13 – брюшная брыжейка; 14 – ганглии брюшной нервной цепочки.

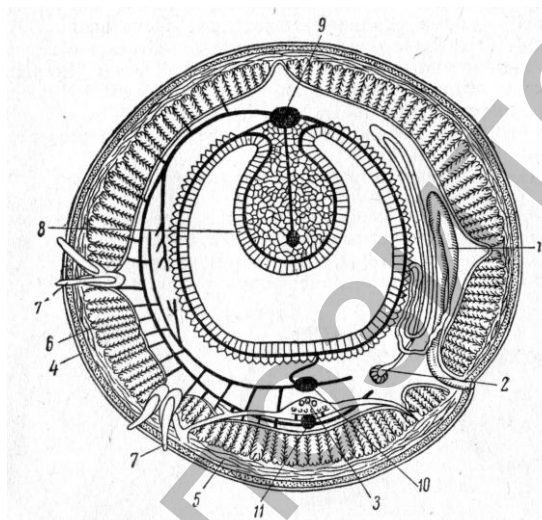


Рис. 19. Поперечный разрез тела дождевого червя:

- 1 – нефридий, 2 – воронка нефридия, 3 – нервный ствол, 4 – кожный эпителии, 5 – кольцевые мышцы, 6 – продольные мышцы, 7 – щетинки, 8 – складка кишечника (тифлосоль), 9, 10 – спинной и брюшной кровеносные сосуды, 11 – субневральный сосуд.

Вторичная полость тела хорошо развита. В перегородках между целомиическими мешками обычно имеются отверстия, через которые устанавливается связь между целомиическими полостями. В целомиической жидкости находятся амeboидные клетки, несущие фагоцитарную функцию. Они поглощают попадающие в целом инородные тела, бактерии, твердые экскреторные частицы и пр. Целом выстлан плоским мезодермальным эпителием. Внутри его находятся половые и выделительные органы.

Нервная система олигохет имеет четко видное строение; ганглии брюшной нервной цепочки и надглоточные слиты попарно (рис. 20).

Органы чувств лучше развиты у водных олигохет; многие имеют глаза, хотя и просто устроенные.

У дождевых червей глаза отсутствуют, но все же они очень чувствительны к свету. Органы осязания и химического чувства представлены многочисленными клетками, разбросанными в покровном эпителии; иногда они связаны с щетинками и кожными выростами.

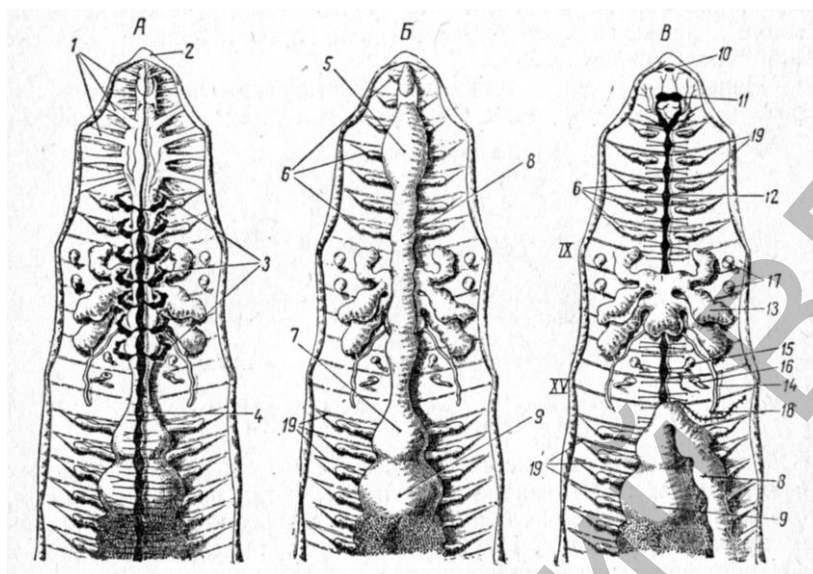


Рис. 20. Передняя треть тела дождевого червя.

А – червь с обнаженным спинным кровеносным сосудом, Б – пищеварительная система, В – половая система: 1 – связки между стенкой тела и глоткой, 2 – ротовая лопасть, 3 – боковые кольцевые сосуды (сердца), 4 – спинной кровеносный сосуд, 5 – глотка, 6 – метанефридии, 7 – зоб, 8 – пищевод, 9 – мускульный желудок, 10 – рот, 11 – надглоточные ганглии и окологлоточное нервное кольцо, 12 – брюшная нервная цепочка, 13 – семенные мешки, 14 – семяпровод, 15 – яичник, 16 – воронка яйцевода, 17 – семяприемники, 18 – отверстие семяпровода, 19 – перегородки между сегментами, IX–XV – соответствующие сегменты тела.

Имеется передняя, средняя и задняя кишка. Передний и задний отделы кишки образуются как у большинства животных путем впячивания покровов, отдельные участки их покрыты кутикулой. Передняя кишка, начинающаяся ртом, имеет ряд морфологически выраженных отделов: глотку, пищевод, зоб, мускульный желудок. Собственно пищеварительным отделом служит средняя кишка, выстланная энтодермальным эпителием.

У дождевых червей глотка имеет сверху карман. В него открываются многочисленные крупные слюнные железы. Секрет их увлажняет пищу, а содержащиеся в нем ферменты воздействуют на белки. В стенках пищевода у тех же червей расположены три пары известковых желез. Выделяемая в просвет пищевода известь нейтрализует содержащиеся в заглоченной земле гуминовые кислоты. За пищеводом у дождевых червей расположен широкий зоб, а за ним мускульный желудок. Оба отдела выстланы кутикулой. Средняя, энтодермальная кишка имеет вверху глубокую складку – тифлозоль, увеличивающую

поверхность кишки. Задняя кишка, как и у других олигохет, оканчивается заднепроходным отверстием.

Специальные органы дыхания у дождевых червей отсутствуют. Их нет и у водных олигохет, за единичным исключением. Дышат черви поверхностью тела через покровы. Слизистые железы постоянно увлажняют кожу, способствуя диффузии кислорода воздуха в капилляры кровеносных сосудов. В известной мере в смачивании покровов при подсыхании кожи участвует и целомическая жидкость, выступающая на поверхность через поры, открывающиеся вдоль спинной стороны тела.

Развитие прямое или с метаморфозом. Дождевые черви, как и все олигохеты – гермафродиты. У дождевых червей имеется одна пара яичников. Короткий яйцевод открывается в целом ресничной воронкой. Семенников две пары; они находятся внутри больших трехлопастных семенных мешков, в которых происходит накопление семенной жидкости. К семенникам подходят с каждой стороны воронки семяпроводов, отверстия которых открываются в 15-м сегменте. Отверстия яйцеводов находятся на 14-м сегменте. В 9–10 сегментах имеются парные отверстия четырех семяприемников. При спаривании черви прикладываются передними частями тела друг к другу и удерживаются с помощью железистых валиков пояска и половых щетинок, располагаясь задними концами тела в разные стороны. При этом спермии передаются взаимно из семенных мешков одной особи по семяпроводу в семяприемники другой. После этого черви расходятся.

Когда созревают яйца, выделяется слизистый поясok, охватывающий тело червя. При сбрасывании пояска через головной отдел в полость его поступают из яичников яйца и из семяприемников спермии, ранее переданные другим червем. Оплодотворение яиц происходит в пояске. Сброшенный поясok застывает с поверхности, превращаясь в кокон, в котором без метаморфоза развиваются молодые черви.

У ряда водных олигохет наблюдается бесполое размножение почкованием. Зона почкования у таких особей находится в заднем конце тела. Наблюдается иногда целая цепь из почкующихся червей.

Более высокая организация кольчатых червей проявляется и в строении нервной системы. Она представлена парными надглоточными ганглиями, которые окологлоточным нервным кольцом соединены с подглоточными узлами. От последних вдоль брюшной стороны тела тянется нервная цепочка с парными ганглиями в каждом сегменте. Все ганглии соединены между собой парными нервными комиссурами. Концентрация нервных клеток в узлы встречается и у низших червей, однако у кольчатых червей ганглиозность выражена в полной мере – это прогрессивный признак по сравнению с диффузным строением.

ем нервной системы или расположением нервных клеток в тяжах, как у первичнополостных животных.

Возникновение вторичной полости тела в процессе эволюции животных повлекло развитие кровеносной системы. Целом вытесняет первичную полость тела, которая низводится до узких щелей и каналов, впоследствии превращающихся в кровеносные сосуды. Таким образом, полость кровеносных сосудов представляет собой участки первичной полости тела. Большинство кольчатых червей имеет замкнутую кровеносную систему. Главный сосуд расположен на спинной стороне (рис. 19 и 20). Кровь приводится в движение пульсацией (сокращением) стенок некоторых сосудов и «сердец» – более мощно развитых и пульсирующих участков сосудов.

Органы дыхания – жабры, но у большинства дыхательную функцию выполняют покровы тела.

Органы выделения – метанефридии. Начальный отдел мочевых канальцев открывается в целом воронкой с ресничными клетками. Конец мочеточника обычно имеет расширение – мочевой пузырь. Как правило, метанефридии имеются в каждом сегменте по одной паре (кроме нескольких головных и заднего).

Морские и пресноводные кольчатые черви – основной корм многих промысловых рыб. Распространение водных кольчатых червей нередко отражается на миграциях рыб – они скапливаются в районах обилия червей. Степень концентрации червей на дне во многом характеризует биологическую продуктивность водоема или данной области моря.

Почвенные черви – дождевые и энхитреиды играют большую роль в образовании почвы.

Они предпочитают умеренно влажную почву. Потребности в органических веществах не одинаковы у разных видов. Очень кислых и засоленных почв черви избегают. На полях с разными сельскохозяйственными растениями количественный и видовой состав фауны дождевых червей варьирует. Зимой они проводят на глубине 2–3 м. В водоемах эти черви могут жить лишь при высоком содержании кислорода, хотя есть несколько видов – постоянных обитателей дна озер.

Земляные черви воздействуют на почву многообразно: повышают пористость почвы, способствуя проникновению воды и воздуха в ее глубинные слои, делают почву мелкозернистой, пропуская ее через кишечник, заносят перегной в глубинные слои и т.д. При наличии на 1 м<sup>2</sup> от 50 до 100 особей черви выбрасывают на поверхность от 10 до 30 т земли на 1 га в виде экскрементов, а всего перерабатывают земли до 80 т. Численность дождевых червей иногда достигает 5 млн особей на 1 га, что по весу составит 1000 кг. Еще более многочисленны энхитреиды (длина их около 1 см). Под 1 м<sup>2</sup> пахотного слоя их можно обнаружить в количестве десятков тысяч экземпляров.

Кроме этой полезной деятельности дождевые черви служат промежуточными хозяевами ряда нематод, definitive хозяева которых – свиньи и птицы.

### Класс Пиявки (Hirudinea)

Пиявки – кольчатые черви, в большинстве являющиеся эктопаразитами различных беспозвоночных и позвоночных животных (рис. 21). К хозяину прикрепляются присосками. У большинства видов присосок две – передняя и задняя. У немногих имеется только одна присоска на заднем конце тела. Наружная кольчатость кутикулы очень мелкая и не соответствует внутренней сегментации: на один внутренний сегмент приходится у разных видов пиявок от 2 до 14 наружных колец. Параподии и щетинки отсутствуют.

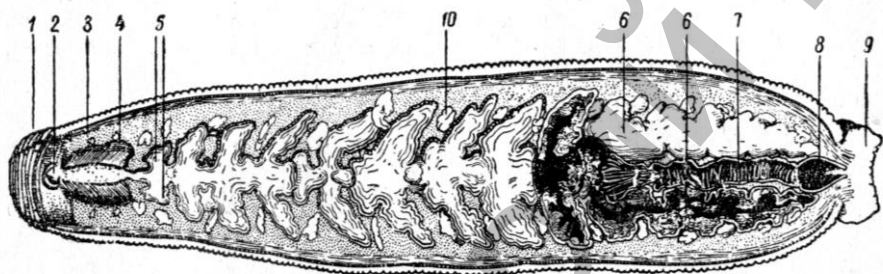


Рис. 21. Строение кишечника медицинской пиявки:

1 – головной конец, 2 – челюсть, 3 – глотка, 4 – мышцы, 5 – первая пара слепых карманов зоба, 6 – десятая пара слепых карманов, 7 – задняя кишка, 8 – прямая кишка, 9 – задняя присоска, 10 – один из метанефридиев.

Окраска тела пиявок различна и зависит от пигментных клеток, расположенных в коже. Целом у многих подвергся редукции, что отразилось и на деталях строения кровеносной системы. Тело уплощено в спинно-брюшном направлении.

Нервная система как у других кольчатых червей. Из органов чувств имеются глаза, осязательные клетки в эпителии и многочисленные чувствующие клетки, разбросанные в покровах.

Приспособительные черты к паразитизму отчетливо выражены в строении пищеварительных органов (рис. 21). Рот ведет в ротовую полость, в которой у некоторых (челюстные пиявки) имеются челюсти, отсутствующие у хоботных пиявок. Рот медицинской пиявки (*Hirudo medicinalis*) вооружен тремя челюстями с сотней зазубрин в одном ряду. Есть пиявки и без такого вооружения. За ротовой полостью следует глотка, принимающая протоки слюнных желез. У медицинской пиявки отдельные протоки этих желез открываются непосредственно в рот. Секрет, выделяемый этими железами, содержит вещество гирудин, препятствующий свертыванию крови. Глотка переходит в

объемистый зоб. У медицинской пиявки зоб имеет боковые выросты, задняя пара которых простирается по бокам от короткой кишки. Зоб вмещает запасы пищи, которых червю хватает на 2–3 месяца. Благодаря гирудину, кровь в зобу хранится в свежем виде и маленькими порциями поступает в пищеварительную часть кишечного тракта. Кишка заканчивается анусом.

Дыхание у большинства пиявок происходит всей поверхностью тела через покровы, в которых развита густая сеть капилляров. Жабры имеются лишь у немногих видов.

Органы выделения – метанефридиального типа. У медицинской пиявки 17 пар нефридиев. Пиявки – гермафродиты.

Всего описано около 400 видов пиявок. Среди пиявок выделяют два подкласса: подкласс Древние пиявки (*Archihirudinea*) и подкласс Настоящие пиявки (*Euchirudinea*). Древние или Щетонконосные пиявки сочетают признаки пиявок и олигохет.

Подкласс Настоящие пиявки делится на два отряда: отряд Хоботные и отряд Бесхоботные. Обычно они сосут кровь определенных животных. Хоботные пиявки паразитируют на рыбах, птицах, лягушках, моллюсках, ракообразных. Бесхоботные пиявки паразитируют только на позвоночных животных или хищничают.

Практический интерес представляет медицинская пиявка, используемая при лечении гипертонии. Спаривание медицинских пиявок происходит весной близ водоема в сырой земле выше уровня воды – здесь пиявки головным концом вырывают ход, где и спариваются. Крупные, по форме напоминающие желуди, коконы образуются к концу июня. Они состоят из выделяемой из рта слизистой зеленой жидкости, в которую пиявка погружает свое тело, откладывая при этом 10–16 яиц. После этого она выползает из слизистой массы и закрывает отверстие. Кокон, подсыхая, затвердевает с поверхности. Развитие пиявок в коконе длится около 5 недель. Медицинские пиявки растут медленно. Половой зрелости достигают к пяти годам, живут до 20 лет.

Паразитические пиявки наносят вред непосредственно хозяину, а также способствуют распространению инфекционных и инвазионных заболеваний (т.е. вызываемых бактериями и паразитическими животными).

### ***Вопросы для обсуждения***

1. *Какими прогрессивными чертами организации обладают полихеты в сравнении с круглыми и плоскими червями?*
2. *Каковы особенности внешнего строения полихет?*
3. *Являются ли пароподии полихет органами движения? Как они устроены и какую функцию выполняют?*
4. *Каково строение выделительной системы полихет? Отличие метанефридиев от протонефридиев.*

5. *Каковы отличительные особенности во внешнем строении олигохет и полихет?*
6. *В чем принципиальное отличие кровеносной системы олигохет от кровеносной системы полихет?*
7. *В каких сегментах располагается половая система дождевого червя? Каково строение мужской и женской половых систем?*
8. *Каковы особенности внешнего строения пиявок?*
9. *Как взаимосвязаны полость тела и кровеносная система пиявок?*
10. *Как изменяется строение пищеварительной системы в пределах класса Пиявки?*
11. *Каковы особенности размножения и развития пиявок?*

Лекция № 9

## ТИП МЯГКОТЕЛЫЕ, ИЛИ МОЛЛЮСКИ

### Общая характеристика типа Моллюски (Mollusca)

Моллюски – четко отграниченная группа беспозвоночных, насчитывающая около 130 тыс. видов. Обитатели морей, пресных вод и суши.

Моллюски – вторичнополостные животные с несегментированным телом, обычно заключенным в раковину. Покровы тела мягкие, богатые слизистыми железами.

Тело большинства моллюсков подразделяется на голову, туловище и «ногу». Характерно наличие мантии – кожной складки, подстилающей изнутри раковину. Мантия имеет разнообразные железы, секрет которых идет на построение раковины. Между телом и мантией находится мантийная полость, в которой обычно расположены органы дыхания – жабры – у видов, дышащих кислородом воды и «легкие» – у воздушнодышащих моллюсков.

Строение и биология моллюсков исключительно разнообразны в соответствии с различными условиями жизни и среды обитания.

Форма и размеры раковины моллюсков также очень разнообразны. Раковина у моллюсков трехслойная: наружный слой образован органическим веществом – конхиолином, средний – фарфоровый (известковый), внутренний – перламутровый.

Нервная система представлена несколькими парами ганглиев, рассредоточенными в разных частях тела. Это головные (церебральные) расположенные в голове над глоткой; внутренностные, или висцеральные в туловище; ножные, или pedalные, расположенные в ноге; плевроальные иннервируют в мантию и париетальные, иннервирующие жабры. Только у низших представителей типа нервная систе-

ма имеет вид тяжелой, напоминающей нервную систему первичнополостных червей.

У тех моллюсков, которые имеют обособленную голову, она несет два глаза, достигающих у некоторых (каракатица, осьминог) высокой сложности строения. На голове находятся также 1–2 пары щупалец. Из органов чувств, кроме того, имеются органы равновесия и химического чувства.

Полость тела у моллюсков смешанная: наряду с целомом сохранилась первичная полость, заполненная паренхимой и органами. Целом сильно редуцирован – от него осталась лишь окологерцевая полость или перикардий.

Кишечный тракт состоит из переднего, среднего и заднего отделов, особенности устройства которых даны ниже в характеристике классов.

Органы дыхания – жабры и легкие, представляют собой видоизмененные участки мантии. Число жаберных складок и их форма варьируют.

Кровеносная система незамкнутая. Кровь течет по сосудам, но местами разливается по лакунам – остаткам первичной полости тела. Имеется сердце. Оно состоит из одного желудочка и одного или нескольких предсердий – по числу жабр, так как каждый сосуд, несущий окисленную кровь от жабры в сердце, образует перед сердцем (желудочком) расширение, называемое предсердием.

Органы выделения метанефридиальные. Их называют «почками». Каждая почка начинается в целоме ресничной воронкой, а мочеточник обычно открывается в мантийную полость.

Моллюски в большинстве раздельнополы. Размножаются только половым путем. Половые железы развиваются в целоме. Протоки половых желез открываются в мантийную полость или роль выносящих половых продукты каналов принимают на себя мочеточники. У брюхоногих и головоногих оплодотворение внутреннее, а у двусторчатых оно совершается в мантийной полости.

Яйца откладываются у водных моллюсков кучками в воду и на подводные предметы, а у сухопутных на поверхность почвы или в почву. У части видов двусторчатых моллюсков начальное развитие яиц происходит в жабрах материнского организма. Немногие из моллюсков живородящи. У большинства морских моллюсков эмбриональное развитие заканчивается образованием трохофорной личинки парусника или велигера. У подавляющего большинства пресноводных, у всех наземных – развитие прямое.

Моллюски используются как сырье для перламутровой промышленности, как источник получения строительной извести и извести для удобрения полей. Моллюски идут и на кормление сельскохозяйственных животных. Из моллюсков получают жемчуг. В питании рыб

моллюски занимают второе место после ракообразных. Ряд видов используется в пищу человеком. Многие моллюски известны как промежуточные хозяева опасных паразитических червей (фасциолы и др.). Сверлящие моллюски-древоточцы повреждают подводные деревянные сооружения.

Благодаря наличию раковины много моллюсков сохранилось в ископаемом состоянии. На материалах ископаемых видов, морских и пресноводных, построены эволюционные ряды, свидетельствующие с большой убедительностью о развитии живой природы в течение истории Земли. В состав типа входят:

Подтип Боконервные (*Amphineura*), объединяющий класс Панцирные (*Polyplocophora*), класс Беспанцирные (*Aplacophora*);

Подтип Раковинные (*Conchifera*) объединяет класс Моноплакофоры (*Monoplacophoras*), класс Брюхоногие (*Gastropoda*), класс Двустворчатые (*Bivalvia*) и класс Головоногие (*Cephalopoda*).

Наибольшее практическое значение для человека имеют представители трех последних классов. Поэтому мы остановимся на изучении классов Брюхоногие, Двустворчатые и Головоногие.

### Класс Брюхоногие (*Gastropoda*)

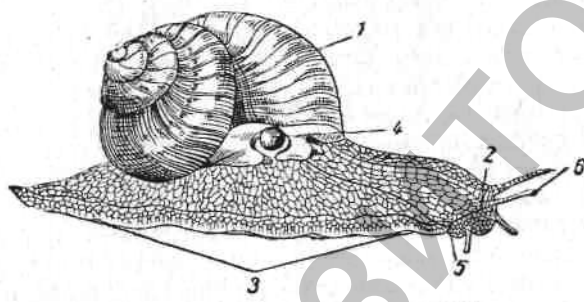


Рис. 22. Виноградная улитка:

1 – раковина, 2 – голова с двумя парами щупалец, 3 – нога, 4 – дыхательное отверстие, 5 – половое отверстие, 6 – глаза.

Брюхоногие – наиболее обширный класс моллюсков. Более 90 тысяч видов их живет в морях, другие распространены в пресных водах и на суше. Раковина сплошная, спирально-завитая (рис. 22). Только у некоторых, например слизней, наблюдается редукция раковины. У морского блюдечка она имеет вид конуса.

Симметрия тела брюхоногих спиральная; вместе с извивами раковины оказываются закрученными и внутренние органы. На переднем конце тела находится голова, несущая два глаза, одну или две пары щупалец и рот.

Обычно нога большая, мускулистая с плоской подошвой. Но в пределах класса можно видеть и всевозможные отклонения в форме ног у роющих, присасывающихся к субстрату и плавающих моллюсков. В ноге много слизистых и белковых желез.

Из органов чувств в ноге находятся органы равновесия – статоцисты и клетки кожных органов чувств.

Мантийная полость находится в нижних витках раковины и обычно смещена в правую сторону. В мантийную полость открываются заднепроходное отверстие, мочеточники и иногда половой проток. У многих водных улиток в мантийной полости расположены жабры, а у наземных и у ряда водных форм (прудовики, катушки) эта полость служит легкими (легочные моллюски).

Нервная система (рис. 23) состоит из нескольких пар ганглиев, сгруппированных в окологлоточном кольце и только внутренностная пара узлов (висцеральные ганглии) расположена далеко в глубине тела.

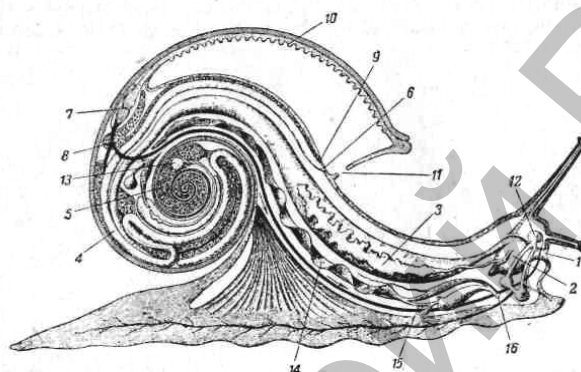


Рис. 23. Анатомия виноградной улитки (схема):

- 1 – рот, 2 – глотка, 3 – слюнные железы, 4 – кишечник, 5 – печень, 6 – анальное отверстие, 7 – сердце, 8 – почка, 9 – отверстие мочеточника, 10 – легкое, 11 – дыхательное отверстие, 12 – головной нервный узел, 13 – гермафродитная половая железа, 14 – матка, 15 – семяприемник, 16 – половое отверстие.

Органы пищеварения начинаются глоткой с челюстью (или двумя челюстями) и радулой. Последняя имеет вид пластинки с крупным зубцом и мелкими зубчиками. Строение ее очень характерно для отдельных видов. В глотку впадают слюнные железы. За глоткой расположен пищевод, а далее эктодермальные отделы сменяются энтодермальной частью кишечного тракта. В начале ее находится желудок, принимающий протоки крупной печени. Средняя кишка переходит в эктодермальную заднюю, открывающуюся анальным отверстием. У хищных брюхоногих есть хоботок, секрет их слюнных желез содержит свободную серную или аспарагиновую кислоту. Нападая на других моллюсков, эти хищники разрыхляют кислотами их раковину, после чего проникают хоботом в тело жертвы и поедают ее. Они вредят устричному хозяйству.

Органы дыхания брюхоногих – жабры или легкие. Это служит поводом к подразделению брюхоногих на «легочных» и «жаберных». Легочные брюхоногие живут как на суше, так и в пресных водоемах. Необходимость для водных легочных улиток (прудовиков, катушек и др., рис. 24) периодически подниматься на поверхность воды за воздухом обуславливает их обитание в мелководной зоне водоемов.

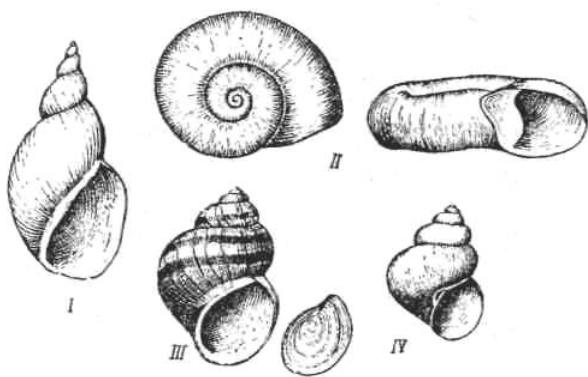


Рис. 24. Брюхоногие моллюски наших пресных вод.

I – прудовик обыкновенный, II – катушка обыкновенная, III – лужанка живородящая, IV – битиния.

Из пресноводных жаберных часто встречаются в водоемах живородящие лужанки, имеющие крупные раковины до 4 см высотой и мелкие озерные вальваты (*Valvata*) и битинии (*Bithynia*). Пресноводные жаберные имеют особую крышечку, которой запирается вход в раковину. Легочные моллюски такой защиты не имеют, а в случае пересыхания водоемчика обволакиваются слизью и так переносят временную невзгоду. Из легочных широко

распространены в озерах, прудах, реках прудовики, катушки. К легочным принадлежат и наземные моллюски: виноградная улитка, слизни и др.

Кровеносная система незамкнутая. У примитивных форм сердце состоит из одного желудочка и двух предсердий, а у большинства видов сердце двухкамерное, состоящее из желудочка и одного предсердия. Положение сердца связано с положением ктенидиев или легкого.

Морские брюхоногие моллюски в большинстве раздельнополы. Половая железа – гонада всегда непарная, от которой отходит один проток. Так, у самцов раздельнополых видов имеется семенник и семяпровод, а у самок – яичник и яйцевод. Примером гермафродитов могут служить все легочные, а из пресноводных жаберных – вальваты. Так, у виноградной улитки имеется гермафродитная железа, где развиваются мужские и женские половые клетки. От железы отходит гермафродитный проток, в который впадает белковая железа. Далее гермафродитный проток расширяется и в нем образуется два желоба: яйцевод и семяпровод. Яйцевод переходит в матку, куда впадают протоки пальчатых желез, мешок любовных стрел и проток от семяприемника. Далее матка переходит во влагалище, открывающееся женским половым отверстием. В семяпровод впадает железа – бич, выделяющая секреты. Затем семяпровод переходит в более широкий семяизвергательный канал, пронизывающий совокупительный орган (пенис), открывающийся в половой атриум. Оплодотворение внутреннее. Роль копулятивного органа играют специальные образования или выросты ноги, или даже одно из щупалец на голове. У пресноводных развитие прямое, а у морских обычно со стадией плавающей личинки.

Практическое значение брюхоногих довольно велико. Они участвуют в круговороте веществ в водоемах. Многие, обитая на дне и потребляя органические отложения, ускоряют разложение органического

вещества. Ряд видов брюхоногих идет в пищу человеку, очень многие из них служат кормом промысловых рыб и китов. Морские трубачи – источник ценного черного и розового жемчуга. «Пурпурные» улитки имеют особые железы, секрет которых дает пурпурную краску.

Прудовики и битинии – промежуточные хозяева червей трематод – паразитов домашних животных. Наибольшее значение имеет малый прудовик. Известен как промежуточный хозяин печеночного сосальщика – фасциолы, опаснейшего паразита овец и других домашних травоядных животных. Моллюск встречается местами в количестве до 900 и более экземпляров на 1 м<sup>2</sup>. Половозрелость наступает через 6–7 месяцев. На зиму уходят в глубь водоема и зарываются в грунт. Естественная зараженность прудовиков личинками фасциолы возрастает к осени. Сильно зараженные моллюски погибают. Некоторые наземные брюхоногие моллюски – промежуточные хозяева других сосальщиков.

Особенно велико значение брюхоногих как вредителей растениеводства. Около 12 видов виноградных улиток (*Helicaceae*) вредят виноградникам, огородам и садам, а отдельные виды – хлебным злакам. Виноградных улиток (*Helix pomatia*) разводят в пищевых целях, но и они при массовом размножении приносят вред, объедая почки и листья виноградной лозы.

Слизни относятся к семействам *Arionidae* и *Limacidae*. Арионы – крупные слизни без известковой пластинки на спине. Лимакиды меньших размеров имеют известковую пластинку. Тело всех слизней вытянуто. Нога хорошо развита, с уплощенной подошвой. На голове две пары щупалец – первая выполняет функцию органов осязания, вторая (верхняя) – несет глаза и служит органом обоняния и вкуса. Слизни – гермафродиты. Самооплодотворение устраняется одновременным созреванием половых продуктов (спермии созревают раньше яиц). Яйца откладываются в углублениях почвы, у корней злаков и пр. В сезон бывает несколько кладок, от 9 до 50 яиц в каждой. Молодь вылупляется дней через 15–20. Перезимовывают на стадии яйца и иногда во взрослом состоянии. Длительность жизни от года до трех лет.

Лимакиды многоядны, они вредят различным сельскохозяйственным растениям. К ним относятся слизни полевой, черный, сетчатый, большой. Наиболее вредный из них полевой слизень. Он размножается в течение почти всего лета, откладывая за год до 500 яиц. Молодь выходит из яиц через 2–3 недели, через 1,5 месяца достигает половой зрелости. Особенно вредят эти слизни всходам озимых.

Слизни известны как промежуточные хозяева ланцетовидного сосальщика, цестод – паразитов кур, и некоторых нематод овец и коз.

### **Класс Двустворчатые моллюски (*Bivalvia*)**

К классу двустворчатых относятся исключительно водные, мало-подвижные донные моллюски с двустворчатой раковиной, полностью

прикрывающей их тело. Класс насчитывает более 20 тыс. видов. Двустворчатые относятся к группе биофильтраторов. У большинства видов сильно развиты пластинчатые жабры, выполняющие не только дыхательную, но и фильтрующую функцию. Поэтому этот класс имеет еще второе название – Пластинчатожаберные (Lamellibranchia) (рис. 25). Голова редуцирована.

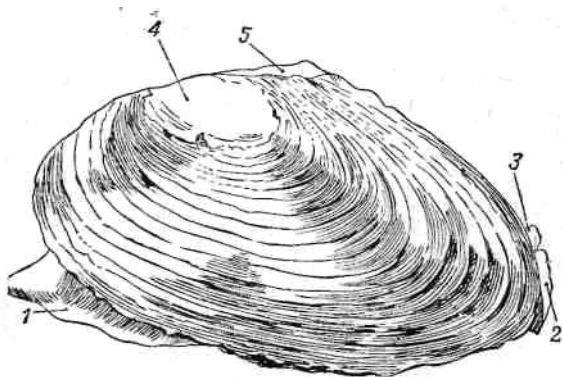


Рис. 25. Беззубка:

- 1 – нога, 2 – вводной (жаберный) сифон, 3 – выводящий (клоакальный) сифон, 4 – вершина раковины, 5 – связка.

Нога клиновидная (беззубки, перловицы и др.), у некоторых она мала (мидии) или отсутствует (устрицы, гребешки). Взрослые устрицы неподвижно лежат на грунте, а безногие гребешки могут плавать, хлопая своими тонкими легкими створками. Нога подвижных форм может высовываться из раковины и зарываться в грунт водоема, подтягивая за собой животное. Втягивание ноги в раковину происходит быстро с помощью особого мускула.

Железы ноги вырабатывают слизь, с помощью которой ряд видов прикрепляется к подводному субстрату. Так, например, моллюски дрейссена и мидия продуцируют слизь особого качества, затвердевающую в воде в виде нитей – биссусов, которыми животное очень прочно прикрепляется к подводным предметам.

У моллюсков камнеточцев железы ноги выделяют кислоту, растворяющую известь, что дает им возможность делать ходы в скалах.

Раковина изнутри выстлана мантией. Створки раковины на вершине скрепляются связкой и замком, образованным выступами – «зубами» или только упругим роговым тяжом – лигаментом. Раскрывание створок происходит без участия мускулов, вследствие упругих свойств лигамента. Напротив, закрывание их вызывается сокращением мощных мускулов. Нарастание раковины идет по внешнему краю. Неодинаковые условия жизни по сезонам года вызывают появление на поверхности раковины полос, по которым можно определять возраст животного.

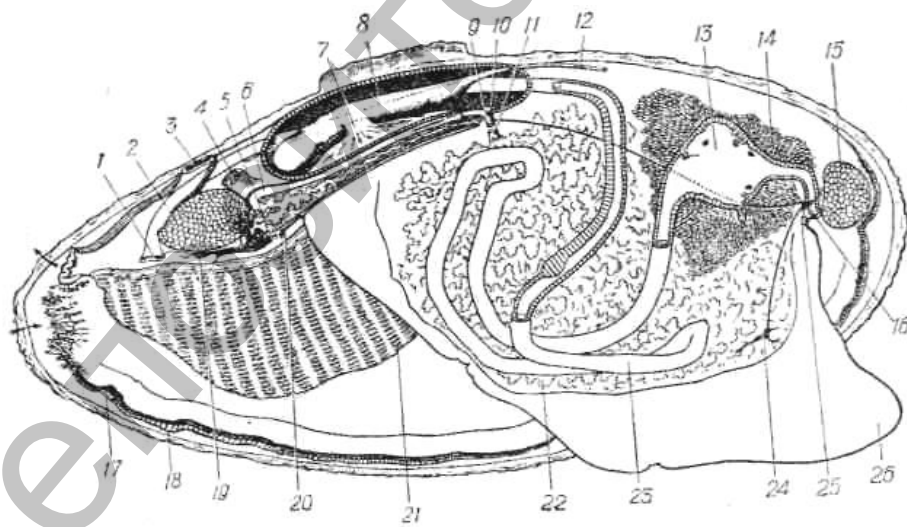
Нервная система образована тремя парами ганглиев: головными, расположенными над пищеводом, ножными, находящимися в ноге, и внутренностными, висцеральными, отодвинутыми далеко назад. Парные ганглии связаны между собой комиссурами. Нервные тяжи соединяют ножные и висцеральные ганглии с головными.

Органы чувств у двустворчатых моллюсков развиты слабо. В разных участках тела разбросаны чувствующие клетки – органы кожного чувства. На жабрах находятся осфрадии – органы химического чувства. В ноге, поблизости от ножных ганглиев, расположены орга-

ны равновесия –статоцисты, имеющие вид пузырьков с кристалликами внутри. У ряда видов имеются многочисленные глазки по краю мантии. Интересно, что у гребешков из прибрежной зоны глазки на мантии имеются, а у глубоководных видов отсутствуют.

Рот без челюстей. Короткий пищевод продолжается в мешковидный желудок, в который впадают протоки печени. Кишка образует ряд петель и, поднявшись к спинной стороне, проходит назад через околосердечную полость и желудочек сердца и открывается в клоакальный сифон. Близ рта находятся две лопасти, покрытые мерцательным эпителием. Они подгоняют пищевые частицы к ротовому отверстию, а обилие в них кровеносных сосудов указывает на их участие в газообмене. Пищей служат органические вещества или мелкие, взвешенные в воде организмы (планктон).

Органы дыхания – жабры или ктении (рис. 26). Они лежат в мантийной полости по обеим сторонам ноги и обычно имеют вид двойных пластин. Вода поступает через жаберный сифон, покрытый мерцательным эпителием, а удаляется через клоакальный сифон, находящийся над жаберным. Оба сифона расположены сзади. Образованы они мантией. У некоторых моллюсков, живущих в илистом грунте, жаберный сифон способен сильно удлиняться и забирать воду из слоев с большей концентрацией кислорода. Струя воды приносит и взвешенные в ней частицы пищи, которые прогоняются вперед ко рту движением ресничек мерцательного эпителия, покрывающего жабры.



**Рис. 26. Анатомия беззубки:**

1 – анальное отверстие, 2 – задний мускул замыкатель створок, 4 – мускул ретрактор, 5 – почка, 6 – мочеточник, 7 – предсердие, 8 – желудочек сердца, 9 – воронка нефридия (почки), 10 – отверстие мочеточника, 11 – половое отверстие, 12 – аорта, 13 – желудок, 14 – печень, 15 – передний мускул замыкатель створок, 16 – рот, 17 – створка раковины, 18 – край мантии, 19 – висцеральный нервный узел, 20–21 – жабры, 22 – половая железа, 23 – кишка, 24 – ножной нервный узел, 25 – головной нервный узел, 26 – нога.

Кровеносная система незамкнутая. Сердце состоит из желудочка и двух предсердий. Характерно, что через сердце проходит кишка. Сердце окружено целомом, который называют околосердечной полостью (перикардием).

Органы выделения в виде двух крупных почек, расположенных под перикардием. Каждая начинается в целоме (перикардиальной полости) воронкой с мерцательными клетками. Мочеточники открываются в мантийную полость у основания ноги. Целомический эпителий перикардия образует в стенках «перикардиальные железы», несущие, как и почки, экскреторную функцию.

Двустворчатые моллюски обычно раздельнополы. Гермафродитными из пресноводных являются шаровки. Половые железы парные. Протоки их открываются в мантийную полость, а иногда в мочеточники. Оплодотворение наружное, у пресноводных оно происходит в мантийной полости, куда спермии проникают вместе с водой через жаберный сифон.

Развитие яиц у пресноводных видов происходит в жабрах. Все морские двустворчатые моллюски развиваются с метаморфозом. Обычная их личинка парусник весьма сходна с личинками кольчатых червей не только прозрачностью тела и органами движения в виде ресничных шнуров, но и внутренним строением: наличием первичной полости тела, отсутствием сегментации и другими чертами.

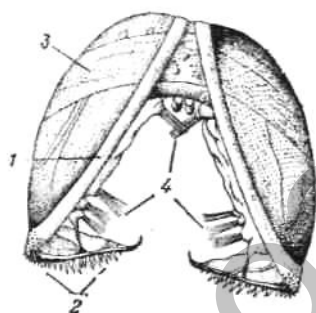


Рис. 27. Глохидий:  
1 – створки, 2 – ее зубцы, 3 – мускул замыкатель, 4 – органы чувств (щетинки).

У беззубки и перловицы личинка особого строения – глохидий (рис. 27). Глохидий микроскопических размеров с двустворчатой раковиной.

Створки раковины с зазубренными шипами по краям служат для закрепления личинки на теле хозяина. Глохидий формируются осенью и всю зиму проводят в жабрах материнского организма. Весной они покидают тело матери и укрепляются на жабрах рыб. Ткани хозяина обрастают глохидием, и они переходят на положение эктопаразита, питаясь осмотически соками хозяина. Жизнь на жабрах рыб длится 2–3 месяца. Затем моллюски переходят к свободному существованию на дне водоемов. Личинку глохидия имеют и немногие морские виды. У пресноводных шаровок и горошин развитие без личиночной стадии.

Значение двустворчатых моллюсков для хозяйства человека весьма велико.

Человек использует для своего питания ряд видов этих мягкотелых и, прежде всего, устриц. Их мясо по калорийности не уступает

мясу рыб и богато витаминами. Мировой промысел устриц дает свыше 1,6 млн ц. Взрослые устрицы лежат неподвижно на мелководных участках – устричных банках, где и вылавливаются. В пищу человеком употребляются и другие моллюски. В животноводстве успешно используются на корм свиньям и птице мидии. 25% веса мидии составляет мясо, 30% – соки, 45% – створки. В мясе содержится 11,8% белка и 2,5% жира при большом количестве солей кальция, фосфора и железа.

Для кормления сельскохозяйственных животных пригодны и наши пресноводные двустворчатые моллюски – беззубки, перловицы. Раковины их служат сырьем для перламутровой промышленности. Отходы раковин после обжига дают известковую муку.

Жемчуг образуется рядом видов двустворчатых моллюсков. Особенно славится жемчуг морской жемчужницы, обитающей в тропических и субтропических морях, где существует ее промысел. Жемчуг (правда, более мелкий) дают также речные жемчужницы (*Margaritana*). Жемчуг в моллюсках образуется в результате отложения слоев перламутра вокруг какого-либо инородного тельца (песчинка и др.), попавшего под мантию – это защитная реакция животного.

К двустворчатым моллюскам, приносящим вред, в первую очередь надо отнести корабельное точило (*Toredo navalis*), встречающееся в Черном и Японском морях. Этот моллюск приносит вред деревянным сооружениям и судам.

Косвенно вредят дрейссены, которые в массах скопляются на плотинах, шлюзах, защитных решетках гидротехнических сооружений.

### **Класс Головоногие (Cephalopoda)**

Головоногие – самые высокоорганизованные моллюски. За совершенство их приспособлений к жизни в морской воде и сложность поведение их справедливо называют «приматами» моря. Это в основном крупные хищные морские животные, способные активно плавать в толще воды. К современным головоногим относится около 700 видов. Это билатеральносимметричные животные с четко выраженной головой и туловищем.

Нога превращена в щупальца или «руки», которые смещены на голову и окружают рот. У входа в мантийную полость находится воронка – видоизмененная часть ноги. В мантийной полости расположены 2 или 4 ктенидии (жабры). У четырехжаберных имеется наружная раковина, у двужаберных она редуцирована.

Щупалец может быть много, либо 8 или 10. На щупальцах имеются присоски. По бокам головы пара больших глаз. Туловище одето мантией. На брюшной стороне мантия отделена от туловища мантийной полостью. С внешней средой мантийная полость снабжается щелью. На брюшной стороне туловища имеется воронка в виде кониче-

ской трубки. Воронка необходима для выбрасывания воды из мантийной полости (движение).

Ритмическое сокращение мантии и выталкивание воды служат также для выполнения дыхательного акта – смены воды вокруг ктенидиев.

Кожа головоногих состоит из однослойного эпителия, подостланного соединительной тканью. В коже много пигментных клеток или хроматофоров, которые контролируются нервной системой. В связи с этим головоногие моллюски могут быстро менять окраску.

У высших головоногих есть внутренний хрящевой скелет, хорошо развитый вокруг головного скопления нервных ганглиев.

Глотка снабжена роговыми челюстями в виде клюва. Секрет слюнных желез ядовитый. В мешковидный мускулистый желудок впадают протоки печени. В заднюю кишку перед анальным отверстием впадает проток чернильной железы или чернильного мешка. Секрет железы через анальное отверстие попадает в воду и образует темное облако, скрывающее моллюска от врагов.

Выделительная система представлена двумя или четырьмя почками, открывается в перикардий.

Кровеносная система содержит сердце с одним желудочком и 2 или 4 предсердиями. Количество предсердий соответствует числу жабр.

Нервная система у двужаберных очень сложная, образуется окологлоточная масса, защищенная хрящевой капсулой. Педальный ганглий иннервирующий ногу, у головоногих разделен на два: ганглий щупалец и ганглий воронки. Это доказывает то, что руки и воронки представляют собой видоизмененную ногу.

Органы чувств у четырехжаберных примитивны. Они представленыстатоцистами, осфрадиями (химическое чувство) и глазными ямками. У двужаберных вместо осфрадиев обонятельные ямки и пара крупных глаз. Последние по сложности строения не уступают глазам млекопитающих. Им свойственна аккомодация, они могут приспосабливаться к освещению разной силы. У глубоководных видов в коже имеются особые органы свечения.

Головоногие – раздельнополые животные. У некоторых видов хорошо выражен половой диморфизм. Половая железа и половые протоки непарные. У самцов семяпровод переходит в сперматофорную сумку, где сперматозоиды склеиваются в сперматофоры. Половое щупальце головоногих называется гектокотиль. У самок головоногих имеются особые нидаментальные железы, впадающие в яйцевод и выделяющие оболочку вокруг яйца. Яйца откладываются на дне, у некоторых видов наблюдается забота о потомстве. Осьминоги охраняют кладку яиц, развитие прямое, без метаморфоза (рис. 28).

Современные головоногие относятся к двум подклассам:

1. Наутилиды (Nautiloidea);

## 2. Колеоидеи (Coleoidea).

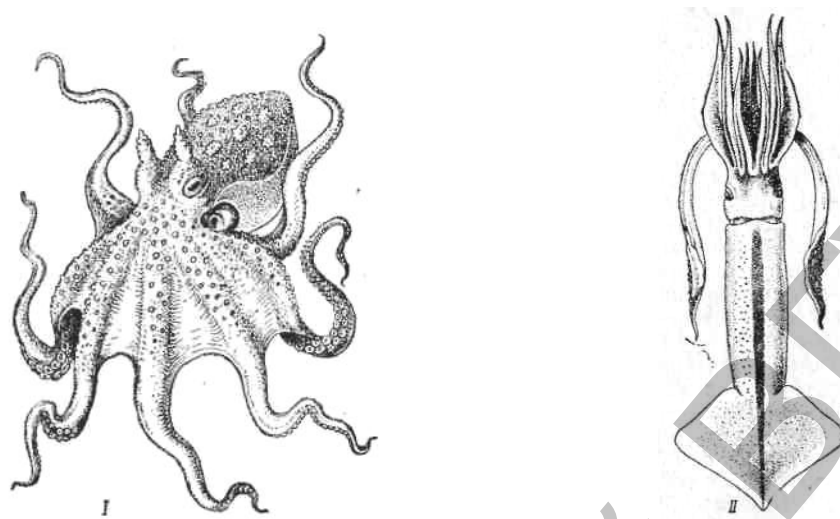


Рис. 28. Осьминог (I) и кальмар (II).

Наутилиды представлены одним родом *Nautilus*. Ареал распространения ограничен тропическими областями Индийского и Тихого океанов. Это древняя группа, известная с кембрия.

Колеоидеи – жесткокожие моллюски, лишены раковины. У всех только два ктенидия, две почки и два предсердия. К ним относятся каракатицы, кальмары, осьминоги. У каракатиц, кальмаров (и ископаемых белемнитов) редуцированная раковина лежит внутри тела. У осьминогов раковины нет. Головоногих промышленно используют в пищевых целях. В Китае используются также как сырье для изготовления китайской туши и краски сепии.

### Заключение

Моллюски – вторичнополостные животные, им свойственны характерные черты строения целомических животных: ганглиозная нервная система, органы выделения метанефридиальные, наличие целома и кровеносной системы. Особенность моллюсков, отличающая их от других целомических животных, – отсутствие сегментации. Однако сходство начальных стадий дробления яиц моллюсков и кольчатых червей, сходство в строении личинок тех и других животных и общие черты, рассмотренные выше в организации взрослых, сближают моллюсков с вторичнополостными червями. Весьма вероятно, что моллюски и вторичнополостные черви имели общих предков.

### Вопросы для обсуждения

1. Какими двумя типами по направлению закручивания спирали обладают брюхоногие со спиральными раковинами?

2. На какие части подразделяется тело брюхоногих моллюсков, и какие функции присущи каждой из них?
3. Каковы строение и функции брюхоногих моллюсков? Каково расположение печени, и в какой участок пищеварительной системы открываются ее протоки?
4. Перечислите особенности строения и расположения нервных ганглиев брюхоногих моллюсков.
5. Чем представлена вторичная полость тела брюхоногих моллюсков, и с какими системами органов она непосредственно связана?
6. В чем сходство и отличия раковин беззубки и перловицы?
7. Чем и как питаются двусторчатые моллюски?
8. Каков механизм, обеспечивающий поступление воды в жаберную полость?
9. Где располагается, и какое строение имеет сердце беззубки?
10. Чем представлена выделительная система пластинчатожабренных, каковы ее строение и расположение?

Лекция № 10

## **ТИП ЧЛЕНИСТОНОГИЕ. ПОДТИП ЖАБРОДЫШАЩИЕ. КЛАСС РАКООБРАЗНЫЕ.**

### **Общая характеристика типа Членистоногие (Arthropoda)**

Членистоногие – двустороннесимметричные животные с сегментированным телом и членистыми конечностями. Полость тела смешанная. Тело покрыто плотной хитиновой кутикулой, служащей и наружным скелетом. Центральная нервная система сходна с таковой кольчатых червей. Она состоит из парных надглоточных ганглиев, окологлоточного нервного кольца и цепи нервных узлов (обычно парных), расположенных в отдельных члениках и соединенных продольными комиссурами. Органы дыхания – жабры, «легкие» и трахеи. Кровеносная система незамкнутая. Главный сосуд с сердцами расположен на спинной стороне. Органами выделения служат либо видоизмененные метанефридии, либо специфические образования – мальпигиевы трубочки.

Членистоногие – наиболее многочисленный и разнообразный тип животных. В настоящее время известно более 1 млн видов членистоногих. Они встречаются во всех областях суши и моря земного шара, населяя самые различные места обитания. Большинство свободноживущие, но есть экто- и эндопаразиты, как растений, так и животных.

Значение членистоногих для хозяйства человека и его благосостояния огромно. Некоторые – причина серьезных заболеваний людей

и сельскохозяйственных животных. Отдельные виды клещей вызывают чесотку и другие кожные болезни. Личинки оводов паразитируют в теле животных. Многие кровососущие насекомые и клещи переносят возбудителей разных опасных болезней. Некоторые членистоногие – промежуточные хозяева паразитов.

Очень многие членистоногие (особенно из насекомых) – злейшие враги сельского хозяйства, уничтожающие культурные растения или снижающие их урожайность.

Но среди членистоногих также много видов, приносящих человеку большую пользу. Гусеницы тутового и других шелкопрядов дают шелковое волокно, служащее сырьем для шелковой промышленности. Пчелы производят мед и воск. Ракообразные служат пищей человеку и имеют большое пищевое значение для водных промысловых животных. Среди насекомых немало хищных и паразитических форм, уничтожающих различных вредителей сельскохозяйственных растений. Опыление многих сельскохозяйственных растений производится пчелами, шмелями и другими насекомыми. Членистоногие уничтожают трупы животных, навоз и гниющие органические вещества.

Широкое распространение членистоногих связано с наличием в их организации многих прогрессивных черт. Это одна из наиболее высокоорганизованных групп беспозвоночных животных.

Форма тела членистоногих очень разнообразна. Тело состоит из ряда следующих друг за другом сегментов. У некоторых членистоногих (например, многоножек) членики тела весьма сходны, у других же сегменты различных частей тела имеют резкие отличия. Помимо слияния передних сегментов с образованием головы, наблюдается слияние сегментов и других отделов тела. Так, у пауков членики их тела сливаются в нерасчлененные головогрудь и брюшко, а у большинства клещей сегментация тела совсем не выражена.

Покровы членистоногих представляет гиподерма, образованная однослойным эпителием; клетки гиподермы выделяют на наружной поверхности кутикулу, характерной составной частью которой служит особое прочное и химически стойкое вещество – хитин. У некоторых членистоногих (например, у высших раков) он пропитан углекислой известью.

На сегментах тела и конечностях хитиновый покров заметно утолщается, а в местах их соединения остается тонким и гибким; это способствует подвижности животного. Хитиновый покров препятствует увеличению размеров тела, поэтому их изменение происходит в период линьки, когда старый хитин сбрасывается.

Прочный и твердый покров членистоногих не только защищает животное от неблагоприятных воздействий внешней среды, но и служит ему наружным скелетом, к которому прикрепляются пучки мускулов.

Кожно-мускульного мешка, столь характерного для червей, у членистоногих (кроме некоторых примитивных форм) нет. Мускулатура представлена сложными системами пучков мышечных волокон, прикрепляющихся к наружному скелету.

Мышечная ткань членистоногих поперечнополосатая, в отличие от гладкой мускулатуры червей. Членистые конечности – важная прогрессивная особенность типа членистоногих.

У наиболее примитивных форм каждый членик тела несет по одной паре членистых конечностей. У многих более высоко организованных представителей этого типа конечности на отдельных сегментах тела атрофируются или превращаются в различные специфические органы (ротовые органы, паутинные бородавки и др.).

Полость тела членистоногих претерпевает сложное развитие. В эмбриональном периоде сначала по бокам первичного кишечника образуются выросты мезодермы с полостями внутри, но позднее стенки этих выростов нарушаются и вторичная полость тела сливается с остатками первичной.

Нервная система членистоногих во многом сходна с таковой кольчатых червей. Над глоткой в голове размещается крупный парный надглоточный нервный узел – «головной мозг». От него отходят два нервных тяжа, окружающие глотку и соединяющиеся под ней с парой подглоточных узлов, от которой начинается брюшная нервная цепочка. Последняя складывается из расположенных в каждом сегменте парных ганглиев и связывающих их нервных стволов. От ганглиев отходят нервы к различным органам.

У тех членистоногих, сегменты тела которых слились, обычно сливаются и расположенные в них нервные узлы.

Органы чувств членистоногих нередко отличаются сложным строением. У большинства имеются глаза – либо простые, либо сложные, либо и те и другие. Простые глаза имеют вид бокалов, устье которых закрыто хрусталиком, а дно выстлано светочувствительными клетками, к которым подходит нерв. Роль простых глаз в зрении насекомых еще не ясна. Сложные глаза позволяют животному различать очертания предметов и их окраску. Они состоят из множества отдельных глазков – омматидиев, которые имеют цилиндрическую или коническую форму. Наружную часть омматидия составляет прозрачная роговица, под которой лежит хрустальный конус, преломляющий пучок света. С боков омматидии одеты пигментными клетками, а в нижней части их расположены светочувствительные клеточные образования. У членистоногих имеются органы осязания и обоняния разного строения.

Органы пищеварения начинаются расположенным на голове ртом, у отверстия которого находятся видоизмененные конечности – ротовые органы, помогающие в добывании, размельчении и заглатывании пищи.

Форма и строение этих органов очень разнообразны. Пищеварительный канал, заканчивающийся заднепроходным отверстием, распадается на передний, средний и задний отделы. Передний и задний отделы образуются из эктодермы и покрыты изнутри хитином. Переваривание пищи в основном происходит в средней части кишечного тракта. Средний отдел кишечника имеет различные выросты (печеночные, «пилорические»), увеличивающие поверхность пищеварительного отдела.

Органы дыхания водных членистоногих обычно имеют вид жабр – это выросты тела различной формы, через тонкие покровы которых происходит обмен газов. У сухопутных дыхание осуществляется либо в «легких», либо через стенки трахей. Легкие членистоногих обычно представляют собой открывающиеся наружу тонкостенные мешки, внутри которых расположены многочисленные тонкие листки, через покровы которых и происходит газообмен. Трахеи – это система ветвящихся трубочек, открывающихся наружу рядом отверстий – дыхалец. Конечные разветвления трахей проникают во все органы животного, принося к тканям воздух. У некоторых мелких членистоногих дыхание происходит осмотически через кожу.

Кровеносная система членистоногих, в связи со смешанной полостью тела, незамкнутая. От пульсирующего сердца, расположенного на спине животного, отходят к различным частям тела кровеносные сосуды, но обратный ток крови к сердцу проходит не по сосудам, а по лакунам – промежуткам между органами. У некоторых форм членистоногих кровеносная система отсутствует или представлена лишь сердцем. Кровь членистоногих различного цвета, обычно бесцветная.

Органы выделения наземных членистоногих чаще всего представлены мальпигиевыми сосудами – слепыми отростками кишечника. Через тонкие стенки этих сосудов происходит фильтрация излишка воды и удаление продуктов распада. У ракообразных органами выделения служат несколько видоизмененные метанефридии, расположенные в головном отделе тела.

В обмене веществ многих членистоногих значительную роль играет жировое тело, лежащее в полости тела. Оно образовано скоплением клеток, в плазме которых при обильном питании животного образуются капельки жира, служащего запасным энергетическим веществом. В клетках жирового тела в течение жизни животного постепенно накапливаются и отложения мочевой кислоты, что указывает на то, что они выполняют и экскреторную функцию.

подавляющее большинство членистоногих раздельнополы; лишь некоторые паразитические и сидячие формы гермафродиты. У отдельных видов насекомых наблюдается чередование поколений: ряда партеногенетических и полового. (При партеногенетическом размножении особи развиваются из неоплодотворенных яиц.)

У многих членистоногих наблюдается половой диморфизм. У самок имеются парные (иногда сливающиеся в один) яичники, отходящие от них яйцеводы, влагалище и семяприемник, куда поступает семя самца при спаривании. Половые органы самцов обычно состоят из парных семенников, двух семяпроводов, предстательной железы (дающей жидкий секрет, разбавляющий и активирующий сперму) и копулятивного органа. Оплодотворение яиц происходит вне тела самки или в ее половых органах.

Развитие членистоногих происходит с рядом сложных превращений (метаморфоз) или прямым путем. При развитии с метаморфозом животное проходит ряд личиночных стадий. При прямом развитии из яйца выходит животное, в основных чертах уже сходное с взрослой особью.

Нет сомнения, что членистоногие произошли от кольчатых червей. Это доказывается наличием многих общих для этих двух типов животных черт строения. К аннелидным чертам (чертам кольчатых червей) в строении членистоногих относятся: наличие вторичной полости тела, нервной системы в виде брюшной нервной цепочки, кровеносной системы с главным спинным сосудом (по которому у тех и других кровь течет от заднего конца тела к переднему), наличие конечностей, которые у исконно водных членистоногих (ракообразных) сохранили двуветвистое строение, подобное двуветвистым параподиям кольчецов, и расположены на всех сегментах тела (кроме последнего), как и параподии на теле кольчатых червей. Органы выделения – метанефридии у ракообразных и у личинок ряда паукообразных.

Подобное сходство нельзя признать случайным – это яркое свидетельство близкого родства членистоногих с кольчатыми червями.

Тип членистоногих объединяет четыре подтипа и ряд классов:

подтип Трилабитообразные (Trilobitomorpha);

класс Трилобиты (Trilobita);

подтип Жабродышащие (Branchiata);

класс Ракообразные (Crustacea);

подтип Хелицеровые (Chelicerata);

класс Паукообразные (Arachnida) и др.;

подтип Трахейнодышащие (Tracheata);

класс Первичнотрахейные (Ptotracheata);

надкласс Многоножки (Myriopoda);

надкласс Шестиногие (Hexapoda).

Подтип Трилабитообразные включает в себя примитивную вымершую группу морских животных. Поэтому, мы продолжим изучение подтипов: жабродышащие, хелицеровые, трахейнодышащие, имеющие большое хозяйственное значение для человека.

## ПОДТИП ЖАБРОДЫШАЩИЕ (BRANCHIATA)

### Класс Ракообразные (Crustacea)

В классе ракообразных объединены водные (за единичными исключениями) жабродышащие членистоногие. Голова несет две пары антенн. Конечности, как правило, двуветвистые. Органами выделения служат видоизмененные метанефридии. Развитие обычно с метаморфозом.

Число видов ракообразных около 40 тыс. Ракообразные населяют водоемы самых различных типов – от небольших луж до океанов, где они живут на разных глубинах. Немногие, как например мокрицы, обитают на суше.

Размеры и форма тела ракообразных очень разнообразны. В класс входят и едва видимые глазом рачки циклопы и гигантские крабы и омары.

Голова, грудь и брюшко ракообразных состоят из ряда сегментов, число которых для высших ракообразных постоянно, а у разных групп низших раков варьирует в значительных пределах.

Голова у большинства форм образована пятью слившимися воедино члениками, о чем свидетельствуют имеющиеся на ней пять пар членистых придатков. 1-я и 2-я из них представлена антеннами (усиками), а три остальные – челюстями.

Членики груди часто сливаются. Иногда все членики головы и часть или все членики груди соединяются в общий отдел тела – головогрудь. У высших десятиногих раков (речные раки, омары, крабы и др.) хитиновый панцирь (карапакс) покрывает сверху головогрудные сегменты, а его боковые складки защищают жабры. Каждый грудной сегмент несет пару членистых конечностей, размер и строение которых отражают выполняемую ими функцию.

Членики брюшка у высших раков несут плавательные ноги. У низших ракообразных на брюшке конечности редуцированы. Конечности раков отличаются исключительным разнообразием формы и строения и выполняют разнообразные функции. Основная форма их – двуветвистая. Состоит такая конечность из основной части – протоподита, несущего две ветви: наружную – экзоподит и внутреннюю – эндоподит. Такое строение ног ракообразных напоминает строение пароподий кольчатых червей, которые также имеют основную часть со спинными и брюшными лопастями. Но если пароподии кольчатых червей не расчленены, то конечности раков состоят из ряда члеников. При наличии твердых покровов расчлененность конечностей обеспечивает подвижность, маневренность.

Покровы многих ракообразных отличаются большой толщиной. Хитиновый покров высших раков содержит углекислую известь, что придает ему большую прочность. Обычно от хитинового покрова

внутри тела ракообразных отходят отростки, к которым прикрепляются поперечнополосатые мышцы.

Нервная система имеет вид брюшной цепочки, но раки, у которых произошло объединение сегментов тела, имеют слившиеся нервные узлы. Так, у крабов, у которых брюшко укорочено, а членики груди слились – брюшная нервная цепочка превратилась в единый мощный грудной ганглий.

К органам чувств относятся простые и сложные глаза, органы равновесия, осязания – в виде хитиновых волосков на антеннах и конечностях, и органы химического чувства. Последние преимущественно близ рта.

Пищеварительный канал (рис. 29) ракообразных имеет передний, средний и задний отделы. Передний отдел пищеварительного тракта иногда, например, у речных раков, образует расширение – «жевательный желудок», стенки которого выстланы хитином и несут сильные хитиновые «зубы», участвующие в размельчении пищи. Большую роль в переваривании и всасывании пищи играет печень.

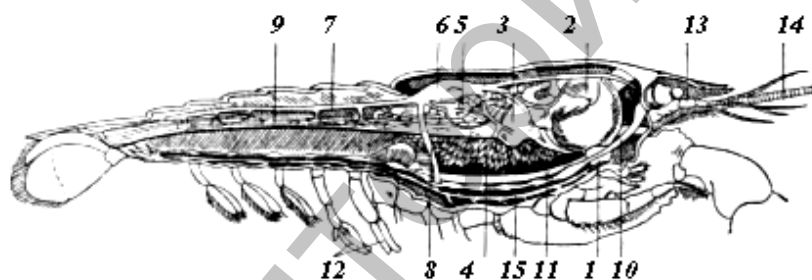


Рис. 29. Продольный разрез речного рака:

1 – пищевод, 2 – кардиальный отдел желудка, 3 – его пилорический отдел, 4 – пищеварительная железа (печень), 5 – семенник, 6 – сердце, 7 – брюшная артерия, 8 – грудная артерия, 9 – задняя кишка, 10 – окологлоточное нервное кольцо, 11 – хитиновый внутренний скелет, 12 – копулятивные ножки самца, 13 – первая пара антенн (антеннулы), 14 – вторая пара антенн, 15 – артерия брюшной стороны.

Органами дыхания служат жабры. Они расположены у основания ног. Некоторые мелкие низшие ракообразные (например, циклопы) жабр не имеют; у них дыхание осуществляется через покровы. У перешедших к жизни на суше рачков-мокриц жабры исчезли, а кислород воздуха доставляется по системе воздухоносных трубочек, имеющих в брюшных ножках.

Кровеносная система представлена главным спинным сосудом, имеющим расширения – одно или несколько сердец. В каждом сердце по обеим сторонам находятся отверстия, через которые в сердце поступает окисленная кровь, направляющаяся от жабр. Система клапанов обуславливает в типичном случае движение крови только вперед.

От сердца, а при цепочке сердец от переднего, отходят сосуды, из которых кровь выливается в лакуны и омывает внутренние органы. У некоторых из низших раков кровеносная система представлена только сердцем или совсем отсутствует (циклопы).

Органы выделения – железы метанефридиальной природы. Они расположены в головном отделе, а их протоки открываются наружу в основании антенн (антеннальные железы высших раков) или у основания второй пары нижних челюстей – максилл (максиллярные железы низших раков).

Ракообразные за единичным исключением раздельнополы. Гермафродитизм встречается как исключение, например, у сидячих морских желудей (*Balanus*) и у паразитического рачка саккулины (*Sacculina*). В обоих примерах гермафродитизм связан с образом жизни животных. У многих ракообразных выражен половой диморфизм.

Развитие ракообразных происходит с метаморфозом, реже прямое, без стадии личинки. У многих ракообразных из яйца выходит личинка – науплиус. Следующая стадия развития – метанауплиус. У высших раков (креветки) из яйца выходит науплиус, который развивается в метанауплиус, потом появляется особая личиночная стадия – зоеа, характерная для высших раков. За стадией зоеа следует мизидная стадия. У многих крабов из яйца сразу выходит личинка зоеа. У речного рака развитие прямое. Женские половые отверстия находятся на шестом грудной сегменте у основания третьей пары ходильных ног, а мужские на восьмом грудной сегменте у основания пятой пары ходильных ног. У самцов рака 1–2 пары брюшных ног превращены в копулятивные трубочки. Класс ракообразных включает пять подклассов:

- подкласс Жаброногие (*Branchiopoda*);
- подкласс Цефалокариды (*Cephalocarida*);
- подкласс Максиллоподы (*Maxillopoda*);
- подкласс Ракушковые (*Ostracoda*);
- подкласс Высшие раки (*Malacostraca*).

### **Подкласс Жаброногие (*Branchiopoda*)**

Самые примитивные ракообразные с гомономной сегментацией тела. У жаброногих сложные глаза и непарный науплиусов глазок. Листовидные грудные конечности выполняют функцию движения, дыхания и захвата пищи. Брюшной отдел без конечностей заканчивается фуркой – вилочкой. Почки максиллярные. Развитие с метаморфозом с образованием личинок: науплиуса и метанауплиуса. К подклассу жаброногих относится два отряда: отряд Жаброногие (*Anostraca*) и отряд Листоногие (*Phyllopoda*).

Отряд Жаброногие (*Anostraca*). Жаброногие раки без панциря – карапакса. Грудной отдел состоит из 11–19 гомономных сегментов.

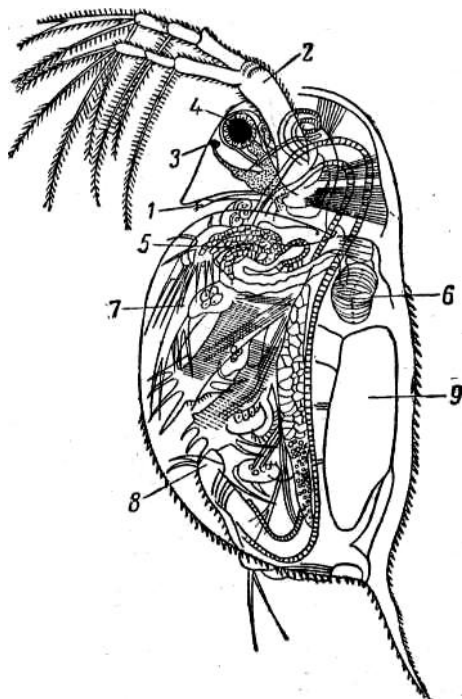


Рис. 30. Дафния:

- 1 – антеннула, 2 – антенна,  
3 – глаз простой, 4 – глаз  
сложный, 5 – выделительная  
железа, 6 – сердце, 7 – груд-  
ные ножки, 8 – вилочка,  
9 – выводковая камера под ра-  
ковиной.

Брюшко узкое, состоит из 8 сегментов и тельсона с вилочкой. Личинка науплиус. В пресных водоемах часто встречаются жаброногие *Branchipus*, в крепкосолёных и слабосолёных водоемах встречаются рачки рода *Artemia* (рис. 30).

Отряд Листоногие (*Phyllopoda*) включает подотряд Щитни (*Notostraca*) и подотряд Ветвистоусые (*Cladocera*). Известно около 400 видов ветвистоусых. Наиболее часто встречаются в пресных водоемах ветвистоусые рачки рода *Daphnia*.

Большое скопление их летом связано, в частности, с интенсивным партеногенетическим размножением и быстрым созреванием.

Развитие яиц у них происходит в выводковой камере матери без личиночной стадии. Летом из партеногенетических яиц выходят только самки. Все это обеспечивает выживание вида. Самцы появляются обычно к осени. Перезимовывают рачки на стадии оплодотворенных покоящихся яиц. У дафний в процессе развития проявляется еще одно интересное явление – цикломорфоз. Это сезонная модификационная изменчивость партеногенетических поколений. Самки весеннего и осеннего поколения более мелкие, чем летнего поколения. Они также различаются пропорциями тела, развитием шипов, щетинок.

Ветвистоусые рачки составляют значительную, нередко основную часть планктона пресных водоемов. Служат пищей малькам и планктоноядным рыбам.

### Подкласс Цефалокариды (*Cephlocarida*)

Описаны в 1957 году американским ученым Сандерсом. Цефалокариды – мелкие рачки до 3 мм, обитающие в морском иле. По строению головы они занимают промежуточное положение между жаброногами и другими ракообразными. Грудной отдел с гомономной сегментацией и однотипными конечностями. Примитивной особенностью цефалокарид следует считать примитивное положение антенн, расположенных позади рта. Передние грудные ноги еще не обособлены в ногочелюсти.

### Подкласс Максиллоподы (Maxillopoda)

У максиллопод голова сливается с первым грудным сегментом, образуя головогрудь. Грудной отдел состоит из 6 сегментов, а грудные ножки служат только для плавания. Отсутствуют жабры и брюшные ножки. Максиллы представляют цедильный аппарат, мандибулы массивные. Живут в морях и пресных водах, некоторые ведут паразитический образ жизни. Основные отряды: отряд Веслоногие (Copepoda), отряд Усоногие (Cirripedia), отряд Карпоеды (Brachiura).

### Подкласс Ракушковые ракообразные (Ostracoda)

Это специализированная группа морских и пресноводных рачков. В связи с развитием раковины у них сильно видоизменено внешнее строение тела. У них утрачена сегментация тела, на голове непарный науплиальный глаз. Мандибулы хорошо развиты. На грудном отделе только две пары ходильных ножек. Жабер и кровеносной системы нет, дыхание кожное. Питаются ракушковые рачки водорослями и мелкими органическими остатками, встречаются среди них и хищники. Известно около 2000 видов.

### Подкласс Высшие раки (Malacostraca)

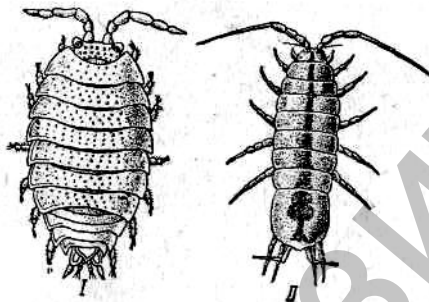


Рис. 31. Равноногие раки.  
I – мокрица, II – водяной ослик.

Высшие раки характеризуются постоянством сегментарного состава тела: голова состоит из акрона и четырех сегментов, грудь – из восьми, а брюшко из 6–7 сегментов и тельсона (рис. 31).

Голова может быть слитной или неслитной. У высших раков, в отличие от других подклассов, имеются брюшные конечности, а тельсон без фурки. У взрослых форм функционируют антеннальные почки, а у личинок максиллярные. Развитие с метаморфозом, личинка – зоеа. У ряда видов – развитие прямое.

Важнейшие отряды высших ракообразных: отряд Тонкопанцерные (Leptostraca), отряд Ротоногие (Stomatopoda), отряд Расщепленноногие (Mysidacea), отряд Равноногие (Isopoda), отряд Разноногие (Amphipoda), отряд Десятиногие (Decapoda).

### Вопросы для обсуждения

1. Каковы общие признаки членистоногих?
2. Каковы общие признаки ракообразных?
3. Из каких отделов состоит тело речного рака?
4. Сколько сегментов образуют брюшко речного рака? Каковы особен-

- ности строения и выполняемые функции брюшных конечностей?
5. Как видоизменены конечности речного рака в связи с выполняемыми ими функциями?
  6. Как проявляется половой диморфизм у речного рака?
  7. На какие отделы подразделяется пищеварительная система речного рака и каково их физиологическое значение?
  8. У каких ракообразных выделительная система максиллярная, у каких – антеннальная?
  9. Каково биогеоэкологическое и промысловое значение ракообразных?

## Лекция № 11

### ПОДТИП ХЕЛИЦЕРОВЫЕ. КЛАСС ПАУКООБРАЗНЫЕ

#### Общая характеристика подтипа Хелицеровые (Chelicerata)

Преимущественно наземные животные, дышащие кислородом воздуха, который поступает в «легкие» или систему трахей, а иногда и через покровы тела. Лишь немногие виды, обитающие в водной среде, дышат жабрами.

Тело, как правило, ясно подразделяется на головогрудь и брюшко; лишь у большинства клещей эти отделы сливаются вместе, образуя одно нерасчлененное тело. На головогрудь расположено 6 пар конечностей. Две первые пары – хелицеры и педипальпы играют роль ротовых органов и органов чувств, остальные четыре пары имеют характер ходильных ног. Конечности одноветвистые. Антенны на голове отсутствуют. На брюшке ножки у подавляющего большинства отсутствуют или превратились в те или иные специальные образования.

Для пищеварительной системы хелицеровых характерно наличие парных железистых выростов кишечника, называемых печенью.

Выделительные органы представлены коксальными железами, которые открываются выделительными отверстиями у основания третьей или пятой пары ходильных ног. Органы чувств у хелицеровых развиты слабо. Головной мозг состоит из протоцеребрума и тритоцеребрума.

Оплодотворение у водных форм – наружное, а у сухопутных наружно-внутреннее (сперматофорное или внутреннее). Развитие без метаморфоза и сопровождается ростом и линькой.

К подтипу Хелицеровых относятся три класса: Мечехвосты (Xiphosura), вымершие Ракоскорпионы (Gigantostoma) и Паукообразные (Arachnida).

В данной лекции рассматривается один класс Паукообразных (Arachnida), как имеющий большое значение для растениеводства и животноводства.

### **Класс Паукообразные (Arachnida)**

Мелкие и средней величины, преимущественно наземные хелицероносные членистоногие, дышащие легкими или при помощи трахей. Лишь немногие из них вторично приспособились к жизни в водной среде, сохранив, однако, дыхание кислородом воздуха. К классу относятся различные виды пауков, фаланг, скорпионов и клещей. Известно около 63 тыс. видов паукообразных.

Тело разнообразной формы. Состоит из головогруды и брюшка; лишь у клещей оба эти отдела обычно слиты в нерасчлененное тело. У большинства паукообразных расчленение головогруды утеряно. Около рта расположены хелицеры и педипальпы различного строения.

Ходильных ног 4 пары (у личинок клещей 3 пары). На брюшке ног нет или они превратились в паутинные бородавки и другие специальные органы.

Выделительные органы представлены коксальными железами и мальпигиевыми сосудами. Первые открываются около кокс ходильных ног. Мальпигиевые сосуды – особые органы выделения, свойственные сухопутным членистоногим. Они энтодермального происхождения и открываются на границе среднего и заднего отдела кишечника. Продукт выделения – зерна гуанина.

У паукообразных возникли два типа органов воздушного дыхания: легкие и трахеи. Только легочное дыхание характерно для скорпионов, жгутоногих и четырехлегочных пауков. Трахейное дыхание свойственно большинству паукообразных.

Кровеносная система незамкнутая. Сердце длинное, трубчатое с большим числом остий расположено на спинной стороне брюшного отдела. У некоторых мелких клещей сердце редуцировано.

Головной мозг состоит из двух отделов: протоцеребрума, иннервирующего глаза и тритоцеребрума, иннервирующего хелицеры. Дейтоцеребрум у паукообразных отсутствует. Брюшная нервная цепочка иннервирует остальные конечности головогруды и брюшка.

Органы зрения развиты слабо и представлены 1, 2, 4, 6 парами простых глазков на головогруды. Основными органами чувств у паукообразных являются осязательные волоски и трихоботрии. У некоторых паукообразных имеются органы химического чувства – лировидные органы.

Паукообразные раздельнополые. У некоторых выражен половой диморфизм. Гонады парные или слитные. Протоки всегда парные. Оплодотворение у паукообразных может быть наружно-внутренним

или внутренним. Развитие прямое. У некоторых видов наблюдается живорождение. У клещей нередко наблюдается метаморфоз, их личинки – нимфы имеют три пары ходильных ног. Рассмотрим важнейшие отряды.

### Отряд Скорпионы (Scorpiones)

Скорпионы (рис. 32) по внешнему виду несколько напоминают речных раков. Длина наиболее крупных тропических видов достигает 18 см.

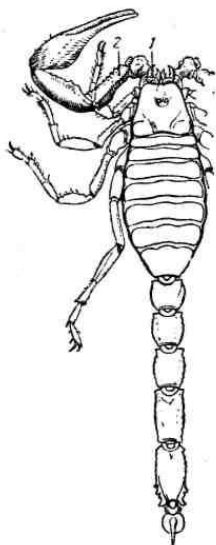


Рис. 32. Скорпион:

1 – хелицеры,  
2 – педипальпы.

Головогрудь нерасчлененная, квадратная. Брюшко разделено на ряд сегментов. Передняя часть брюшка столь же широкая, как головогрудь, а задняя – узкая. Последний членик брюшка снабжен острым жалом; внутри этого сегмента находится ядовитая железа. Ударом брюшка скорпион ранит жертву жалом и выпускает в ранку яд. Уколы крупных тропических скорпионов могут быть смертельными даже для человека.

Около рта находятся небольшие клешневидные хелицеры и огромные, оканчивающиеся большими клешнями, педипальпы. Этими придатками скорпионы ловят и удерживают своих жертв. Передвигаются скорпионы при помощи четырех пар ходильных ног.

Скорпионы живут в странах с теплым климатом. Это ночные хищники, охотящиеся главным образом за насекомыми. Им свойственно живорождение и забота о потомстве. Известно около 600 видов скорпионов.

### Отряд Пауки (Aranei)

Пауки – самый большой отряд паукообразных, включающий более 27 тыс. видов. Морфологически они хорошо отличаются от других отрядов.

Тело пауков (рис. 33) состоит из нерасчлененных головогруды и брюшка, соединенных тонким стебельком. Хелицеры пауков состоят из двух члеников, конечный имеет вид изогнутого острого коготка. На конце последнего открывается проток ядовитой железы. Коготками хелицер пауки прокалывают покровы своих жертв и вводят в их тело яд.

Педипальпы пауков имеют вид одноветвистых членистых придатков. У самок они несут у своих оснований небольшие пластинки, которыми животное пережевывает пищу. На концах педипальп самцов во время размножения образуются особые пузырьки с длинным полым выростом. В эти пузырьки самцы набирают из протоков своих половых органов сперму и вводят ее при спаривании в семяприемники самок.

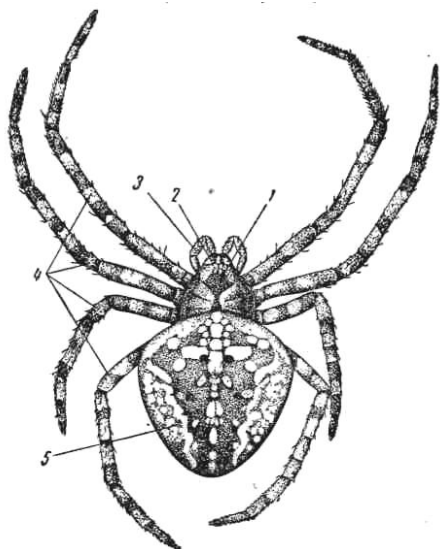


Рис. 33. Паук-крестовик:

1 – головогрудь, 2 – хелицеры,  
3 – педипальпы, 4 – ходильные  
ноги, 5 – брюшко.

Все пауки имеют 4 пары ходильных ног. Брюшко ножек не имеет. На конце брюшка расположены паутинные бородавки с отверстиями протоков паутинных железок. Эти железы выделяют особое белковое вещество, которое застывает в воздухе, образуя нить паутины. Из этих нитей многие пауки строят сети для улавливания насекомых, делают яйцевые коконы, домики для своего укрытия. На нитях паутины они спускаются с деревьев, а молодые паучки, распустив по ветру нить паутины, расселяются по воздуху.

Домовые пауки охотятся за мухами, тараканами и другими насекомыми, живущими в постройках человека.

В лесу или среди кустов можно встретить крупного паука-крестовика, которого легко узнать по рисунку в виде креста на верхней стороне брюшка. Этот паук натягивает между ветвей красивые радиальные сети, нити которых покрыты капельками клейкого вещества; к ним прилипают насекомые. Крестовики уничтожают много вредителей сельскохозяйственных и лесных растений. В прядении паутины помогают гребешки на коготках задних ног.

В южных районах России в норках живут крупные (длина тела до 3 см) ядовитые пауки-тарантулы. Укус этого паука вызывает у человека сильную боль и опухоль вокруг ранки.

Гораздо опаснее небольшой (около 1 см) паук-каракурт, обитающий в степях Казахстана и Средней Азии. Паука легко узнать по бархатно-черной окраске с красными пятнами. Его укусы могут быть смертельными даже для лошадей. Возможен такой исход и для человека. На овец эти пауки не нападают. Каракурт откладывает яйца группами в коконах в углубления почвы.

В южных степях и пустынях каракурты и тарантулы могут причинить ущерб животноводству.

### Отряд Жгутоногие (Uropygi)

Тропическая группа паукообразных, включающая около 70 видов. Основной морфологической характеристикой жгутоногих является то, что их первая пара ходильных ног превратилась в длинные чувствительные придатки и у многих из них имеется особая длинная хвостовая нить, разделенная на мелкие членики (чувствующий орган).

Жгутоногие – ночные хищники, ориентируются в пространстве за счет органов осязания и сейсмического чувства, расположенных на удлинённых чувствующих конечностях. Дышат легкими. Оплодотворение сперматофорное. Самка откладывает яйца и заботится о потомстве, вынашивая молодь на спине.

### **Отряд Сольпуги (Solifugae)**

Сольпуги, или фаланги – отряд крупных паукообразных, обитающих в степях и пустынях. Известно около 600 видов. Головогрудь сольпуг неслитная и состоит из головного отдела (акрон и 4 сегмента) и трех свободных сегментов, из которых последний недоразвит. Брюшко 10-члениковое. Дышат при помощи трахей. Основные трахейные стволы открываются парными дыхальцами на втором и третьем брюшных сегментах. Сольпуги не ядовиты. Питаются насекомыми. Оплодотворение сперматофорное. Самка заботится о потомстве.

### **Отряд Ложноскорпионы (Pseudoscorpiones)**

Мелкие паукообразные. Головогрудь слитная, брюшко 11-члениковое, не разделённое на передне- и заднебрюшье. На хелцерах открываются протоки паутинных желез. Стиллы трахей открываются на 2–3-м сегментах брюшка. Оплодотворение сперматофорное. Самка откладывает оплодотворённые яйца в выводковую камеру на брюшной стороне тела.

Известно около 1300 видов. Лжескорпионы живут в лесной подстилке, под корой, а также в жилище человека.

### **Отряд Сенокосцы (Opiliones)**

Это многочисленная широко распространённая группа паукообразных, внешне похожих на пауков. Сенокосцы отличаются от пауков отсутствием перетяжки между головогрудью и брюшком.

Всего известно 2500 видов. Дыхание трахейное. Имеется одна пара стилл на первом сегменте брюшка по бокам полового щитка. Для них характерна способность к аутомии, или самокалечению. Сенокосцы не выделяют паутины и активно охотятся за своей добычей. Они играют положительную роль в снижении численности насекомых.

### **Отряд Акариформные клещи (Acariformes)**

Ранее клещеобразных паукообразных объединяли в один отряд – клещей. Позднее выяснилось, что эта группа неоднородна, и теперь выделяют три отдельных отряда клещеобразных: акариформные, паразитиформные и клещи-сенососцы.

Отряд акариформных клещей наиболее многочисленный и включает более 15 тыс. видов. Это мелкие паукообразные (0,2–0,3 мм). Пе-

редняя часть головогруды слитная и образует отдел – протеросому, состоящую из акрона и четырех сегментов. Три задних сегмента головогруды свободны и вместе с шестью грудными сегментами и тельсоном образуют второй отдел тела – гистеросому. На протеросоме находятся клешневидные хелицеры, жгутовидные педипальпы и две пары ходильных ног. На гистеросоме расположены две задние пары ходильных ног и брюшные придатки. Рудименты брюшных ножек на 5–7 сегментах образуют половые крышки. Под половыми крышками расположены три пары коксальных органов. Прimitивные акариформные клещи обладают кожным дыханием. Размножение сперматофорное. Развитие с анаморфозом.

К акариформным клещам относится несколько десятков семейств, ведущих разнообразный образ жизни.

Семейство панцерных клещей (*Oribatei*) – обитатели почвы, питающиеся разлагающимися органическими остатками. Некоторые виды являются промежуточными хозяевами гельминтов, например мониезии (*Moniezia*) – паразита крупного рогатого скота.

Семейство тироглифоидных клещей, или амбарных, наносит существенный вред зерну, муке и другим пищевым продуктам. К ним относятся клещи: мучной, сырный, луковый и винный. Неблагоприятные условия тироглифоидные клещи переживают на фазе покоящейся нимфы (гипопуса).

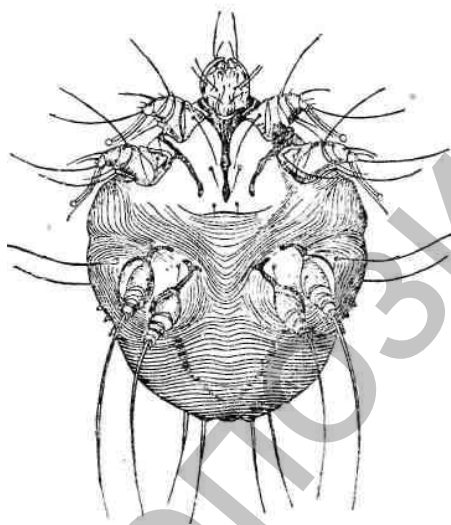


Рис. 34. Чесоточный зудень.

Особые надсемейства представляют паразитические клещи: перьевые клещи птиц, волосяные клещи и чесоточные.

Таковы, например, живущие в коже млекопитающих мелкие (0,4 мм), зудневые клещи из рода *Acarus*, вызывающие чесотку лошадей, свиней и других сельскохозяйственных животных и человека (рис. 34).

Самка этих клещей откладывает в толще кожи до 50 яиц. Развитие клеща до половозрелого состояния длится всего 15 дней. Близкие к ним наожниковые клещи из рода *Psoroptes* живут на поверхности кожи овец и других домашних животных. Впиваясь в кожу хозяина своим хоботком, они сосут кровь, вызывая воспаление кожного покрова и выпадение шерсти. При массовом размножении эти клещи могут стать причиной истощения и даже смерти овец.

Железничные клещи (род *Demodex*) паразитируют в волосяных луковицах, вызывая заболевание сельскохозяйственных животных и человека – железницу. У мериносовых овец их находили до 25000 на

1 см<sup>2</sup>, т.е. по 5 клещей в каждом зачатке волоса.

Некоторые группы клещей растительноядные. Это семейства галлообразующих, паутиных клещей. Среди них много вредителей культурных растений. Например, злаковый клещ, паутиный клещ.

**Отряд Паразитиформные клещи (Parasitiformes).** Отряд включает 10 тыс. видов. К ним относится несколько семейств, среди которых наибольшее значение имеют гамазоидные и иксовые клещи (рис. 35).

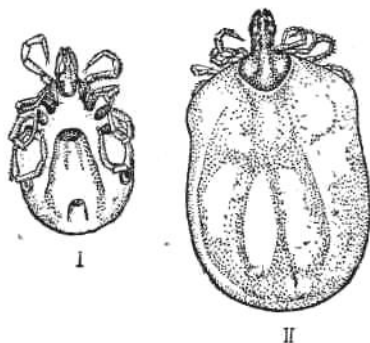


Рис. 35. Клещ *Ixodes ricinus* (самка).

I — голодная, II — насосавшаяся (увеличение одинаковое).

Гамазоидные клещи представлены как свободноживущими, так и паразитическими видами, а иксовые клещи исключительно кровососущие паразиты позвоночных.

Иксовые клещи имеют цельное плоское тело. Ротовой аппарат образует «головку» (гнатеку) и состоит из режущих хелицер.

Иксовые клещи живут в почве и лазают по растениям. В процессе развития большинство иксовых клещей меняют хозяев.

По особенностям развития различают однохозяинных, двуххозяинных и треххозяинных клещей. Первые (например, живущие в южных районах *Boophilus* все стадии своего развития проходят на одном хозяине. Другие, насосавшись крови, покидают хозяина один или два раза. Так, *Ixodes ricinus* — клещи темно-каштанового цвета, без глаз, населяющие сырые лесные луга, трижды нападают на хозяев. Личинка, насосавшись крови, сходит на землю, где совершает линьку, превращаясь в нимфу. Нимфа кормится уже на новом хозяине, спускается на землю и после линьки, уже на стадии имаго вновь нападает на млекопитающее. Последняя кормежка обеспечивает созревание половых продуктов, затем следует спаривание клещей и откладка яиц. Хозяевами иксовых клещей, помимо домашних животных, служат ежи, полевки, зайцы и др., а из пресмыкающихся — ящерицы. Отдельные виды иксовых клещей могут голодать на стадии личинки и нимфы до полутора–двух лет, а взрослые животные — до года, что вызывает трудности при обеззараживании местности.

Иксовые клещи вместе с тем и опасные переносчики различных заболеваний сельскохозяйственных животных — пироплазмоза млекопитающих, спирохетоза кур, гусей, уток, а также энцефалита, туляремии, клещевого тифа и других болезней человека.

Русским паразитологом Е.Н. Павловским и его последователями разработано учение об очаговости трансмиссивных заболеваний на

примере распространения клещевого энцефалита. Согласно этому учению, очаг распространения заболевания связан с границами ареала вида кровососущего клеща (переносчика) и видов диких животных, являющихся его дикими хозяевами (резервуары инфекции). Трансмиссия (перенос) возбудителей заболевания осуществляется переносчиками – кровососущими клещами от животных – носителей инфекции (резервуар) к другим здоровым животным и человеку.

**Отряд Клеши-сенокосцы (Opiliocarina).** Они обладают сегментированным телом. Два последних сегмента головогруды свободные, а брюшко состоит из восьми сегментов. У них четыре пары стигм на 1–4 сегментах брюшка. Хелицеры клешневидные.

### **Заключение**

Подавляющее большинство паукообразных – наземные животные. По строению различных органов (движения, дыхания, выделения и др.) они сильно отличаются от водных членистоногих. В то же время следует отметить, что многие паукообразные могут жить только в условиях повышенной влажности, никто из представителей этого класса не летает и подавляющее большинство их живет за счет животной пищи. Перечисленные особенности ограничивают их распространение на суше. Паукообразные менее приспособлены к сухопутным условиям, чем насекомые.

### **Вопросы для обсуждения**

1. Почему хелицеровых называют настоящими сухопутными животными?
2. Какое количество сегментов насчитывается в теле скорпиона, паука?
3. На каком отделе тела у паукообразных имеются рудименты конечностей, и какую функцию они выполняют?
4. Где располагаются, и какое строение имеют ядовитые железы у пауков, и скорпионов?
5. Все ли виды пауков являются наземными беспозвоночными?
6. Какими органами дыхания обладают пауки, скорпионы?
7. Какое значение паукообразные играют в природе и жизни человека?

## **ПОДТИП ТРАХЕЙНОДЫШАЩИЕ. НАДКЛАСС МНОГОНОЖКИ**

### **Характеристика подтипа Трахейнодышащие (Tracheata)**

Трахейнодышащие, или трахейные – сухопутные животные. Этот подтип включает таких членистоногих, как многоножки и насекомые. У них органы дыхания представлены трахеями; отсюда и название подтипа. Однако у некоторых мелких представителей подтипа трахей нет, и они дышат через кожу. Среди трахейных встречаются и вторичноводные формы (жуки-плавунцы, личинки стрекоз), но у них, как правило, сохраняются трахеи, что свидетельствует об их происхождении от сухопутных предков.

Трахейнодышащие имеют органы воздушного дыхания – трахеи. Этим они резко отличаются от водных членистоногих с жаберным дыханием: трилобитов, ракообразных, мечехвостов. Однако у многих паукообразных тоже могут быть трахеи, но в пределах этого класса встречаются и другие органы воздушного дыхания – легкие, которых никогда не бывает у трахейных.

Тело трахейнодышащих подразделяется на голову и многочлениковое туловище (у многоножек) или на голову, трехчлениковую грудь и сегментированное брюшко (у насекомых). Конечности у трахейных одноветвистые. У многоножек ходильные ноги имеются на большинстве туловищных сегментов, а у насекомых только на трех грудных сегментах.

Голова обычно слитная и состоит из акрона и четырех сегментов, иногда последний головной сегмент свободный. На голове у трахейных имеются одна пара усиков (придатки акрона) и 2–3 пары челюстей. Первый сегмент головы – интеркалярный (вставочный) и лишен конечностей. У всех же прочих членистоногих на первом головном сегменте всегда имеются конечности. На 2–4-м головных сегментах у трахейных имеются мандибулы и 1–2 пары максилл.

Кроме перечисленных особенностей, служащих морфологическими критериями подтипа, трахейнодышащие обладают целым комплексом приспособлений к жизни на суше. Важнейшая адаптация к жизни на суше у трахейных – непроницаемость кутикулы. Эта особенность возникала двумя путями: за счет уплотнения и утолщения кутикулы, как у многоножек-кивсяков, или за счет появления водонепроницаемого поверхностного слоя – эпикутикулы, состоящего из воскоподобных веществ, как у сколопендр и высших насекомых. Однако у некоторых слабо специализированных трахейных, обитающих во влажных местах, сохранилась полупроницаемая кутикула.

В связи с развитием непроницаемости кутикулы, которая препятствовала кожному дыханию, у трахейных и возникли специальные органы воздушного дыхания – трахеи. Подобные органы возникали параллельно и у других сухопутных членистоногих, например у паукообразных.

К системе функционального обеспечения экономии влаги в организме у трахейных относятся органы выделения – мальпигиевы сосуды. Они имеют морфофункциональное сходство с таковыми у паукообразных. Однако это всего лишь конвергенция, так как у паукообразных они имеют энтодермальное происхождение, а у трахейных – эктодермальное. Влага из экскретов, поступающих из мальпигиевых сосудов, всасывается в стенку задней кишки и снова поступает в обменные процессы. Продукт выделения – мочева кислота выделяется в виде кристаллов.

Для трахейных, как и для некоторых других сухопутных членистоногих, характерно развитие жирового тела, представляющего собой ткань с запасом питательных веществ и метаболической влаги. Благодаря жировому телу многие трахейные могут долго обходиться без пищи и воды. Особым приспособлением к жизни на суше является наружно-внутреннее и внутреннее оплодотворение. Если у многих водных членистоногих оплодотворение яиц происходит в воде, то у сухопутных такая возможность исключена. При наружно-внутреннем оплодотворении самец откладывает пакет со спермиями – сперматофор, который захватывается самкой. А при внутреннем оплодотворении мужские половые продукты непосредственно вводятся в половые пути самки, минуя внешнюю среду.

Подтип трахейнодышащих подразделяется на два надкласса: надкласс Многоножки (*Myriapoda*) и надкласс Шестиногие (*Hexapoda*). Ранее эти группы рассматривались как классы. А теперь выяснилось, что каждый из надклассов объединяет группу родственных, но вместе с тем филогенетически различных классов с заметно отличающейся организацией.

Многоножки – более примитивная группа трахейнодышащих, в большей степени сохранившая черты червеобразных предков. А среди шестиногих имеются как очень примитивные группы (протуры, ногохвостки, двуххвостки), так и прогрессивные – насекомые, представляющие вершину эволюции членистоногих.

### **Надкласс Многоножки (*Myriapoda*)**

К многоножкам относятся трахейные членистоногие, тело которых подразделяется на голову и многочлениковое туловище. Почти все туловищные сегменты несут по 1–2 пары ножек. Надкласс включает более 15 тыс. видов.

Это наиболее древняя группа трахейных, известная по ископаемым остаткам с конца силура. Это означает, что многоножки были одними из

первых сухопутных беспозвоночных. У них в большей мере сохранились архаичные черты предков: гомономность сегментации туловища, однотипность ходильных ног, остатки кожно-мускульного мешка, наличие производных целомодуктов. Большинство многоножек ведет скрытый ночной образ жизни в почве, в разрушающейся древесине.

К надклассу *Myriapoda* относятся четыре класса: класс Симфилы (*Symphyla*), класс Пауроподы (*Pauropoda*), класс Двупарноногие, или Кивсяки (*Diplopoda*), класс Губоногие (*Chilopoda*).

### **Класс Симфилы (*Symphyla*)**

Это мелкие многоножки, длина тела которых исчисляется в миллиметрах. Обитают в почве под растительным опадом. Питаются растительными остатками. Распространены в Европе и Северной Америке.

Всего известно 150 видов. Наиболее обычны виды таких родов симфил, как *Scolopendrella*, *Scutigera*.

Голова у симфил слитная. На голове имеются усики и три пары челюстей: мандибулы и две пары максилл. Вторая пара максилл сросшаяся и образует непарную пластинку – гнатохилирий, поддерживающую пищу у рта. Глаза у симфил отсутствуют.

Туловище состоит из 15–22 сегментов, а число ходильных ног всегда равно 12, так как некоторые сегменты без ног. На конце тела имеются парные церки с прядильными железами. У основания 3–12-й пар ходильных ног располагаются парные коксальные органы в виде выворачивающихся тонкостенных мешочков. Предполагается, что они выполняют функцию дополнительных органов дыхания. Трахеи открываются одной парой дыхалец на голове. Половое отверстие непарное и расположено позади третьей пары ходильных ног. Оплодотворение сперматофорное. Развитие с анаморфозом. Личинки при этом отрождаются с неполным числом ног. Оплодотворение у симфил происходит своеобразно. Самцы оставляют сперматофор в почвенных ходах. Самка находит его, захватывает челюстями, и сперма поступает в резервуары на внутренней поверхности челюстей. При яйцекладке самка захватывает челюстями выходящее из полового отверстия яйцо и оплодотворяет спермией из челюстных резервуаров, служащих семязприемниками.

### **Класс Пауроподы (*Pauropoda*)**

Это очень мелкие (до 1,5 мм) многоножки с ветвистыми усиками, обитающие в лесной подстилке. Пауроподы распространены в Европе, Америке, Южной Азии. Всего известно около 350 видов.

Типичным представителем класса может служить *Pauropus*. Это олигомерные многоножки. Тело короткое. Голова неполностью слитная. Последний головной сегмент свободный (шейный), без конечностей. Усики ветвистые. Ротовой аппарат состоит из мандибул и гнато-

хилирия, образованного первой парой максилл. Глаза отсутствуют. Туловище из 10 сегментов с 9 парами ног. Число тергитов (спинных щитков) меньше, чем сегментов, т.е. у них наблюдается частичное объединение сегментов по два.

Трахей у этих многоножек нет, и они дышат через покровы кожи. Кровеносная система отсутствует. Яичник непарный. Семенников две пары. Половые отверстия парные и открываются у основания второй пары туловищных ног. Развитие с анаморфозом. Из яиц выходят личинки с тремя парами ног.

Пауруподы питаются разжиженной от деятельности микроорганизмов растительной пищей. Численность паурупод в почве бывает высокой, и потому их роль как сапрофагов в почве может быть заметной.

### Класс Двупарноногие (Diplopoda)

Двупарноногие многоножки названы так потому, что у них на туловищных сегментах имеется по две пары ног. Это объясняется тем, что туловищные сегменты у них слились попарно и образуют диплосомиты (сдвоенные сегменты).

Всего известно около 12 тыс. диплопод. Большинство из них сапрофаги, питающиеся в почве растительными остатками, реже – растительноядные.

У диплопод, или кивсяков, продолговатое тело, длиной от нескольких миллиметров до 10–20 см. Тело состоит из головы, свободного шейного сегмента и сегментированного туловища (рис. 36).

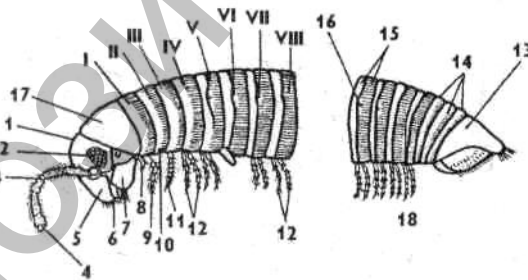


Рис. 36. Внешнее строение кивсяка *Schizophyllum sabulosum* (по Иванову): 1 – голова, 2 – глазное поле, 3 – антенна, 4 – обонятельные органы, 5 – верхняя губа, 6 – верхняя челюсть, 7 – щека, 8 – видоизмененная ножка 1-го туловищного сегмента, 9 – ножка 2-го туловищного сегмента, 10 – половое отверстие, 11 – ножка 3-го сегмента, 12 – ножки двойных сегментов, 13 – тельсон, 14 – сегменты зоны роста, 15 – диплосомит, 16 – отверстия ядовитых желез, 17 – шейный сегмент, 18 – задняя часть туловища; I–III – сегменты «груди», IV–VIII – сегменты «брюшка».

Голова диплопод состоит из слившихся акрона и трех головных сегментов, а четвертый головной сегмент свободный (шейный). На голове у диплопод имеются усики – придатки акрона и две пары че-

люстей: мандибулы – конечности второго сегмента и непарная пластинка – гнатохиларий, образовавшаяся в результате слияния первой пары максилл – конечностей третьего сегмента. Гнатохиларий выполняет функцию нижней губы – поддерживает пищу у рта. Сверху ротовые части прикрыты кожной складкой – верхней губой. Первый сегмент головы вставочный, интеркалярный, без придатков. Шейный сегмент без конечностей, образует коленчатый перегиб между туловищем и перпендикулярно расположенной к нему головой. На голове по бокам от усиков расположены простые, или ложнофасеточные, глаза, состоящие из скопления простых глазков. Некоторые виды слепые.

Туловище диплопод состоит из трех передних сегментов, несущих по одной паре ножек, и последующих сдвоенных сегментов – диплосомитов с двумя парами ног на каждом. Заканчивается туловище анальной лопастью – тельсоном без придатков. У самца имеются видоизмененные половые ножки – гоноподы на первом и восьмом туловищных сегментах. Число туловищных сегментов у диплопод не менее 30 и может достигать 75, а число пар ног – 139.

Образование диплосомитов – особый путь олигомеризации у членистоногих, при котором сегменты сливались в процессе эволюции попарно без формирования отделов тела – тагм.

Несмотря на большое число ног, кивсяки передвигаются медленно. В связи с малой подвижностью у них имеются защитные морфологические и этологические приспособления. Твердый хитиновый покров, пропитанный карбонатом кальция, защищает их тело от хищников, механических повреждений и от высыхания. У многих кивсяков тело круглое в поперечнике, как у многих роющих почвенных животных. Это позволяет им зарываться в почвенную подстилку и в верхний слой почвы.

Еще одним защитным приспособлением у кивсяков являются пахучие железы. На каждом диплосомите туловища имеется пара отверстий пахучих желез. Выделения этих желез нередко ядовиты и у некоторых видов содержат синильную кислоту. Для многих животных кивсяки несъедобны, особенно для млекопитающих. Пахучие выделения кивсяков раздражают слизистые глаз и носоглотки у млекопитающих. Зато их охотно поедают рептилии и птицы. Некоторые виды кивсяков имеют предупреждающую окраску с яркими полосами.

Диплопод состоит из трех отделов и имеет форму прямой кишечной трубки. В ротовую полость впадают три пары слюнных желез мезодермального происхождения, что дает основание считать их производными целомодуктов. Узкий пищевод переходит в толстую среднюю кишку. Задняя кишка длинная и распадается на несколько отделов. Дифференциация задней кишки связана с происходящими в ней бродильными процессами, характерными для животных, питающихся растительными остатками.

У диплопод одна пара мальпигиевых сосудов эктодермального происхождения. Они впадают в заднюю кишку на границе со средней, где происходит всасывание воды из экскретов в кровь. Функцию почек накопления выполняет жировое тело, в клетках которого накапливаются экскреты. Это дополнительная функция жирового тела, являющегося в основном запасной тканью.

Органы дыхания – трахеи. У диплопод на каждом диплосомите находится по две пары дыхательных отверстий – стигм и только на первых туловищных сегментах – по одной паре. Трахеи диплопод наиболее примитивные по строению: от каждого дыхальца отходит изолированный от других пучок трахей.

Кровеносная система незамкнутая. Сердце длинное, состоящее из многочисленных камер, число которых соответствует числу туловищных сегментов. Каждая камера сердца в диплосомитах имеет по две пары отверстий – остий. Отходящие от сердца артерии многократно ветвятся. Кровь выливается в лакуны миксоцеля. Из лакун кровь собирается в брюшной венозный сосуд, а из него – в околосердечный синус, затем через остии поступает снова в сердце. К сердцу подходят особые крыловидные мышцы, способствующие сокращениям камер.

Нервная система состоит из головного мозга, окологлоточных коннектив и брюшной нервной цепочки. Головной мозг состоит из двух отделов, которые иннервируют глаза и усики. Подглоточный ганглий иннервирует ротовой аппарат. У кивсяков в шейном сегменте и в трех первых туловищных сегментах имеется по одному парному ганглию, а в диплосомитах по два. Органы чувств развиты слабо. Имеются скопления простых глазков на голове. У некоторых почвенных форм глаза редуцируются. Усики выполняют функцию органов осязания и обоняния.

Диплоподы раздельнополы. Гонады слиты в непарную железу, от которой отходит непарный проток (семяпровод или яйцевод), который затем раздваивается. Парные половые отверстия расположены на втором туловищном сегменте. Оплодотворение сперматофорное. Самец выделяет сперматофоры, которые подхватываются передними половыми ножками и передаются ходильными ногами к задним половым ножкам на восьмом туловищном сегменте. При спаривании самец переносит сперматофоры в половые отверстия самки.

Развитие с анаморфозом. Из яйца выходит личинка с неполным числом туловищных сегментов и только с тремя парами ног на первых трех туловищных сегментах. Личинки кивсяков напоминают шестиногих личинок насекомых. По мере роста личинок с каждой линькой увеличивается число сегментов и ног.

### Класс Губоногие (Chilopoda)

В противоположность другим классам многоножек, являющихся сапрофагами, губоногие – активные хищники. Свое название они получили за то, что первая пара туловищных ног образует ногочелюсти, сросшиеся у них в непарную пластинку, похожую на нижнюю губу, с серповидными хватательными крючками. У основания крючков ногочелюстей имеются ядовитые железы, протоки которых открываются на их вершине. При помощи ногочелюстей губоногие схватывают добычу и умерщвляют ядом. К губоногим относится около 2800 видов.

Длина тела от нескольких миллиметров до 15–20 см. Тело уплощенное, с относительно гомономной сегментацией. Голова слитная, на ней расположены длинные усики, скопления простых глазков и три пары челюстей, образующих ротовой аппарат: мандибулы и две пары максилл. Максиллы трехчлениковые с чувствующими волосками на вершине и служат для поддержания пищи у рта. Сверху ротовой аппарат прикрыт складкой кожи – верхней губой.

Первый сегмент туловища снабжен парой сросшихся ногочелюстей, функционально примыкающих к ротовому аппарату головы. Ногочелюсти прикрывают голову с брюшной стороны. Два задних сегмента туловища малы, и на них расположены 1–2 пары половых ножек – гоноподий по бокам от полового отверстия. Тельсон лишен конечностей. Туловищные сегменты обычно имеют сходное строение и несут по одной паре ходильных ног. Но нередко туловищные сегменты чередуются по размеру – длинные и короткие, что обеспечивает гибкость тела. Задние ходильные ноги наиболее длинные; из них последняя пара выполняет в основном чувствующую функцию. Это позволяет губоногим передвигаться по скважинам как вперед головой, так и назад. При движении задом многоножка ощупывает дорогу задними ногами, а при движении вперед головой – усиками.

Пищеварительная система состоит из трех отделов. В ротовую полость открываются протоки 3–5 слюнных желез эктодермального происхождения. Одна из них может выполнять функцию паутинных желез. Губоногие – хищники, и им свойственно внекишечное пищеварение. Жертву прокусывают ногочелюстями и умерщвляют ядом. В ранку жертвы они вводят слюну, а затем полупереваренную жидкую пищу высасывают. В переднем отделе кишки имеется цедильный аппарат из длинных волосков. Средняя кишка длинная, а задняя короткая.

Выделительная система представлена 1–2 парами мальпигиевых сосудов, впадающих в заднюю кишку. Как и у кивсяков, у них имеется жировое тело, выполняющее запасную и экскреторную функции.

Строение кровеносной, нервной систем и органов чувств сходно с таковым у диплопод. Однако у них нет сдвоенных органов, как у диплопод.

Трахейная система губоногих более сложная, чем у других многоножек. Трахеи ветвятся и соединяются между собой перемычками. Ветви трахей опутывают все внутренние органы.

У большинства губоногих дыхальца размещаются на туловище через сегмент. Дыхальца отсутствуют на голове, ногочелюстном сегменте и на двух последних – половых сегментах.

Губоногие раздельнополы. Гонады размещаются в передней части туловища, а их протоки открываются на заднем конце тела. Семенники бывают парные и непарные, а яичники всегда срастаются в непарную гонаду. Семяпроводы парные, а потом соединяются в непарный семяизвергательный канал. Яйцевод отходит от яичника как непарный канал, затем он раздваивается на два канала, которые соединяются в непарное влагалище, открывающееся половым отверстием на заднем конце тела. В мужской половой системе имеются придаточные железы, выделяющие секреты для образования сперматофоров. К женской половой системе могут относиться семяприемники и придаточные железы.

Размножение сперматофорное, или наружно-внутреннее. Самец губоногих в период размножения выделяет паутинку из паутинных желез на нижних челюстях и растягивает ее на почве или в ходах. Затем он откладывает на паутинку сперматофор в присутствии самки. Самка переползает через паутину и захватывает сперматофор гоноподиями. Самки откладывают яйца и часто проявляют инстинкт заботы о потомстве.

Развитие губоногих может быть прямым, как, например, у сколопендры. В этом случае из яиц выходят молодые особи с полным числом сегментов и пар ног. Чаще же наблюдается анаморфоз, когда отродившаяся молодь многоножек имеет меньшее число сегментов и ног по сравнению со взрослыми особями. По мере роста и линек число сегментов и пар ног увеличивается.

### ***Вопросы для обсуждения***

- 1. В чем сходство и отличие строения тел губоногих и двупарноногих многоножек?*
- 2. Каково строение головной капсулы губоногих и двупарноногих многоножек?*
- 3. Чем отличается ротовой аппарат губоногих многоножек от ротового аппарата двупарноногих?*
- 4. Каковы основные функции трахейной системы многоножек?*
- 5. Чем представлены органы выделения многоножек и какова их функция?*
- 6. Каковы особенности развития многоножек?*
- 7. Каковы черты примитивной организации многоножек?*

## **НАДКЛАСС ШЕСТИНОГИЕ. ОСОБЕННОСТИ ОРГАНИЗАЦИИ НАСЕКОМЫХ**

### **Надкласс Шестиногие (Hexapoda)**

Шестиногие, как и многоножки, относятся к подтипу трахейных (Tracheata) и обладают общими с ними особенностями: трахейным дыханием и строением головы, состоящей из акрона и четырех сегментов, наличием на голове одной пары антенн и трех пар челюстей. В отличие от многоножек, у шестиногих туловище подразделено на трехчлениковую грудь с тремя парами ходильных ног и брюшко без развитых конечностей. В составе ротового аппарата у шестиногих вторые максиллы образуют непарную пластинку – нижнюю губу, в то время как у многоножек вторые максиллы сохраняют парное строение или образуют гнатохилярий, а в некоторых группах отсутствуют. Глаза у шестиногих могут быть простыми или фасеточными, но не ложнофасеточными, как у многих многоножек.

Ранее шестиногих относили к одному классу насекомых (Insecta), но затем выяснилось, что эта группа неоднородна по уровню организации. В 1956 г. на Международном энтомологическом конгрессе было принято решение о разделении насекомых на два подкласса, а затем и на два класса: Insecta-Entognatha – Скрыточелюстные насекомые и Insecta-Ectognatha – Открыточелюстные насекомые.

### **Класс Насекомые скрыточелюстные (Insecta-Entognatha)**

Это примитивные бескрылые шестиногие, у которых грудной отдел тела слабо обособлен от брюшного. Ротовой аппарат скрыт в головной капсуле. У них боковые стенки ротовой полости срослись с нижней губой, образуя глубокую полость, в которой находятся функционирующие челюсти: мандибулы и максиллы. На голове у большинства скрыточелюстных расположены усики, могут присутствовать простые глазки. На брюшке нередко развиты двигательные придатки. Дыхание трахейное или только кожное.

К скрыточелюстным относятся следующие отряды: отряд Бессяжковые (Protura), отряд Ногохвостки (Collembola) и отряд Двухвостки (Diplura, рис. 37).

**Отряд Бессяжковые**, или Протуры (Protura). Это очень мелкие скрытоживущие в почве шестиногие, длиной от 0,5 до 2 мм. Голова конической формы, без антенн и глаз. Ротовой аппарат скрытый и состоит из стилетообразных мандибул и маленьких максилл. Первая па-

ра грудных ног более длинная, чем две последующие пары ходильных ног, направлены вперед и функционально заменяют антенны.

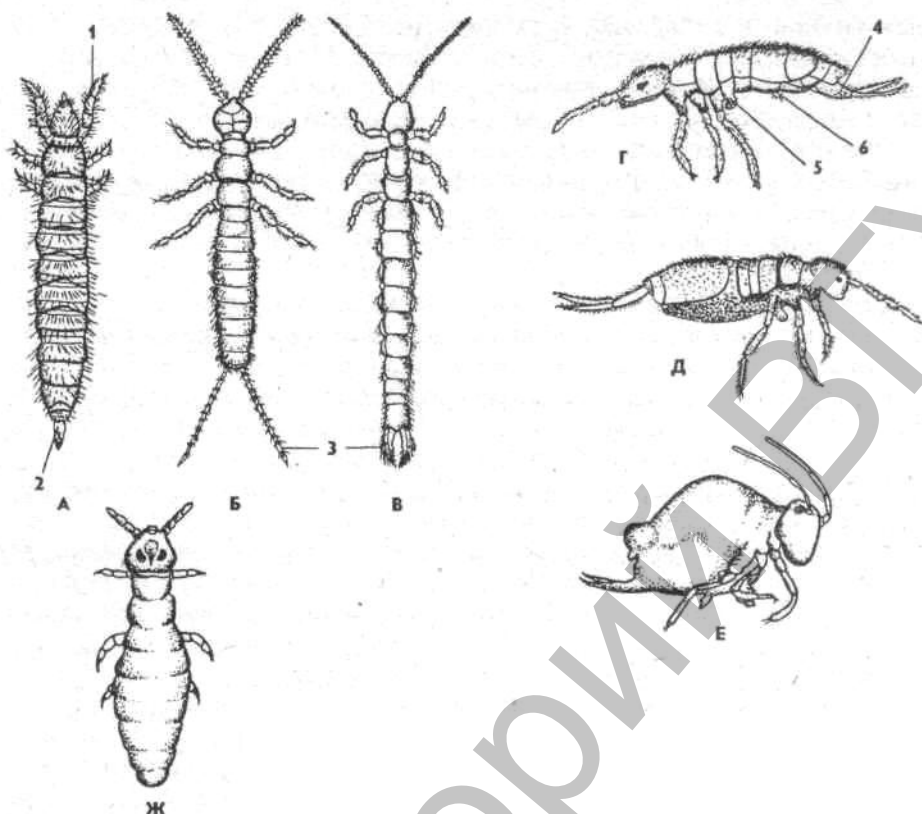


Рис. 37. Скрыточелюстные насекомые:

А – протура *Acerentomon*, Б – двухвостка *Campodea plusiochaeta*, В – двухвостка-япикс *Ярух*, Г, Д, Е, Ж – ногохвостки *Collembola* (из Догеля и Барнса); 1 – передняя нога, 2 – задний конец тела, 3 – церки, 4 – вилка, 5 – трубка, 6 – придаток сегмента.

У протур сохраняются некоторые примитивные признаки: число брюшных сегментов достигает 12 (наибольшее в надклассе), а на первых трех брюшных сегментах сохраняются рудименты брюшных ножек. С другой стороны, у протур в связи со скрытым образом жизни редуцированы органы чувств. У некоторых протур еще сохранились две пары дыхалец трахейной системы на средне- и заднегрудном сегментах, а большинству видов свойственно кожное дыхание. Размножение сперматофорное. Развитие протекает с анаморфозом, при котором в процессе линек личинок увеличивается число брюшных сегментов. Личинки первого возраста имеют девять брюшных сегментов, а затем их число возрастает до 12.

Протуры живут в лесной подстилке и питаются разлагающимися органическими остатками.

**Отряд Ногохвостки**, или Коллемболы (*Collembola*). В этот отряд входят мелкие и среднего размера энтогнаты (от 0,2 до 10 мм).

Коллемболы характеризуются следующими основными особенностями. На голове у них имеются 4–6-члениковые антенны, нередко

присутствуют простые глазки. Ротовой аппарат скрытый, грызущего типа, у некоторых видов ротовые части стилетообразные. Три пары грудных ног сходного строения. Брюшко шестичлениковое, нередко слитное, с прыгательной вилкой, представляющей видоизмененные брюшные конечности. Кроме вилки на брюшке у ногохвосток имеется брюшная трубка. Вилочка и брюшная трубка – приспособления к прыжкам. У коллембол отсутствуют мальпигиевы сосуды и трахейная система. Размножение сперматофорное. Развитие прямое, без метаморфоза.

Известно около 2 тыс. видов коллембол, образующих ряд семейств. Семейство онихиурид (*Onychiuridae*) – постоянные обитатели почвы. Это белые ногохвостки с членистым гибким телом с редуцированной прыгательной вилкой. Их часто можно видеть в теплицах, в цветочных горшках с комнатными растениями. При поливе растений они часто выходят на поверхность почвы.

Семейство сминтуров (*Sminthuridae*) – поверхностные обитатели почвы и часто встречающиеся на стволах деревьев и травянистых растениях. Это хорошие прыгуны. У сминтуров компактное короткое тело со слившимися сегментами брюшка и с хорошо развитой прыгательной вилкой.

Экологическое многообразие коллембол велико. Среди них встречаются поверхностные обитатели растений и почвы, нередко с пестрой окраской (*Orchesella*, *Entomobria*). На поверхности воды в пресноводных водоемах в массе встречаются прыгающие коллемболы – *Podura*. Коллемболы распространены даже в Арктике и в холодных пещерах.

Коллемболы питаются растительными остатками, почвенными грибами, водорослями и играют существенную роль в круговороте веществ в природе. Экспериментально доказана их роль в почвообразовании.

**Отряд Двухвостки (*Diplura*).** Это скрытоживущие, слепые, мелких и средних размеров энтогнаты с длинным гибким телом. Двухвостки ведут хищный образ жизни. Они быстро передвигаются по скважинам, ощупывая путь длинными многочлениковыми усиками. На заднем конце тела у них имеются чувствующие придатки – церки, которые у некоторых видов видоизменены в клешневидные органы. Ротовой аппарат внутренний, с саблевидными мандибулами. Ноги длинные бегательные. Брюшко 10-члениковое. На первых семи брюшных сегментах расположены парные грифельки – рудименты брюшных ног, которые служат как бы опорными «полозьями» при движении. Рядом с грифельками имеются выпячивающиеся мешочки – коксальные органы, имеющие значение в каждом дыхании. Трахейная система развита. Обычно имеется три пары дыхалец на груди. Размножение сперматофорное. Развитие прямое или по типу протоморфоза – с элементами метаморфоза.

Известно около 400 видов двухвосток. Широко распространены два семейства: семейство Камподаиды (Campodeidae) с длинными членистыми церками и семейство Япигиды (Japigidae) с клешневидными церками. Встречаются в почве, под корой, в листовом опаде.

### **Класс Насекомые открыточелюстные (Insecta-Ectognatha)**

Насекомые открыточелюстные – основной класс шестиногих (Hexapoda). Как и у всех шестиногих, тело насекомых подразделяется на голову с усиками и тремя парами ротовых конечностей, трехсегментную грудь с тремя парами ног и брюшко, лишенное развитых конечностей. Дыхание трахейное.

В отличие от класса Insecta-Entognatha, у насекомых ротовой аппарат открытый, отсюда название класса – Insecta-Ectognatha. У большинства насекомых имеются развитые крылья на средне- и заднегрудь и сложные фасеточные глаза на голове. Рудименты брюшных ножек модифицированы в половые придатки на заднем конце тела. Но у низших насекомых могут присутствовать и грифельки – рудименты брюшных ножек.

Насекомые достигли высокого прогресса среди трахейнодышащих и всех членистоногих. Это связано с их высокоразвитыми адаптациями к жизни на суше. По сравнению с многоножками и скрыточелюстными насекомые захватили самые разнообразные экологические ниши на суше. Некоторые из них вторично перешли в воду, и играют существенную роль в пресноводных биоценозах.

Решающее значение в освоении суши насекомыми сыграли их адаптации в строении покровов, морфофункциональных особенностях выделительной, трахейной систем, в совершенствовании и функциональном многообразии органов движения – ног, ротовых аппаратов и появлении органов полета – крыльев. Кроме того, особенности эмбрионального и постэмбрионального развития насекомых обеспечили им большую независимость от факторов сухопутной среды обитания. В отличие от прочих трахейнодышащих, насекомые смогли значительно расширить свои экологические возможности.

Всего известно около 1 млн видов насекомых. Однако эта цифра, по-видимому, занижена. Некоторые энтомологи считают, что число видов насекомых достигает 2 и даже 3 млн. Ежегодно описывают десятки и даже сотни новых видов насекомых. И потому очевидно, что классификация насекомых еще не завершена.

Это самая процветающая группа животных на Земле как по числу видов и особей, так и по широте пространственного распределения и экологической дифференциации.

Величина насекомых разнообразна: от 0,2 мм до 300 мм. Подавляющее большинство представителей этого класса имеют в длину от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров, т.е. относятся к мелким животным.

Тело всех без исключения насекомых состоит из трех отделов: головы, груди и брюшка. Голова образовалась в результате слияния шести сегментов. Грудь состоит из трех сегментов, которые могут сливаться между собой (в особенности второй и третий сегменты). Количество сегментов в брюшке у взрослых насекомых колеблется у разных видов от 6 до 11, но во время эмбрионального развития у всех исследованных в этом отношении видов – 11 сегментов.

Хитиновый покров имеет уплотненные пластинки (склериты), которые соединены между собой тонкими, перепончатыми участками. Благодаря такому строению покрова тело насекомых сохраняет гибкость. Хитиновый покров головы образует прочную коробку, защищающую головной мозг. Каждый грудной сегмент имеет четыре склерита: спинку, или тергит, грудку, или стернит, и две боковых пластинки, или плеуриты. В брюшных сегментах развиваются только тергиты и стерниты, а плеуриты остаются перепончатыми.

На голове находятся: одна пара усиков (антенн), глаза и другие органы чувств, и ротовые конечности. Усики – многочленистые образования, форма и длина которых разнообразны. Различают нитевидные, гребневидные, булавовидные, пластинчатые, перистые и другие усики. К груди прикрепляются три пары ног и две пары крыльев. У большой группы насекомых (отряд двукрылых) редуцировались крылья второй пары, а у многих видов различных отрядов этого класса – обе пары. На брюшке ног нет, но остатки задних брюшных ног превратились в придатки, находящиеся около анального и полового отверстий.

Большинство насекомых чрезвычайно активные животные. Для обеспечения быстрого передвижения и приспособления к меняющейся среде они должны обладать высокоразвитой нервной системой.

Центральная нервная система насекомых, как правило, развита лучше, чем у других членистоногих, и строение ее значительно сложнее. Различные части центральной нервной системы насекомых выполняют, как и у других членистоногих, различные функции. Узлы брюшной нервной цепочки, расположенные в брюшке, регулируют работу органов дыхания, сердца и др. У ряда видов эти узлы могут сливаться друг с другом. Три узла брюшной цепочки, расположенные в груди, иннервируют ноги и крылья, а также другие органы. Передняя часть брюшной нервной цепочки сильно развита и играет весьма важную роль, так как от нее зависит работа ротовых конечностей и, кроме того, она согласует деятельность всех органов движения. Головные узлы сливаются и образуют головной мозг, состоящий из трех отделов: прото-, дейте- и тритоцеребрума. Многим насекомым, несомненно, свойственна способность к приобретению условных рефлексов.

Органы чувств разнообразны и воспринимают различные раздражения, исходящие из внешней среды, нередко совершенно незначитель-

ные по своей интенсивности. Так, например, некоторые насекомые ощущают присутствие 0,002% сахара (человек – не ниже 0,4%); самцы ряда видов бабочек, руководствуясь органами обоняния, отыскивают самок, находящихся от них на расстоянии нескольких километров. Органы обоняния сосредоточены у насекомых, главным образом, на усиках, а органы вкуса – преимущественно на различных придатках, окружающих рот. Насекомые как быстро передвигающиеся животные воспринимают малейшие изменения положения тела в пространстве. Насекомые хорошо ощущают изменения температуры. Многие насекомые издаются звуки и воспринимают их специальными органами. Подавляющее большинство видов имеет сложные глаза, иногда достигающие колоссальных размеров и насчитывающие десятки тысяч фасеток. Ряд видов, несомненно, различают цвета. Довольно широко распространены и простые глаза. У паразитов и форм, живущих в темноте (например, в пещерах), органы зрения редуцированы или совсем исчезают.

Мышечная система насекомых развита весьма хорошо. Она состоит из поперечнополосатых волокон, способных к необычайно частым сокращениям. Некоторые мышцы в состоянии сокращаться до 500 раз в сек. Поэтому многие представители рассматриваемого класса могут передвигаться очень быстро. Число мышц у одной особи и их разнообразие очень велики. Например, у гусеницы ивового древоточца насчитывают около 2000 мышц. Эти особенности мышечной системы обеспечивают сложные и разнообразные движения насекомых.

Ноги в зависимости от выполняемых ими функций устроены различно. Различают ноги: бегательные, прыгательные, роющие и др. Несмотря на разнообразие строения они состоят, как правило, из одних и тех же частей: тазика, вертлуга, бедра, голени и членистой лапки, обычно заканчивающейся коготками. Бегательная нога умеренно длинная, бедро мало отличается по длине от более тонкой голени, лапка хорошо развита. Прыгательная нога очень длинная, вертлуг почти редуцирован, бедро имеет мощно развитую мускулатуру, голень сравнительно тонкая и весьма удлинённая, лапка уменьшена – такое строение обеспечивает прыжки на большое расстояние. Роющая нога, в соответствии с выполняемой ею функцией, коротка и широка; вертлуг и голень имеют для копания зубцы; лапка превратилась в маленький придаток. Таким образом, в строении ног насекомых очень ярко проявляется единство формы и функции. Сходство же в строении ног говорит о происхождении от общих предков.

Крылья представляют собой тонкие, но прочные кутикулярные пластинки различной величины, в которых проходят уплотнённые жилки, состоящие из хитиновых тяжёлых, трахей, нервов и др. Крылья приводятся в движение многочисленными мышцами, отходящими от грудных члеников. Характер полета у разных видов различен. Насекомые с большими крыльями могут парить в воздухе и число взмахов

таких крыльев сравнительно невелико (несколько взмахов в секунду). У насекомых, отличающихся так называемым вибрирующим полетом, число взмахов крыла может достигать до 200 и больше в секунду. Таков полет пчел, многих мух и др. Скорость полета насекомых на коротких расстояниях может быть значительной, например бабочка-бражник пролетает 15 м в сек, т.е. около 50 км в час, пчела без груза – около 65 км, а с грузом – 15–30 км.

Крылья, как полагает большинство энтомологов, развились из боковых пластинчатых выростов грудных тергитов предков летающих насекомых. Эти выросты, возможно, служили для планирования, когда нелетающие насекомые спрыгивали с высоты. Впоследствии в месте соединения выростов с телом появились сочленения и постепенно описываемые придатки превратились в крылья.

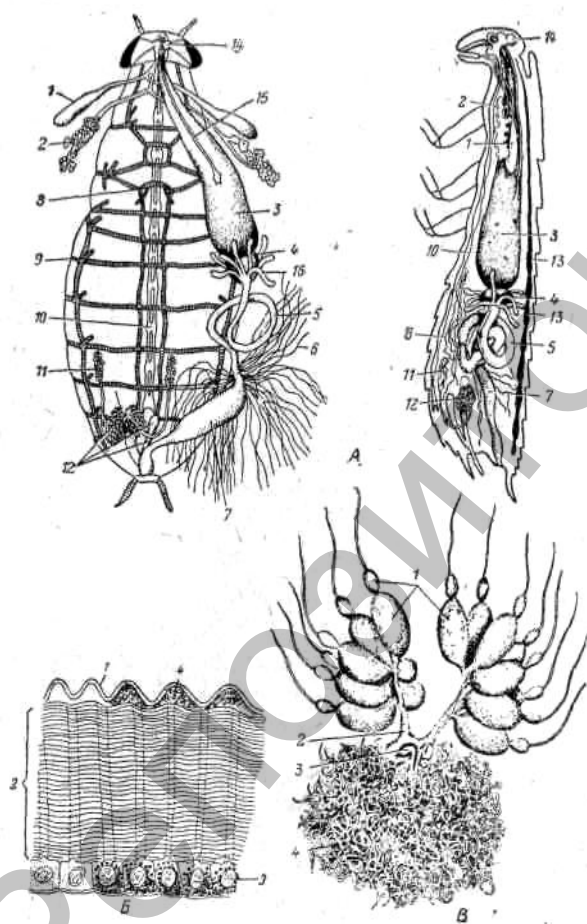


Рис. 38. **Анатомия насекомых (таракана):**

А – внутренние органы таракана (со спинной стороны и сбоку): 1 – резервуар слюнной железы, 2 – слюнная железа, 3 – зуб, 4 – мышечный (жевательный) желудок, 5 – средняя кишка, 6 – мальпигиевы сосуды, 7 – задняя кишка, 8, 9 – трахейная система, 10 – брюшная нервная цепочка, 11 – семенники, 12 – придаточные половые железы, 13 – сердце, 14 – головной мозг, 15 – симпатическая нервная система, 16 – слепые (пилорические) отростки средней кишки; Б – строение наружного покрова: 1 – наружный слой кутикулы, 2 – хитиновая кутикула, 3 – гиподерма, 4 – пигмент; В – половые органы самки: 1 – трубки яичника, 2 – яйцевод, 3 – семяприемник, 4 – придаточные железы.

Энергичная жизнедеятельность насекомых возможна благодаря интенсивному обмену веществ – процессам ассимиляции и диссимиляции. В процессах диссимиляции потребляется большое количество кислорода, перенос его осуществляется специальной дыхательной системой, которая состоит из массы трахей, обильно разветвляющихся во всех частях тела (рис. 38). Воздух попадает в трахеи через дыхальца, расположенные по бокам груди брюшка. Число их невелико

(например, у пчелы 10 пар). Дыхальца часто довольно сложно устроены и снабжены особыми запирательными аппаратами. От дыхалец идут крупные трахейные стволы, которые разветвляются на более мелкие, те в свою очередь ветвятся и т.д. Поступление воздуха в трахейную систему и выход его совершается в результате активной работы мышц брюшка и запирательных аппаратов трахей. Число дыхательных движений может быть 20–35 в минуту. У многих летающих насекомых главные продольные стволы трахей сильно расширены и играют роль воздушных мешков, значительно уменьшающих вес тела.

Интенсивность дыхания насекомых может быть очень большой и сопровождаться выделением большого количества тепла. Во время полета температура тела повышается и может значительно превосходить температуру окружающей среды.

Перенос веществ в теле насекомых в связи с большой интенсивностью их жизненных процессов должен совершаться очень быстро. Это достигается энергичной работой сердца, которое, как у всех членистоногих, лежит на спинной стороне и представляет собой трубку, состоящую из ряда соединенных между собой камер. В боковых стенках камер имеются отверстия с клапанами, открывающимися внутрь. Сзади сердце замкнуто, спереди продолжается в короткий сосуд, кровь из которого изливается между органами. К камерам сердца идут особые, так называемые крыловидные мышцы, сокращение которых способствует расширению сердца. Число сокращений сердца значительно, и изменяется в зависимости от физиологического состояния насекомого и условий окружающей его среды.

Кислород у насекомых разносится не кровью, а трахейной системой. Цвет крови чаще всего желтоватый. Гемоглобин имеется у немногих насекомых, поэтому кровь этих членистоногих редко окрашена в красный цвет. Кроме фагоцитов, в крови часто бывают в большом количестве желтоватые клетки – эноциты богатые питательными веществами. Эти вещества используются при выделении новой кутикулы, скорлупы яиц и т.д. Количество эноцитов в крови периодически меняется. Имеются и другие кровяные клетки. В кровь поступают гормоны, оказывающие сильное влияние на процессы жизнедеятельности и развития насекомых.

Интенсивно идущие в теле насекомых разнообразные процессы диссимиляции заканчиваются образованием большого количества веществ, которые необходимо удалить из организма. Главными органами выделения у насекомых являются мальпигиевы сосуды – тонкие трубочки (рис. 38), стенки которых состоят из однослойного эпителия. В отличие от аналогичных органов паукообразных, развивающихся из энтодермы, у насекомых они развиваются из эктодермы. Число описываемых органов различно и у разных видов колеблется от 2 до 150 и

больше; чаще всего их несколько десятков. Мальпигиевы сосуды поглощают из крови кислые продукты диссимиляции – мочевую кислоту и ее соли и выделяют их через заднюю кишку.

Щелочные продукты диссимиляции поглощаются особыми клетками – нефроцитами, лежащими вдоль сердца и в других частях тела. Поглощенные нефроцитами продукты диссимиляции не могут уже оказать на организм вредного влияния и отсюда не выводятся. Так как насекомые живут недолго, то такой способ удаления вредных веществ вполне эффективен.

Много продуктов обмена веществ, в том числе продуктов диссимиляции накапливаются в так называемом жировом теле, которое заполняет промежутки между органами. Жировое тело действительно по виду похоже на куски жира. Функции его разнообразны. В нем накапливаются продукты диссимиляции, поэтому жировое тело называют почкой накопления; указанные продукты из него уже не выходят. В жировом теле много запасных веществ (белков, жиров, гликогена и др.), которые потребляются или в периоды усиленной траты веществ (во время размножения, линьки и т.д.), или если нет поступления пищевых веществ (в период анабиоза, у взрослых насекомых, не имеющих ротового аппарата, и др.). Кроме того, жировое тело играет роль прокладки (амортизатора) между органами. Следует также иметь в виду, что часть ненужных веществ удаляется у насекомых в процессе линьки вместе со сбрасываемой старой кутикулой.

Большие затраты веществ и энергии, совершающиеся в процессах интенсивной жизнедеятельности насекомых, должны быть восполнены поступлением в организм значительного количества разнообразных питательных веществ. В отличие от других сухопутных членистоногих – паукообразных и многоножек, питающихся, главным образом, животной пищей, насекомые в большинстве своем питаются веществами растительного происхождения. Многие представители рассматриваемого класса живут за счет экскрементов и трупов различных животных и разнообразных органических остатков. Некоторые виды усваивают даже такие трудно перевариваемые продукты, как воск и шерсть. Кроме того, среди насекомых есть значительное количество хищных и кровососущих форм. Таким образом, пищевые ресурсы насекомых чрезвычайно разнообразны. Одни виды (монофаги) питаются однородными кормами, другие (полифаги) – разнообразными. Понятно, что и монофагия и полифагия могут быть выражены в различной степени.

Поиски пищи насекомыми облегчаются их большой подвижностью, в первую очередь способностью к полету и работой высокоразвитой нервной системы. В добывании пищи большую роль играют их ротовые конечности, строение которых весьма разнообразно. У представителей ряда групп насекомых ротовые конечности производят и

механическую обработку пищи. В целом пищеварительный аппарат устроен очень совершенно и обеспечивает переработку и усвоение разнообразных кормов.

Ротовые конечности всех членистоногих произошли из передних ног. Поэтому более древний ротовой аппарат тот, который состоит из сильно расчлененных частей. Сильно измененные ротовые конечности большей частью теряют свою членистость. На этом основании исходным ротовым аппаратом насекомых считают грызущий аппарат, в составе которого имеются многочленистые конечности.

Грызущий ротовой аппарат (рис. 39) насекомых (тараканы, прямокрылые, жуки и др.) сверху и спереди прикрыт широкой хитиновой пластинкой – верхней губой, которая является выростом хитинового покрова головы и никогда не была членистой конечностью.



Рис. 39. Ротовые аппараты насекомых.

А – ротовой аппарат грызущего типа (таракана); Б – ротовой аппарат грызуще-сосущего типа (пчелы); В – ротовой аппарат сосущего типа (бабочка); Г – ротовой аппарат колюще-сосущего типа (клоп); Д – ротовой аппарат колюще-сосущего типа (самки комара); Е – ротовой аппарат сосущего типа (самца комара); I – верхняя губа; II – верхние челюсти, или жвалы; III – нижние челюсти: 1 – подвесок (кардо), 2 – ствол (стипес), 3 – наружная лопасть, 4 – внутренняя лопасть, 5 – щупик; IV – нижняя губа: 6 – предподбородок, 7 – подбородок, 8 – наружная лопасть, 9 – внутренняя лопасть, 10 – щупик; V – подглоточник.

Под ней находятся две крепкие пластинки-жвалы, или верхние челюсти, усаженные на своих внутренних, обращенных друг к другу краях, зубцами. Жвалы, приводимые в движение мощными мышцами, служат для разгрызания и раздробления всевозможных твердых пищевых продуктов, умерщвления жертв и т.д. Жвалы насекомых, как и жвалы раков, образовались из членистых ног, но они сильно изменились и не имеют никакой членистости, в то время как на жвалах раков еще сохранились членистые щупики. Под жвалами находятся сложно устроенные нижние челюсти (или просто челюсти). Каждая из этих конечностей состоит из двух основных члеников: подвеска (кардо) и стволика (стипес). К последнему прикрепляется пятичленистый щупик и две лопасти – наружная и внутренняя. Первая представляет собой пластинку, обильно усаженную щетинками, вторая усажена на внутреннем крае толстыми крепкими щетинками и вверху имеет изогнутые крючки. Наружные лопасти прикрывают ротовой аппарат с боков, внутренние лопасти играют вспомогательную роль в механической обработке пищи, помогают удерживать ее и т.д. Снизу ротовой аппарат замыкается нижней губой, которая состоит из двух основных члеников – предподбородка и подбородка, двух трехчленистых щупиков, двух наружных лопастей и двух внутренних лопастей. Судя по удвоенному количеству лопастей и щупиков, нижняя губа развилась из двух конечностей, похожих на нижние челюсти, два основных членика которых срослись и образовали предподбородок и подбородок.

Следовательно, ротовой аппарат насекомых образовался из трех пар конечностей. Лопасти нижней губы играют некоторую роль в механической обработке пищи, а вся губа поддерживает ее снизу. На щупиках нижних челюстей и нижней губы, а также на других частях рассматриваемого аппарата и в ротовой полости имеется большое количество органов вкуса. На ротовых конечностях находятся и многочисленные осязательные нервные аппараты.

Грызуще-сосущий, или лакающий аппарат (рис. 39) насекомых (пчел, шмелей и других перепончатокрылых, добывающих нектар из цветков) близок в некоторых отношениях к грызущему аппарату и в то же время довольно сильно от него отличается. Жвалы велики, но лишены зубцов и имеют иную форму, так как их функции другие: они нужны для постройки сот, распечатывания ячеек, в которых развиваются личинки и куколки и для прогрызания пыльников цветов. Нижние челюсти, образующие вместе с нижней губой широкий канал (хоботок), по которому течет нектар цветков, изменились значительно сильнее. Их наружные лопасти сильно удлинились, и к ним приросли редуцированные внутренние лопасти; щупики очень малы. Характерной чертой нижней губы является длинный язычок, образовавшийся из внутренних лопастей, усаженный множеством коротких щетинок и имеющий желоб,

по которому течет густой нектар. Наружные лопасти, или добавочные язычки, совсем малы, а щупики, наоборот, очень велики.

Колюще-сосущий ротовой аппарат клопов и комаров претерпел еще большие изменения. Верхние и нижние челюсти превратились у них в длинные ротовые щетинки, которые лежат в хоботке, образовавшемся из нижней губы. Щетинки служат для прокалывания тканей и сосания. У комаров хорошо развиты щупики нижних челюстей, у клопов они отсутствуют. Верхняя губа, различно развитая, прикрывает ротовой аппарат сверху. Самцы комаров, не питающиеся кровью, а сосущие сок цветков, имеют более упрощенный ротовой аппарат: жвалы и нижние челюсти в нем отсутствуют, т.е. колющих щетинок нет.

Сосущий ротовой аппарат бабочек состоит из двух очень удлиненных нижних челюстей, не срастающихся между собой и образующих спирально закручивающийся в спокойном состоянии хоботок, служащий для сосания нектара. Остальные части ротового аппарата сильно редуцированы и лишь на остатке нижней губы сохранились короткие щупики.

Известны и другие ротовые аппараты насекомых. Так, например, у некоторых мух расширенные образования на нижней губе служат для слизывания гниющих веществ, а нижние челюсти редуцированы.

Рассмотрение ротовых аппаратов насекомых показывает, что они устроены различно в зависимости от различия их функций. В то же время в составе всех аппаратов имеются (в развитом или рудиментарном состоянии) одни и те же части: верхняя губа, жвалы (или верхние челюсти), нижние челюсти и нижняя губа. Сходство в строении ротовых аппаратов объясняется тем, что все насекомые произошли от общих предков, у которых были грызущие ротовые аппараты, состоящие из перечисленных выше частей.

Пищеварительная трубка начинается ротовой полостью. В нее открываются губные железы (часто называемые слюнными), выделения которых смачивают пищу и выполняют другие функции. У пчел сок этих желез способствует превращению нектара в мед (дисахариды при этом превращаются в легче усваиваемые моносахариды); у ряда бабочек он превращается в шелковые нити, из которых образуется кокон и т.д. Ротовая полость короткой глоткой соединяется с пищеводом, задняя часть которого у многих насекомых расширяется в зоб. Последний служит резервуаром для накопления пищи, но в нем может происходить некоторое изменение ее. Так, превращение нектара в мед у пчел совершается именно в зобу (медовом желудке). За пищеводом у многих насекомых следует мышечный желудок – небольшая камера с кутикулярными утолщениями, в которой совершается механическая обработка пищи. Мышечный желудок хорошо развит у видов, потребляющих твердые продукты. Все перечисленные выше части пищева-

рительного аппарата относятся к переднему его отделу, который развивается из эктодермы и выстлан хитиновой кутикулой.

Средняя кишка (энтодермального происхождения) сравнительно небольшой длины, но в ней совершаются важнейшие процессы: переваривание составных частей пищи и всасывание продуктов расщепления. Отдельных пищеварительных желез, как у ракообразных и паукообразных, у насекомых нет, но стенки средней кишки выделяют активные ферменты, которые способствуют быстрому разложению белков, углеводов, жиров и других органических веществ. Поверхность средней кишки увеличивается благодаря наличию слепых отростков, расположенных в начале кишки, и складчатому строению ее стенок.

После средней кишки идет довольно объемистая и длинная задняя кишка, развивающаяся из эктодермы. В ней всасывается вода и некоторые вещества и формируются экскременты. Анальное отверстие открывается на заднем конце тела. Общая длина кишечника в известной степени зависит от характера пищи. Как правило, она больше у растительоядных форм – может в десять раз превосходить длину тела.

Размножение исключительно половое; широко распространен партеногенез. Все насекомые, за немногими исключениями, раздельнополы. У многих видов хорошо выражен половой диморфизм (так, например, самцы могут отличаться более яркой окраской, крупными размерами, очень сложным строением антенн, наличием разных придатков и т.д.). Высокое развитие нервной системы и совершенные способы передвижения обеспечивают встречу самцов и самок.

Мужской половой аппарат состоит из двух семенников, двух семяпроводов, переходящих в непарный семяизвергательный канал, придаточных желез и совокупительных органов. Строение последних может быть очень сложным и у разных, даже близких видов, весьма различным. Живчики перед выходом из полового аппарата объединяются выделениями придаточных желез в особые скопления, а у многих видов они находятся в особых мешочках – сперматофорах.

Женский половой аппарат состоит из двух яичников, двух яйцеводов, впадающих в непарное влагалище, придаточных желез и семеприемника. У многих насекомых, кроме того, имеются совокупительная сумка и яйцеклад. Яичники образованы яйцевыми трубочками, число которых в одном яичнике у разных видов различно: от одной до нескольких десятков и даже больше ста (у пчелы до 180). Передние концы трубочек очень тонкие, по мере продвижения к яйцеводам яйца становятся крупнее и трубочки утолщаются. Совокупительная сумка служит для приема мужского совокупительного органа и открывается во влагалище или самостоятельно наружу. Из сумки живчики попадают в семеприемник, где у некоторых насекомых могут находиться очень долго (у пчелы до пяти лет). Яйца по мере созревания оплодо-

творяются живчиками из семеприемника и откладываются в почву, на разные предметы, растения, иногда на других животных (у ряда водных и паразитических насекомых). Сок придаточных желез склеивает яйца, объединяет их в группы, служит для прикрепления их и т.д. У многих видов имеются специальные яйцеклады, образовавшиеся из рудиментов брюшных ножек, облегчающие помещение яиц на некоторую глубину в почву, в ткань растений, тело других животных и т.д.

Многие насекомые в течение длительного времени размножаются партеногенетически. Так, у тлей в теплое время года встречаются только самки и ряд поколений этих насекомых развивается из неоплодотворенных яиц. Самцы появляются осенью и цикл завершается нормальным половым размножением. Из оплодотворенных осенью яиц тли выходят на следующий год. Следовательно, половое размножение играет большую роль в подготовке насекомых к неблагоприятным условиям холодного времени года. Значение партеногенеза состоит в том, что при этом способе размножения быстрее происходит увеличение потомства, так как все особи являются самками и все откладывают яйца. Партеногенез имеет большое значение для тех животных, которые подвергаются, подобно тлям, массовой гибели вследствие малой их защищенности от врагов. У пчел самцы (трутни) всегда развиваются из неоплодотворенных яиц, и партеногенез в этом случае служит средством определения пола. Партеногенетическое размножение происходит не только у взрослых, но и у личинок некоторых насекомых, что было впервые выяснено русским зоологом Н.П. Вагнером.

Русский зоолог А.А. Тихомиров в 80-х годах девятнадцатого столетия доказал в ряде опытов, что яйца тутового шелкопряда, которые нормально развиваются только после оплодотворения, можно заставить различными искусственными способами (действием кислоты, механическими раздражениями) развиваться без оплодотворения. Это явление получило название искусственного партеногенеза. Впоследствии искусственное развитие яиц без оплодотворения путем применения различных раздражителей было осуществлено в различных группах беспозвоночных и позвоночных животных.

Вариантом партеногенеза является педогенез – размножение без оплодотворения на личиночной фазе развития. Это особый путь развития насекомых, когда созревание гонад опережает другие органы. Так, например, некоторые виды комариков-галлиц размножаются на личиночной фазе. Личинки старших возрастов рожают личинок младших возрастов. Педогенез отмечен для одного из видов жуков, личинки которого частично откладывают яйца, частично рожают личинок. Педогенез в дополнение к обоеполюму размножению увеличивает численность вида.

У некоторых насекомых наблюдается еще один способ размножения – полиэмбриония. Это бесполое размножение зародышей. У ряда паразитических насекомых, например у наездников, которые откладывают яйца в личинок других насекомых, наблюдается размножение эмбрионов. Это полезное приспособление у паразитических насекомых, обеспечивающее резкое увеличение численности.

### **Жизненные циклы насекомых**

В отличие от онтогенеза насекомых, жизненный цикл – это повторяющаяся часть непрерывного процесса развития вида. Так, в наиболее типичном случае у насекомых жизненный цикл складывается из двух сопряженных и отличающихся между собой морфофизиологически онтогенезов самцов и самок, размножающихся половым путем и воспроизводящих себе подобных. А у партеногенетических видов жизненный цикл характеризуется лишь одним типом онтогенеза самок.

Жизненные циклы насекомых разнообразны по типам размножения, составу поколений и их чередованию. Можно выделить следующие типы жизненных циклов насекомых.

1. Жизненные циклы без чередования поколений с обоеполым половым размножением. Это наиболее распространенный тип жизненного цикла, характерный для диморфных видов, состоящих только из самцов и самок, размножающихся половым путем. Таковы циклы у большинства жуков, бабочек, клопов.

2. Жизненные циклы без чередования поколений с партеногенетическим размножением. Такие виды мономорфные, состоящие только из партеногенетических самок, откладывающих яйца без оплодотворения.

Партеногенетические виды особенно часто встречаются среди тлей, листоблошек и других равнокрылых.

3. Редчайшим типом жизненного цикла у насекомых является цикл без чередования поколений с половым размножением гермафродитных видов.

Известен американский вид мухи, состоящий только из гермафродитных особей. На ранних фазах развития имаго функционируют как самцы, а на поздних – как самки. Поэтому все особи откладывают яйца, что повышает численность вида.

4. Жизненные циклы без чередования поколения с половым размножением и факультативным партеногенезом у полиморфных видов, например у общественных насекомых (пчелы, муравьи, термиты). Такие жизненные циклы осложнены тем, что самки откладывают наряду с оплодотворенными яйцами и партеногенетические, из которых, например, у пчелиных развиваются гаплоидные самцы – трутни, а из оплодотворенных – самки и рабочие особи женского пола. Подобно развиваются некоторые наездники, трипсы, кокциды.

У других видов факультативный партеногенез проявляется по-другому: из неоплодотворенных яиц развиваются не самцы, а самки. Но в этом случае у самок восстанавливается диплоидный набор хромосом путем слияния гаплоидных ядер. Такое развитие известно у некоторых палочников, саранчовых, пилильщиков, кокцид.

5. Жизненные циклы с чередованием полового поколения и партеногенетического (гетерогония). У многих тлей и филлоксеры, кроме полового поколения крылатых самцов и самок, имеется несколько сменяющихся поколений партеногенетических самок, крылатых или бескрылых.

6. Жизненные циклы с чередованием полового поколения и нескольких поколений с педогенезом. Например, у некоторых комариков-галлиц после полового размножения, в котором участвуют самцы и самки, происходит партеногенетическое размножение личинок (педогенез). После нескольких поколений размножающихся личинок, отмирающих после живорождения, себе подобных, последнее поколение личинок окукливается и дает крылатых самок и самцов.

7. Жизненные циклы с чередованием полового поколения (самцов и самок) с бесполом. После полового размножения самки откладывают оплодотворенные яйца, которые претерпевают полиэмбрионию. Это бесполое размножение на фазе зародыша. Яйцо претерпевает дробление, и зародыш на фазе морулы начинает размножаться путем почкования. Из одного яйца может образоваться несколько десятков зародышей. Такие циклы по типу метагенеза характерны для некоторых паразитических насекомых – наездников, а также для растительноядных галлообразователей, например орехотворок.

### **Сезонные циклы насекомых**

Если под жизненным циклом понимается циклически повторяющаяся часть морфогенеза вида от одной фазы развития до одноименной, то под сезонным циклом развития понимается характеристика развития вида в течение сезонов одного года (от зимы до зимы).

Так, например, жизненный цикл майского жука протекает в течение 4–5 лет (от яйца до половозрелых имаго), а для сезонного цикла этого вида характерно, что весной перезимовавшие личинки окукливаются и молодые жуки размножаются. Летом, осенью и зимой встречаются их личинки разных возрастов. Число поколений, развивающихся в течение года, называется вольтинностью.

Различаются виды, дающие несколько поколений в год. Это поливольтинные виды. Например, комнатная муха может давать 2–3 поколения за сезон и зимует в фазе имаго. Большинство насекомых моновольтинные, дающие одно поколение за год.

Сезонные циклы насекомых в природе характеризуются календарными сроками встречаемости различных фаз развития. Важными

особенностями сезонных циклов видов являются сроки их активной жизни и диапаузы (временной задержки, развития) зимней или летней.

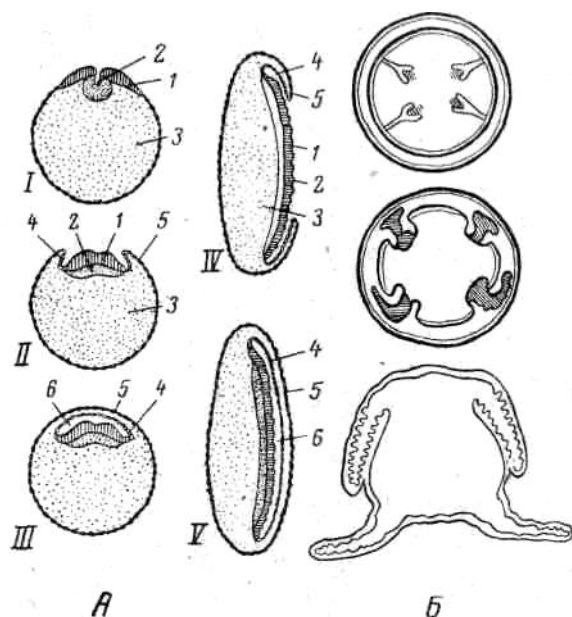


Рис. 40. Развитие насекомых (схемы):

А – образование зародышевых листков и оболочек: I, II, III – поперечные разрезы; IV, V – продольные разрезы. 1 – эктодерма, 2 – слой, из которого образуются энтодерма и мезодерма, 3 – желток, 4 – амнион, 5 – сероза, 6 – амниотическая полость; Б – развитие органов из имагинальных дисков (на рисунках показано развитие одной пары крыльев и одной пары ног, диски заштрихованы).

полоска дробится на множество клеток, которые вскоре располагаются в два слоя: наружный и внутренний. Наружный слой является эктодермой, а внутренний после ряда преобразований дает начало энтодерме и мезодерме. В процессе развития весь зародыш разделяется на сегменты, при этом мезодерма, как и у кольчатых червей, состоит из двух рядов зачатков – левых и правых. На сегментах, в том числе и на брюшных, появляются зачатки конечностей.

Изучение эмбрионального развития насекомых показывает, что они произошли от членистоногих, состоящих из большого количества сегментов и имевших ноги на всех сегментах. В начале развития над зародышем образуется двойная складка. Наружный слой этой складки называется серозой, а внутренний – амнионом. Эти зародышевые оболочки наполнены жидкостью и защищают эмбрион от вредных последствий различных сотрясений и высыхания.

Постэмбриональное развитие у насекомых происходит с превращением (метаморфозом), но в различных отрядах этого класса оно

Регуляцию жизненных циклов видов в соответствии с местными сезонными явлениями обеспечивают факторы среды и нейрогуморальная система организма.

Яйца насекомых богаты желтком, на поверхности которого находится слой протоплазмы, подвергающийся дроблению (рис. 40).

В связи с этим исследование процессов развития довольно затруднительно и некоторые ученые считали, что у насекомых нет зародышевых листков как у других многоклеточных животных. Однако трудами А.О. Ковалевского и его последователей было доказано, что у насекомых органы тоже образуются из трех зародышевых листков. Находящаяся на поверхности яйца зародышевая

протекает по-разному. По характеру постэмбрионального развития насекомых можно разделить на две большие группы. У одних насекомых (например, у саранчи, тлей, клопов, вшей и др.) из яиц развиваются личинки, которые довольно сильно похожи на взрослых, но отличаются от последних отсутствием крыльев, другой окраской, иным отношением к среде, недоразвитием половых органов и т.д. Они несколько раз линяют, растут и становятся все более похожими на взрослых. Такой тип развития называется развитием с неполным превращением.

У других насекомых (например, у жуков, блох, пчел, бабочек, мух и др.) из яиц развиваются личинки, совсем не похожие на взрослых и ведущие другой образ жизни. Эти личинки, как правило, червеобразны, сегментация их тела гомономная, усики и ноги (если они имеются) короткие, ротовые конечности чаще всего грызущие, глаза (если они имеются) простые, внутреннее строение в общем более примитивное, чем у взрослых форм и т.д. Такой тип развития называется развитием с полным превращением, ибо личинки становятся взрослыми формами только после полного изменения (превращения) их организации. Оболочки куколки лопаются и выходит взрослое насекомое – имаго, совсем не похожее на личинку.

Строение личинок и куколок разнообразно. Различают несколько типов строения личинок насекомых с полным превращением: 1) личинки с хорошо развитой головой и тремя парами ног на грудных члениках – большинство жуков; 2) личинки с развитой головой и ногами не только на грудных сегментах, но и на брюшных – гусеницы бабочек; 3) личинки с выраженной головой и лишенные ног – пчелы; 4) личинки, не имеющие выраженной головы и лишенные ног – мухи, овода. Известны и другие типы строения личинок.

Различают три типа куколок. У свободной куколки (пчелы, жуки и др.) хорошо заметны расчленение тела, усики, роговые конечности, ноги, крылья, глаза и некоторые другие части тела будущего взрослого насекомого. У покрытой куколки (бабочки) видны лишь тесно прижатые друг к другу конечности и крылья. У бочонковидной куколки (мухи) сохраняется оболочка последней личиночной стадии – она напоминает собой бочоночек и никаких признаков имаго не видно. Покрытые куколки у ряда бабочек заключены в коконы, образующиеся из нитей, выделяемых губными железами. У таких куколок до снятия кокона тоже не видны признаки взрослого насекомого.

Насекомые с полным превращением появились в процессе эволюции позднее, чем насекомые с неполным превращением. По-видимому, сначала различия между молодыми и взрослыми насекомыми были незначительны, те и другие вели сходный образ жизни. Постепенно указанные различия возрастали, так как было выгодно, чтобы разные стадии одного и того же вида вели несходный образ

жизни и между собой не конкурировали. Усиление различий между личинками и имаго привело к возникновению стадии покоя – куколки.

Продолжительность развития у разных видов насекомых от яйца до половозрелого состояния весьма различна. Многие насекомые развиваются очень быстро: свиная вошь – 29–33 дня, комнатная муха – 14–33 дня и т.д. У большого количества видов развитие длится несколько месяцев. Наконец, известно немало насекомых, у которых развитие продолжается несколько лет, например, у жука-кузьки – 2 года, у майского хруща – четыре. Интересно, что у насекомых с длительным развитием продолжительность жизни взрослых стадий мала. Так, у майского жука имаго появляется только в последний год жизни, и активная жизнь его продолжается всего около месяца. Таким образом, взрослые формы многих видов насекомых появляются только для того, чтобы обеспечить процессы размножения и содействовать, благодаря способности к полету, распространению потомства. Неудивительно поэтому, что у многих видов (например, у оводов) взрослые формы не питаются.

У различных видов насекомых могут происходить остановки развития, или диапаузы. Эти явления свойственны, например, тутовому шелкопряду. У так называемых моновольтинных пород отложенные яйца развиваются сначала только пять дней, в течение которых успевают совершиться лишь некоторые эмбриональные процессы. Затем развитие приостанавливается на десять месяцев и возобновляется только весной следующего года, когда оно заканчивается в течение пятнадцати дней образованием гусеницы. У других пород того же вида, так называемые бивольтинных, первое поколение развивается без периода покоя, но отложенные им яйца испытывают диапаузу, зимуют и заканчивают свое развитие только в следующем году. Есть поливольтинные породы, которые дают несколько поколений в год, но последнее поколение развивается все-таки с диапаузой. Интересно, что если диапаузирующие яйца не подвергнутся воздействию холода, то они не способны к завершению развития. Диапауза может произойти на любой стадии развития насекомого: яйца, личинки, куколки, имаго. Диапаузы в развитии наблюдаются и в других группах животных. Диапаузы имеют большое значение для организмов. Благодаря диапаузам гусеницы ряда видов вылупляются именно тогда, когда условия для их развития наиболее благоприятны, например, весной – в это время развивается растительность, которой они питаются. Во время диапаузы устойчивость организмов к внешним воздействиям резко повышается. Диапаузу во многих случаях можно снять различными искусственными способами: действием холода, разных кислот, чистого кислорода, электрических разрядов.

## **КЛАССИФИКАЦИЯ КЛАССА НАСЕКОМЫХ (INSECTA-ЕСТОГНАТНА)**

В основу подразделения класса насекомых на крупные систематические категории – подклассы, инфраклассы, отряды положены такие важнейшие особенности, как строение крыльев, ротового аппарата, тип постэмбрионального развития. Дополнительно используются и другие диагностические признаки.

Для таксономической характеристики родов и видов насекомых используется полный арсенал морфологических признаков, но при этом ведущее значение имеют жилкование крыльев, вариации в строении ротового аппарата, конечностей, гениталий. В последнее время шире используются микроморфологические признаки: состав и строение щетинок (хетом), сенсилл, структуры кутикулы и др.

Согласно современным воззрениям, класс насекомых подразделяется на два подкласса: подкласс Первичнобескрылые (Apterygota) и подкласс Крылатые (Pterygota).

### **Подкласс Первичнобескрылые – Apterygota**

К этому подклассу относятся самые примитивные представители насекомых, ближе других групп этого класса стоящие к многоножкам. Крылья у них отсутствуют и нет основания полагать, что они исчезли вторично, как это произошло у многих видов подкласса крылатых насекомых: вшей, ряда жуков, блох и др. У многих сохраняются рудименты брюшных ног. Некоторые представители рассматриваемого подкласса, благодаря наличию особых придатков на брюшке (видоизмененных брюшных ножек), хорошо прыгают. Ротовые конечности – грызущие. Глаза, как правило, простые и лишь у некоторых видов – сложные. У большинства нет мальпигиевых сосудов или они слабо развиты. Сохраняются видоизмененные метанефридии.

Зародышевых оболочек нет. У ряда видов между личиночными и взрослыми формами могут быть довольно значительные различия. Первичнобескрылые – в большинстве своем мелкие формы, обитающие в почве, во мху и т.д. и питающиеся органическими остатками. Подкласс делится на несколько отрядов. Практического значения не имеет.

### **Подкласс Крылатые – Pterygota**

Огромное большинство представителей этого подкласса имеет крылья. Остальные же происходят от крылатых предков, но крылья у них атрофировались в результате приспособления к паразитизму или к иному образу жизни, при котором крылья не нужны. Брюшных ног у взрослых форм нет. Ротовые конечности разнообразны. Подавляющее большинство имеет сложные глаза. У всех имеются мальпигиевые сосуды, а видоизмененных метанефридиев нет. Есть зародышевые обо-

лочки. Развитие с неполным или полным превращением. Подкласс состоит из большого количества отрядов (свыше 30), из которых далее рассматриваются лишь наиболее важные в практическом отношении.

При классификации крылатых насекомых учитываются разные признаки, но наибольшее значение придается характеру постэмбрионального (послезародышевого) развития, строению крыльев и ротовых конечностей. Насекомые с неполным превращением появились раньше, чем насекомые с полным превращением. Обе пары крыльев сначала были сходны, но по мере эволюции различия между ними возрастали, а у одного большого отряда – двукрылых – задняя пара совсем исчезла. У самых древних представителей этого подкласса крылья не складывались вдоль спины, а были расположены перпендикулярно к продольной оси тела. Грызущие ротовые конечности появились раньше, чем ротовые конечности иных типов. В новейших классификациях большое значение придают строению мышечной системы. Следует иметь в виду, что разные признаки не всегда меняются параллельно и одни из них могут измениться больше, чем другие. Так, например, у жуков развитие с полным превращением и крылья сильно изменены по сравнению с первоначальными крыльями, однако ротовые конечности у них грызущие, т.е. более древнего типа.

### **Инфракласс Древнекрылые насекомые – Palaeoptera**

Крылья никогда не складываются вдоль спины, а расположены перпендикулярно к продольной оси тела. У ряда видов крылья в спокойном состоянии подняты вверх. Такие крылья были свойственны насекомым, которые жили в палеозойской эре. Сейчас они сохранились у немногих групп насекомых.

**Отряд Стрекозы – Odonata.** Хищные, хорошо летающие насекомые с большими сложными глазами (рис. 41).

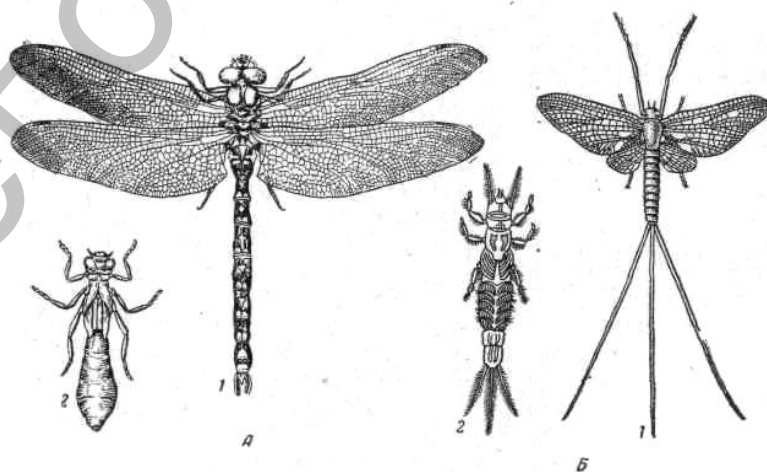


Рис. 41. Древнекрылые насекомые.

А – стрекоза большое коромысло: 1 – взрослая форма, 2 – личинка; Б – поденка эфемера: 1 – взрослая форма, 2 – личинка.

Ротовые конечности грызущие. Развитие с неполным превращением совершается в воде.

Взрослые поедают вредных насекомых и этим приносят пользу. Личинки служат пищей для рыб. В то же время личинки уничтожают большое количество животных, являющихся кормом рыб, а более крупные из них нападают на мальков и мелких рыб. Стрекозы могут быть промежуточными хозяевами некоторых паразитических червей. К древнекрылым причисляют и отряд поденок.

### **Инфракласс Новокрылые насекомые – Neoptera**

#### **Насекомые с неполным превращением – Hemimetabola**

**Отряд Прямокрылые – Orthoptera.** Ротовые конечности грызущие. Крылья прямые, передние – более жесткие и узкие, задние – широкие и мягкие. Задние ноги обычно прыгательные. У большинства видов есть яйцеклад. К этому отряду относятся кузнечиковые, сверчковые, саранчовые, таракановые и др.

Из прямокрылых многие виды причиняют значительный вред сельскому хозяйству, поедая культурные растения. Особенно опасна перелетная, или азиатская саранча – *Locusta migratoria*. До появления крыльев саранча передвигается только при помощи ног, после она совершает довольно продолжительные полеты. Яйца откладываются самками в землю в особых «кубышках», образующихся из выделений женского полового аппарата, к которым пристают кусочки земли. В годы массового размножения саранча, передвигаясь, может за короткий срок уничтожить огромные поля.

**Отряд Пухоеды и власоеды – Mallophaga.** Мелкие, уплощенные, бескрылые насекомые, паразитирующие на птицах и млекопитающих. Голова большая, значительно шире груди, глаза редуцированные или отсутствуют. Ротовые конечности грызущие, хотя и довольно сильно измененные. Питаются чешуйками эпидермиса, волосами, перьями, пухом. Могут заглатывать кровь, выступающую из пораненных мест кожи. Вызывают выпадение волос или перьев, зуд, загрязняют кожу.

Животные, в покровах которых поселились эти насекомые, становятся беспокойными, теряют в весе, легче подвергаются различным заболеваниям и т.д. Заражение происходит при непосредственном контакте здорового животного с больным. Паразиты вне тела хозяина довольно быстро погибают (2–3 дня).

Подавляющее большинство представителей рассматриваемого отряда живут на птицах, в частности на курах встречается восемь различных видов. Из млекопитающих власоеды поражают крупный и мелкий рогатый скот, собак и кошек. Некоторые виды являются промежуточными хозяевами ленточных червей. Так, в теле власоедов, паразитирующих на собаках, встречаются финны собачьего цепня. Меры борьбы с власоедами и пухоедами те же, что и со вшами.

**Отряд Вши – Anoplura.** Мелкие, бескрылые насекомые паразитируют только на млекопитающих. Голова небольшая, суженная. Глаза у вшей, паразитирующих на человеке, хорошо заметны, а у вшей домашних животных – слабо заметны или совсем отсутствуют. Ротовые конечности колюще-сосущие, питаются кровью. Яйца называются гнидами.

На разных видах млекопитающих паразитируют разные виды вшей. Из домашних животных особенно страдают от этих паразитов свиньи и лошади, но вши встречаются и на крупном рогатом скоте, козах, собаках, кроликах и т.д. На человеке паразитируют, три вида вшей: головная, платяная и лобковая. Первые два вида близки друг другу. Полагают, что платяная вошь произошла от головной. Вши изнуряют своих хозяев и могут быть переносчиками опасных инфекционных заболеваний. Головная и платяная вши переносят возбудителей сыпного тифа, возвратного тифа и других болезней.

**Отряд Равнокрылые – Homoptera.** Мелкие растительноядные насекомые. Ротовые конечности колюще-сосущие. Обе пары крыльев сходно устроены: передние больше задних. Много бескрылых форм. Широко распространен партеногенез. Многие представители этого отряда (из которых особенно известны тли) – опаснейшие вредители огородных, фруктовых, полевых и других полезных растений. Некоторые виды (например, опасный вредитель винограда – филлоксера) часть своей жизни проводят на подземных частях растений. К этому же отряду относятся листоблошки – опасные вредители фруктовых деревьев; червецы – совсем мелкие, малоподвижные или неподвижные насекомые, самки которых покрыты щитками из воскообразных выделений и других веществ, опасные вредители плодовых, лесных и садовых растений, главным образом на юге; цикады (самцы ряда видов издадут громкие звуки) и др.

**Отряд Полужесткокрылые, или клопы – Heteroptera.** Полужесткокрылые родственны равнокрылым и часто объединяются вместе с ними в один отряд – хоботных. Большинство живет за счет растений, меньшинство – хищники или паразиты животных. Ротовые конечности колюще-сосущие. Передние крылья полужесткие: проксимальная часть жесткая, дистальная – мягкая. Задние крылья мягкие, перепончатые. Широко распространены пахучие железы, выделения которых имеют очень неприятный запах. Места обитания разнообразны, ряд видов живет в пресных водоемах, а представители одного рода даже в океане.

Среди клопов много вредителей сельскохозяйственных растений: хлебных злаков (клопы-черепашки), кормовых растений (люцерновый клоп и др.), овощей (капустный клоп и др.) и др. Некоторые клопы-хищники живут в пресных водоемах (гладыши, водяной скорпион и др.), нападают на мальков и маленьких рыб.

Неприятным паразитом человека является постельный клоп. Возможно, он является переносчиком некоторых инфекционных заболеваний. Близкие к нему виды – паразиты летучих мышей, голубей, ласточек. Клопы, паразитирующие на птицах, могут сильно размножиться в помещениях, где содержатся куры, и причинять им существенный вред.

### **Насекомые с полным превращением – Holometabola**

**Отряд Жесткокрылые, или жуки – Coleoptera.** Самый большой отряд насекомых. Образ жизни весьма разнообразен. Ряд видов обитает в воде. Ротовые конечности грызущие. Передние крылья превратились в жесткие защитные крышки – элитры. Задние крылья мягкие, длинные и служат для полета. У ряда видов крылья редуцированы. Личинки многих жуков имеют хорошо развитую голову с жвалами и три пары ног на грудных члениках. Личинки, живущие в почве, растительных тканях и т.д., обычно толстые и конечности у них более или менее сильно редуцированы. Куколки свободные.

Многие жуки причиняют большой вред. Среди них имеются: вредители полевых культур (щелкуны, чернотелки, хлебная жужелица, жук-кузья, хлебные блошки, клеверный долгоносик, свекловичный долгоносик, свекловичная щитовоска и др.), садовых культур (кравчик, мраморный хрущ, яблонный, вишневый, сливовый и виноградный слоники и др.), огородных культур (огородные блошки, капустный листоед, колорадский жук и др.), леса (короеды-заболонники, лубоеды, типограф, усачи, хрущи и др.). Многие виды портят пищевые продукты (хлебный точильщик, мучные хрущаки, амбарный долгоносик, кожеед ветчинный и др.). Хищные водные жуки (плавунцы и др.) могут приносить большой вред в прудовом рыбоводстве.

Известны и полезные виды жуков: навозники, могильщики, мертвоеды, карапузики и др., поедающие мертвых животных и разлагающиеся органические остатки; хищные жуки (жужелицы, божьи коровки и др.), истребляющие вредных насекомых – тлей, различных гусениц и т.д.

**Отряд Перепончатокрылые – Hymenoptera.** Состав этого большого отряда весьма разнообразен, поэтому трудно дать общую его характеристику. К перепончатокрылым относятся: рогахвосты, пилильщики, орехотворки, наездники, пчелы, шмели, осы, муравьи и многие другие. Крылья относительно небольшие, твердоперепончатые, часто с упрощенным жилкованием, задние меньше передних. У большинства видов между грудью и брюшком имеется резкое сужение, причем первый сегмент брюшка присоединен к грудным сегментам. Ротовые конечности различны: от чисто грызущих до лижущих,

сосущих. У самок всегда имеется яйцеклад, у многих измененный в жало. Личинки, как правило, безногие, червеобразные, иногда с плохо выраженной головой; реже личинки (пилильщиков и др.) имеют грудные и брюшные ноги и похожи на гусениц. Куколка свободная. У многих перепончатокрылых нервная система высоко развита и их нервная деятельность, проявляющаяся в устройстве гнезд, обеспечении потомства пищей и т.д., очень сложна. Среди представителей этого отряда много видов, живущих большими сообществами (пчелы, муравьи и др.). В состав таких сообществ могут входить разные особи: самцы, самки, откладывающие яйца; самки с недоразвитыми половыми органами, занятые добыванием пищи, охраной и кормлением потомства и т.д. Личинки многих видов ведут паразитический образ жизни в теле других насекомых, тканях растений и т.д.

Практическое значение перепончатокрылых очень велико. Многие из них приносят огромную пользу: пчелы (несколько видов и множество пород) дают такие ценные продукты, как мед и воск; пчелы, шмели и другие опыляют многие сельскохозяйственные растения; наездники, хальциды, толстоножки, яйцееды откладывают яйца на тело или чаще в тело многих вредных насекомых, а также в их яйца; орехотворки, развивающиеся на стадии личинки в тканях дуба, образуют особые разрастания этих тканей – галлы – чернильные орешки, которые до недавнего времени употреблялись для дубления кож и т.д.

Из полезных перепончатокрылых на первом месте стоит медоносная пчела *Apis mellifera*. Пчелы живут семьями. В каждой семье имеется одна матка-самка, несколько сот трутней-самцов и несколько десятков тысяч рабочих пчел-самок с недоразвитыми половыми органами. Матки и трутни выполняют только одну функцию – размножения. Рабочие пчелы в течение своей жизни последовательно выполняют многие работы в улье: чистят ячейки, из которых они вышли; кормят личинок (сначала 4–6 дневных, а потом 1–3 дневных); принимают от пчел-сборщиц пищу и перерабатывают нектар в мед; чистят и строят соты; при помощи взмахов крыльев вентилируют улей, и регулируют температуру и влажность в нем, охраняют улей, наконец, совершают полеты за нектаром и пыльцой. Последовательность работ в зависимости от различных условий может меняться. Строение матки, трутней и рабочих пчел, в соответствии с различием выполняемых ими функций, не сходно. Рабочие пчелы имеют ротовой аппарат, приспособленный для сбора нектара, а ножки – для сбора и переноса пыльцы (последняя в виде «обножки» переносится на задних ножках), на брюшке имеются железы, выделяющие воск. Ротовые железы рабочих пчел вырабатывают «молочко», необходимое для кормления личинок в первые дни их жизни (а личинок, из которых развиваются матки, в течение всей жизни), в зобу у них происходит переработка

нектара в мед и т.д. Указанные особенности рабочих пчел у маток и трутней отсутствуют. Матки значительно крупнее рабочих пчел, у них сильно развито брюшко, крылья более короткие. У рабочих пчел и маток на конце брюшка имеется жало. Трутни, как и матки, достигают больших размеров, у них сильно развиты усики, на которых находятся органы обоняния, и глаза, что облегчает им поиски матки; жала нет. Матка оплодотворяется только один раз в жизни. Трутень после полового акта умирает. Матка откладывает огромное количество яиц – 150000–200000 за один сезон. Трутни развиваются только из неоплодотворенных яиц. Ячейки, в которых развиваются матки, рабочие пчелы и трутня, устроены по-разному и питание личинок не сходно. Личинка лишена ног и имеет червеобразную форму, куколка свободная. Продолжительность развития: матки – 15 дней, трутня – 24 дня, рабочей пчелы – 21 день. На зиму трутня изгоняют из улья и погибают, количество рабочих пчел уменьшается в несколько раз.

**Отряд Чешуекрылые, или бабочки – Lepidoptera.** Огромный отряд, вероятно, появившийся позднее остальных насекомых. Почти все бабочки растительноядны. Крылья, за редкими исключениями, покрыты микроскопическими чешуйками разнообразной формы, величины и окраски, которые в совокупности образуют различный рисунок, характерный для каждого вида. Передние и задние крылья не одинаковы. Ротовые конечности, за исключением немногих низших форм, сосущие. Личинки, или гусеницы, с грызущими ротовыми конечностями, имеющие, кроме грудных ног также брюшные. Куколка у подавляющего большинства видов покрытая, у ряда видов – заключенная в кокон.

Из чешуекрылых полезны лишь немногие виды, из коконов которых можно получить шелковую нить. Особенно большое значение имеет тутовый шелкопряд, или шелковичный червь – *Bombyx mori*, одомашненный китайцами еще за 2600 лет до нашей эры. В настоящее время тутовый шелкопряд известен только как домашнее животное. Гусеницы питаются листьями тутового дерева (шелковицы). Поверхность их голая, окраска желтоватая. По окончании развития гусеница достигает в длину 8 см при ширине 1 см, вылупившаяся же личинка имеет в длину всего 3 мм. В течение развития гусеницы ее длина увеличивается в 25–30 раз, а вес – в 6–10 тыс. раз. Такое огромное увеличение веса возможно только благодаря усиленному кормлению. Кокон образуется из непрерывной длинной шелковой нити, выделяемой слюнными железами гусеницы. Длина нити от 300 до 1500 м. Главная составная часть шелка – белковое вещество фиброин ( $C_{30}H_{46}N_{10}O_{12}$ ). Взрослые формы имеют крылья, но летать не могут, не питаются, ротовые конечности не развиты. Продолжительность жизни: гусеницы – 30 дней, куколки – 20, бабочки – 12. Яйца называются гремой. Число яиц в одной кладке колеблется от 400 до 800.

Из полудиких шелкопрядов в настоящее время разводят еще два вида бабочек, дающих шелк: китайский дубовый шелкопряд – *Antheraea pernyi* и айлантовый шелкопряд – *Philosamia cynthia*. Первый вид более вынослив, чем тутовый шелкопряд, а его гусеницы питаются листьями таких распространенных пород деревьев, как дуб, береза, ива. Дубовый шелкопряд дает прочный, хороший шелк – чесучу, но для прядения можно использовать только 10% веса коконов. Родина айлантового шелкопряда – юго-восточная Азия, где его гусеницы питаются листьями айлантового дерева, но они могут кормиться и за счет других деревьев (сирени, клещевины и т.д.).

Множество чешуекрылых причиняют колоссальный вред, так как их гусеницы пожирают полезные растения. К их числу относятся: вредители лесов (монашенка, непарный шелкопряд, сосновая пяденица, кольчатый коконопряд, сосновый коконопряд, листовертка дубовая и многие др.); фруктовых деревьев (яблонная плодожорка, плодовая моль, яблонная моль, боярышница и др.); полевых культур (озимая совка, пшеничная совка, кукурузный мотылек, луговой мотылек и др.); огородных культур (капустница и др.) и других полезных растений. Гусеницы некоторых бабочек поедают запасы зерна (зерновая огневка, амбарная огневка, зерновая совка и др.). Общеизвестен вред, причиняемый гусеницами молей, питающихся шерстью.

**Отряд Двукрылые – Diptera.** Обширный отряд, у его представителей очень резко выражен метаморфоз и в ряде основных признаков (ротовые конечности, крылья и др.) наблюдаются большие отклонения от первоначальных признаков насекомых. Крыльев лишь одна пара, передняя (чем и объясняется название отряда); они невелики, как правило, голые или в редких случаях покрыты немногими волосками или чешуйками. Жилкование крыльев сильно упрощено, задние в виде рудиментов. Грудь велика, членики ее слиты и летательный аппарат (крылья и приводящие их в движение мышцы) имеет прочную опору. Голова очень подвижна. Ротовые конечности лижущие, колюще-сосущие или сосущие. Во время развития процессы гистиолиза проявляются в очень резкой форме. Личинки безногие, часто без явно выраженной головы. Куколки или свободные, или бочонковидные. Двукрылые подразделяются на три подотряда: Длинноусые, Короткоусые прямошовные и Короткоусые круглошовные. Подотряды отличаются формой усиков, жилкованием крыльев, ротовым аппаратом, типом личинок и куколок.

У Длинноусых антенны нередко длиннее тела, состоят из многих члеников. Личинки (многие с хорошо развитой головой) живут в воде, почве, на растениях, в гниющих веществах. Куколки в той или иной степени подвижны. К этому подотряду относятся: комары, москиты (мелкие комарики, принадлежащие к семейству бабочниц), галлицы (мелкие насекомые, личинки которых, как правило, живут в тканях

растений и образуют наросты – галлы: гессенская мушка, пшеничный комарик и др.), толкунчики, или хирономиды (мелкие комарики, личинки и куколки которых живут в воде), мошки (совсем мелкие насекомые, самки которых сосут кровь млекопитающих, а личинки живут в текущих водах) и другие.

У Короткоусых антенны трехчленистые, короткие, у личинок голова не выражена, нет ног. Куколки бочонковидные. К этому подотряду относятся разнообразные мухи и похожие на них насекомые: слепни, оводы, плодовые мушки (в том числе шведская мушка), жужжальные (взрослые сосут нектар цветков, а личинки паразитируют в кубышках саранчовых и на личинках пчелиных), журчалковые (взрослые сосут нектар цветов, личинки пожирают тлей или живут в воде), кровососки (сосут кровь млекопитающих и птиц) и др.

Практическое значение двукрылых очень велико. Пользу приносят виды, личинки которых паразитируют в теле вредных насекомых или поедают их; виды, личинки которых питаются трупами, всякими разлагающимися органическими остатками и калом, т.е. выполняют огромную роль в круговороте веществ и содействуют очищению окружающей нас среды и др. Личинки комаров-толкунчиков (хирономид) живут в воде и являются важнейшим кормом многих пресноводных рыб («мотыль»).

Многие двукрылые причиняют огромный вред: личинки большого количества видов паразитируют в культурных растениях, злаках, овощах, фруктовых деревьях и др. (гессенская мушка, пшеничный комарик, шведская мушка и др.); многие взрослые формы (комары, москиты, мошки, слепни, кровососки и др.) сосут кровь домашних животных и человека и изнуряют их; значительное количество кровососущих (комары, москиты, слепни и др.) и некровососущих форм (комнатная муха, другие виды мух и т.д.) являются переносчиками различных, нередко опасных заболеваний человека и домашних животных (трипаносомозов, лейшманиозов, малярии, сибирской язвы, брюшного тифа, туберкулеза, различных кишечных инфекций, туляремии, некоторых форм энцефалита и др.); взрослые кровососки (лошадиная, рунец и др.) постоянно живут на кожных покровах домашних животных, а личинки вольфартовой мухи – в ранах на коже этих животных и человека; личинки оводов, некоторых мух и других паразитируют в теле домашних животных.

Взрослые оводы – крупные мухи, у которых ротовые конечности не развиты, и они в течение своей короткой жизни не питаются (часто высказываемое мнение о том, что оводы больно кусаются, основано на недоразумении: оводами неправильно называют кровососущих мух – слепней и похожих на них других короткоусых двукрылых). Личинки оводов паразитируют у домашних и диких млекопитающих. Различают три группы оводов: желудочные, полостные и кожные.

Желудочные оводы (виды рода *Gastrophilus*). Самки откладывают яйца на шерсть передних ног и других частей тела лошадей и ослов. Из яиц вылупляются крохотные личинки, которые, ползая, вызывают зуд. Хозяева облизывают зудящие места и проглатывают личинок и яйца (из которых уже в ротовой полости вылупляются личинки). Личинки, попадая в желудок, прикрепляются к его стенкам. В течение своего длительного пребывания в желудке лошади (около 9 месяцев) личинки несколько раз линяют и сильно вырастают (от 1 мм до 20 мм). В конце своего развития они открепляются от стенок желудка, проходят через весь кишечник и вместе с калом выходят наружу. Окукливание происходит в навозе или земле. Приблизительно через месяц из куколки вылетает взрослый овод, который живет меньше месяца. Летают оводы с июня по октябрь. Болезнь, вызываемая этими оводами, называется гастрофилезом.

Полостные оводы. Один из видов (*Oestrus ovis*) рассматриваемых насекомых паразитирует у овец, другой (*Rhinoestrus purpureus*) – у лошадей, третий (*Cerphenomyia nasatis*) – у северного оленя. Самки этих оводов живородящи и налету «впрыскивают» личинок в ноздри хозяев. Личинки немедленно прикрепляются к слизистой оболочке носовой полости, а потом проникают в верхнечелюстные и лобные пазухи, где и паразитируют около девяти месяцев. Личинки, достигшие после нескольких линек большой величины, выпадают через ноздри хозяев на землю, где и окукливаются. Продолжительность развития имаго в куколке около месяца, но иногда может затянуться до 50 дней. У овец личинки этих оводов могут в редких случаях проникнуть в мозговую череп и вызвать болезнь, похожую на вертячку. У лошадей и оленей личинки паразитируют в носовой полости или даже в гортани. Болезни, вызываемые этими оводами, называются: у овец – эстрозом, у лошадей – ринэстрозом, у оленей – цефеномиозом.

Кожные оводы (виды рода *Hypoderma*). Личинки этих оводов паразитируют у крупного рогатого скота. Самки откладывают яйца на верхней части ног, а также на задних частях тела, боках и т.д., в местах с более тонкой кожей. Из яиц вылупляются личинки, которые внедряются в кожу, а затем проникают глубоко в тело хозяев; они мигрируют вдоль нервов и сосудов позвоночного столба, попадают в стенки пищевода, спинномозговой канал и т.д. Выросшие личинки выходят в подкожную клетчатку спины и поясницы, продырявливают кожу, выставляют в отверстия задний конец тела и дышат. В теле хозяев личинки живут 9–11 месяцев, после чего выпадают на землю и окукливаются. Болезнь, вызываемая этими оводами, называется гиподерматозом.

Оводы причиняют значительный вред животноводству. Их личинки отравляют продуктами своей жизнедеятельности организм хозяев, нарушают целостность тканей и органов, способствуют проникновению болезнетворных бактерий, поглощают значительную часть пита-

тельных веществ. В результате продуктивность домашних животных может значительно снижаться. Поэтому с оводами должна вестись систематическая борьба.

### **МЕТОДЫ БОРЬБЫ С ВРЕДНЫМИ НАСЕКОМЫМИ**

Вредных насекомых чрезвычайно много. Большое количество из них причиняет значительный вред домашним животным, человеку, сельскому и лесному хозяйствам. Общие убытки от насекомых-вредителей огромны. Поэтому борьба с вредными насекомыми должна вестись систематически, повсеместно, с применением разнообразных методов. Необходимо вкратце ознакомиться с этими методами.

**Физико-механические методы.** Эти методы разнообразны: сбор вредных насекомых и их уничтожение; устройство разных преград для их распространения (канав, клеевых колец на стволах деревьев и т.д.); уничтожение при помощи огня, горячей и холодной воды; использование яркого света для привлечения вредителей с последующим их уничтожением; отряхивание с деревьев и др. Недостатком физико-механических методов является то, что они связаны с затратой большого количества труда.

**Химические методы.** Количество ядовитых веществ – инсектицидов, при помощи которых уничтожают вредных насекомых, велико. Многие из этих веществ добываются синтетическим путем. Инсектициды по способу их действия на вредителей можно разделить на несколько групп: инсектициды контактного действия (ДДТ, гексахлоран, никотин, анабазин и др.) отравляют насекомых в результате соприкосновения с телом; инсектициды кишечного действия (соединения мышьяка, бария, фтора и др.) отравляют насекомых при попадании в кишечный канал, инсектициды – фумиганты (хлорпикрин, дихлорэтан, синильная кислота и др.) убивают насекомых, воздействуя на них в парообразном состоянии и др. В последнее время возросло также употребление различных «отпугивающих» химических веществ. Химические методы очень эффективны, но они большей частью очень дороги и не обладают достаточной избирательностью, т.е. те или иные инсектициды способствуют гибели не только вредителей, но и полезных животных.

**Биологические методы.** Основаны на истреблении вредителей при помощи других организмов. Уничтожение вредных насекомых, возможно при помощи различных хищных и паразитических насекомых. При биологическом методе борьбы с вредными насекомыми (и другими вредными животными) используется также заражение их различными паразитами: простейшими, грибами, бактериями, вирусами и др., приводящее вредителей к гибели или к тяжелым заболеваниям. Преимуществами биологических методов являются их дешевизна и избирательный характер действия. Но и эти методы не всегда

бывают достаточно эффективны – они не обеспечивают полного уничтожения тех или иных вредителей. Поэтому, широко используя различные организмы для истребления вредных животных, необходимо применять и другие методы борьбы с ними.

**Агрикультурные методы.** Основаны на правильном ведении сельского хозяйства: тщательная обработка земли (в результате чего погибают многие вредители и их личинки); соблюдение севооборотов (в результате чего насекомые, вредящие одной из сельскохозяйственных культур, будут попадать в неблагоприятные условия при посеве другой культуры); борьба с сорняками (на которых живет множество вредителей); выращивание устойчивых по отношению к вредителям сортов и т.д.

При изыскании мер борьбы с вредными насекомыми необходимо учитывать их анатомо-физиологические, экологические и другие особенности, хорошо знать циклы их развития. Методы борьбы с вредителями, принадлежащими даже к близким видам, могут быть различными. Например, в борьбе с распространением кожных оводов применяют: уничтожение различными химическими веществами личинок, находящихся уже под кожей; извлечение личинок последней стадии через отверстия в коже; обработка кожного покрова хозяев различными ядовитыми эмульсиями в период лёта оводов и откладки ими яиц; недопущение на пастбища больных животных в период выпадения из них личинок оводов и др. Против желудочных оводов используют другие методы: уничтожение разными способами яиц на шерсти в период лёта оводов; уничтожение личинок в пищеварительном аппарате хозяев путем дачи последним различных лекарств; биотермическую обработку навоза, в котором находятся личинки перед окукливанием и др. Для истребления полостных оводов и ограничения их распространения применяют уничтожение различными химическими веществами личинок первой стадии (находящихся еще в носовой полости); смазывание отпугивающими веществами ноздрей и полости носа хозяев в период лёта оводов; расстановку приманочных щитов, заборов и т.д., на которые эти оводы любят садиться для отдыха, с последующим сбором и уничтожением насекомых и т.д.

### **Заключение**

Членистоногие – наиболее прогрессивный тип беспозвоночных, появившийся в результате дальнейшей активизации и усложнения образа жизни высших червей – кольцецов. У членистоногих, в отличие от их предков, происходит постепенное слияние сегментов тела в крупные отделы; сильнее развитие наружного покрова (в основном состоящего из хитина); усложнение всех отделов нервной системы и органов чувств, все большая централизация этой системы. Усложняется и коренным образом перестраивается двигательный аппарат – появляются членистые

конечности и поперечнополосатая мускулатура, происходит замена кожно-мышечного мешка сложной системой мышечных пучков. Развиваются специальные органы дыхания – жабры, легкие, трахеи; появляется сердце (на спинной стороне). Кровеносная система незамкнутая; полость тела смешанная. Органы выделения – усложненные метанефридии или мальпигиевы сосуды. Передние ноги превратились в ротовые конечности; пищеварительный аппарат (большая часть которого развивается из эктодермы) сложного строения. Размножение половое; в ряде групп наблюдается партеногенез. Подавляющее большинство раздельнополы. Развитие прямое или с превращением.

### **Происхождение**

Вопрос о происхождении насекомых до сих пор не выяснен. Большинство ученых полагает, что насекомые произошли от какой-то вымершей группы многоножек. Действительно, из членистоногих ближе всего стоят к насекомым многоножки, о чем свидетельствует ряд общих черт в строении представителей этих двух классов: одна пара усиков, сходство в составе ротового аппарата (одна пара жвал и две пары нижних челюстей), удлинненное сердце с крыловидными мышцами, органы дыхания – только трахеи, органы выделения – эктодермальные мальпигиевы сосуды, жировое тело и др.

### **Вопросы для обсуждения**

1. *Каковы особенности строения головы насекомых?*
2. *Каковы особенности строения грызущего ротового аппарата насекомых?*
3. *Какие типы ротовых аппаратов встречаются у насекомых? С чем связано такое разнообразие?*
4. *С чем связано разнообразие типов конечностей насекомых, и какие они бывают?*
5. *Чем отличаются покровы тела водных и наземных насекомых?*
6. *Каковы особенности строения сердца насекомых?*
7. *Чем представлены органы выделения насекомых?*
8. *Как устроены женская и мужская половые системы насекомых?*
9. *Где у насекомых расположены органы осязания и обоняния? Каково их значение?*
10. *По каким признакам определяют личинок насекомых с неполным метаморфозом? Приведите примеры.*
11. *По каким признакам определяют личинок насекомых с полным метаморфозом? Приведите примеры.*
12. *Каковы характерные признаки различных типов куколок насекомых? Приведите примеры насекомых, личинки которых превращаются в куколок покрытого, скрытого и свободного типов.*

## **НАДТИП ВТОРИЧНОРОТЫЕ. ТИП ИГЛОКОЖИЕ. ЭТАПЫ ФИЛОГЕНИИ ОСНОВНЫХ ГРУПП БЕСПОЗВОНОЧНЫХ**

Вторичноротые представляют особую филогенетическую ветвь целомических животных. К ним относятся несколько типов: тип Иголокожие (Echinodermata), тип Полухордовые (Hemichordata) и тип Хордовые (Chordata). Последние достигли наивысшего развития среди животных. Эта группа типов достаточно четко отличается от уже изученной нами группы трохофорных животных (Trochozoa) (кольчатые черви, моллюски, членистоногие, онихофоры), которых называют еще и первичноротыми (Protostomia).

Вторичноротые имеют общие черты организации, отличающие их от трохофорных животных. Кожа вторичноротых двуслойная и состоит из эктодермального эпителия и соединительнотканного слоя (кутиса) мезодермального происхождения, а у трохофорных животных кожа представлена лишь одним эктодермальным слоем клеток. Скелет у них известковый – мезодермального происхождения и образуется в соединительнотканном слое кожи, в то время как у трохофорных скелет – производное эктодермы. В эмбриогенезе вторичноротых рот закладывается вторично, а из первичного рта – blastopore формируется анус; у трохофорных животных рот образуется преимущественно из blastopore, хотя бывают случаи и вторичноротости. Для вторичноротых характерна энтероцельная закладка мезодермы (из первичной кишки), а у трохофорных мезодерма формируется из телобластов (телобластическая закладка мезодермы) или из смешанного зачатка – entomeres.

Для ранних фаз развития вторичноротых характерна закладка трех пар целомических мешков. Это свидетельствует об их исходной метамерности строения, что сближает их с другими метамерными целомическими животными.

### **Характеристика типа Иголокожие (Echinodermata)**

Представители этого типа обитают в океанах и морях. К современным иглокожим относятся: морские лилии, морские звезды, змеехвостки (офиуры), морские ежи и голотурии. Морские лилии ведут прикрепленный образ жизни, остальные медленно передвигаются по дну. Всего в мировой фауне 4000 видов иглокожих.

В наружных покровах почти всех иглокожих имеются известковые отложения разнообразной формы, а у морских ежей тело заклю-

чено в панцирь из известковых пластинок, усаженных подвижными иглами, чем и объясняется название типа. В наружном и внутреннем строении иглокожих хорошо проявляется пятилучевая симметрия, т.е. их тело можно разделить по пяти радиальным плоскостям на приблизительно равные половины.

Центральная нервная система состоит из кольца, окружающего переднюю часть пищеварительной трубки, и пяти радиальных тяжей. Органы чувств устроены довольно просто.

Система органов передвижения очень своеобразна. Она состоит из кольцевого сосуда, окружающего глотку, от которого отходят пять радиальных каналов. Последние несут множество мускулистых выростов – ножек, выходящих через отверстия в кожных покровах наружу. Кольцевой сосуд связан с окружающей средой особым каналом, открывающимся у многих иглокожих на спинной стороне тела и закрытым продырявленной пластинкой. Ножки могут присасываться к подводным предметам и сокращаться, затем ножки вытягиваются и опять прикрепляются и т.д., в результате чего происходит передвижение животного. При сокращении ножек избыток воды выходит через продырявленную пластинку, при вытягивании ножек вода тем же путем входит в описываемую систему. С кольцевым сосудом связаны также довольно крупные пузыри. Кроме того, маленькие пузыри находятся у основания ножек. Все эти приспособления позволяют регулировать количество воды в системе. Вся система носит название амбулакральной.

Кровеносная система незамкнутая. Она состоит из кольцевых сосудов, окружающих начало и конец пищеварительной трубки, и отходящих от них радиальных сосудов и их разветвлений. Полость тела вторичная. Полость амбулакральной системы тоже целомическая. Обмен газов происходит через поверхность амбулакральной системы, непрерывно омываемой водой, и через особые кожные выросты, играющие роль жабр. Выделение продуктов диссимиляции в основном происходит тоже через амбулакральную систему.

Пищеварительная система хорошо развита. Анальное отверстие у большинства имеется, у ряда иглокожих оно вторично исчезло. У морских звезд пищеварительная система состоит из глотки, желудка, тонкой кишки, от которой отходят радиальные парные отростки, играющие роль пищеварительных желез и задней кишки. Многие иглокожие – хищники, поедают моллюсков, рыб и других животных. Передняя часть кишечника при захвате добычи может выворачиваться наружу. У морских ежей рот окружен специальным аппаратом, состоящим из известковых пластинок и служащим для механической обработки пищи. Большое количество иглокожих питаются мелкими организмами, которые попадают в их кишечник вместе с водой и грунтом.

Иглокожие размножаются половым путем. Они раздельнополы. Радиально расположенные половые железы открываются наружу отверстиями в кожных покровах. Оплодотворение – наружное, развитие зиготы происходит в воде. Изучение развития иглокожих имеет большое значение для понимания сущности отличий между первичноротыми и вторичноротыми и для выяснения их происхождения. Из шарообразной бластулы путем впячивания (инвагинации) образуется типичная гастрюла. Затем от первичного кишечника отшнуровывается три пары пузырьков: передняя, средняя и задняя. Из левого переднего и левого среднего пузырьков развивается амбулакральная система.

Целом образуется из разрастающихся задних пузырей. Остальные пузыри обычно исчезают. Таким образом, вторичная полость может развиваться у животных двумя различными способами. У кольчатых червей, членистоногих и мягкотелых целом возникает в результате раздвижения мезодермальных клеток, не имеющих отношения к первичному кишечнику. Такой способ называется телобластическим: он характерен для первичноротых, имеющих целом. У иглокожих и других вторичноротых вторичная полость образуется путем отшнуровки от первичного кишечника. Такой способ называется энтероцельным.

У иглокожих развитие совершается с превращением и из зигот образуются личинки, плавающие в воде при помощи ресничек. Эти личинки, в отличие от взрослых форм, имеют двустороннюю симметрию тела. Следовательно, предками иглокожих были двусторонне-симметричные животные. Лучистая же симметрия взрослых форм возникла вследствие перехода рассматриваемых животных к сидячему образу жизни. Таким образом, лучистая (радиальная) симметрия может быть первичной и вторичной. Первичной она была у кишечнополостных, а вторично она возникла у иглокожих. Итак, предками иглокожих были трехсегментные (судя по количеству пар целомических пузырьков) двусторонне-симметричные животные.

Своеобразие типа иглокожих проявляется в наличии уникальных систем органов: амбулакральной, псевдогемальной, сложного кожного скелета. Специализация к малоподвижному образу жизни выражается в радиальной симметрии, защитных приспособлениях (скелет, ядовитые железы, аутономия), способах движения на амбулакральных ножках, иглах, лучах, в адаптациях к питанию, наличии расселительных стадий развития.

Тип Иглокожие (Echinodermata) подразделяется на два подтипа, которые включают пять современных классов:

- подтип Прикрепленные (Pelmatozoa);
- класс Морские лилии (Crinoidea);
- подтип Подвижные (Eleutherozoa);
- класс Морские звезды (Asteroidea);

класс Офиуры (Ophiuroidea);  
класс Морские ежи (Echinoidea);  
класс Голотурии (Holothurioidea).

Подтипы резко отличаются по внешней морфологии. Прикрепленные постоянно или временно прикрепляются к субстрату и обращены ртом вверх, в связи с поглощением пищи из толщи воды. Подвижные передвигаются по дну и добывают пищу на поверхности или в толще грунта. Их тело обращено ртом к субстрату, или они передвигаются передним – ротовым концом тела вперед.

### **Подтип Прикрепленные (Pelmatozoa)** **Класс Морские лилии (Crinoidea)**

Лилии – наиболее древняя группа иглокожих со многими примитивными признаками. Расцвет лилий наблюдался в палеозое и мезозое. Большинство видов известны в ископаемом состоянии (несколько тысяч). В современных морях обитает 540 видов.

Морские лилии по форме и окраске напоминают великолепные цветы. Их тело – как чаша цветка. Радиально расположенные ветвистые «руки» – брахиоли подобны венчику, а от основания тела тянется стебелек, на котором располагаются многочисленные цирри – усики, подобные узким листикам. Долгое время ученые их называли зоофитами, т.е. растениями-животными. И только в XIX в лилии были отнесены к животному царству, к типу иглокожих.

Среди лилий имеются стебельчатые лилии и бесстебельчатые, способные изредка перемещаться с места на место при помощи движения «рук». Однако в онтогенезе бесстебельчатые лилии проходят стебельчатую фазу развития.

Морские лилии отличаются от всех других современных классов иглокожих тем, что их тело обращено оральной стороной вверх и на ней расположены рот и анус, что связано с сестонофагией. Мадрепоровой пластинки у них обычно нет, и ее заменяет пористость стенки тела. Амбулакральные ножки без присосок и служат для дыхания, осязания и передачи пищевых частиц ко рту. Радиальная симметрия у лилий выражена наиболее полно в связи с сидячим образом жизни.

Большинство лилий десятирукие (с пятью раздвоенными лучами), но бывают и многорукие формы, у которых может быть до 140 лучей. Лучи часто перистые, усаженные придатками – пиннулами.

Морские лилии – сестонофаги; они участвуют в биологической очистке морской воды от органического загрязнения. Известковые, скелеты лилий входят в состав осадочных пород: известняка, мрамора. На отшлифованной поверхности мрамора можно видеть характерные скелеты ископаемых лилий. Вымершие лилии могут служить руководящими формами в стратиграфии для определения возраста осадочных пород.

### **Подтип Подвижные (Eleutherozoa)**

### **Класс Морские звезды (Asteroidea)**

Свое название класс получил за характерную звездообразную форму тела. Чаще всего звезды бывают пятилучевыми или имеют вид правильного пятиугольника. Однако встречаются виды звезд с большим числом лучей (с 10, 12 и даже 45, 50). Их размеры варьируют от 1,0–1,5 см в размахе лучей до 60 см. Большинство звезд ярко окрашены в красный, желтый, зеленый, фиолетовый цвет, нередко с контрастными полосами, пятнами.

Звезды разнообразны по способам питания, движения. По форме тела они могут быть уплощенными, выпуклыми или даже округлыми без лучей, с разной степенью развития скелета и его производных: игл, бугров, педицеллярий.

Основной морфологической особенностью звезд является наличие радиальных лучей, в которые заходят полость тела и внутренние органы. Для них характерно скользкое движение при помощи амбулакральных ножек с присосками. Рот у звезд расположен в центре диска с оральной стороны, обращен к субстрату, а анус и мадрепор находятся на аборальной поверхности.

Большинство морских звезд – хищники, питающиеся главным образом двусторчатými моллюсками, а также гастроподами, ракообразными, морскими ежами, коралловыми полипами. Одни виды звезд заглатывают добычу целиком в желудок, а затем выбрасывают через рот остатки скелетов жертв. Для других звезд характерно внешнее пищеварение. В этом случае звезды раздвигают своими лучами створки раковины моллюсков, выворачивают желудок через рот наружу и охватывают им мягкое тело жертвы. Под влиянием пищеварительных соков ткани моллюска перевариваются. Звезды образуют нередко большие скопления на участках морского дна с обилием пищи. Развитие с метаморфозом. Личинка звезд – бипиннария. В природных морских биоценозах они играют роль санитаров, так как в основном поедают ослабленных животных. В устричных и мидиевых хозяйствах они могут наносить вред. Всего известно 1500 видов морских звезд. В морях России морские звезды многочисленны в северных и дальневосточных морях. На севере широко распространен вид *Asterias rubens*.

### **Класс Офиуры, или Змеехвостки (Ophiuroidea)**

Офиуры по внешнему виду и организации близки к морским звездам. Однако отличаются тем, что у них лучи узкие, длинные и подвижные; в них не заходят полость тела и внутренние органы. Офиуры движутся при помощи изгибающихся лучей, а амбулакральные ножки у них без присосок и служат лишь для дыхания и осязания.

Внутренние органы у офиур сосредоточены в диске. Рот и madreporная пластинка расположены на оральной стороне тела. Задняя кишка и анус отсутствуют.

Тело офиур уплощенное, обычно с 5, реже с 6, 7, 9 лучами. Лучи во много раз превышают диаметр диска. Большинство офиур детритофаги и питаются мелкими организмами в иле, песке или среди кораллов. У офиур-детритофагов и хищников лучи длинные и неветвящиеся. Но встречаются и ветвистолучевые офиуры, как голова горгоны (*Gorgocephalus*), встречающаяся в северных и дальневосточных морях. Диск этой офиуры достигает 10 см в диаметре, а лучи – до метра в размахе. По облику горгоноцефала напоминает персонажа из древнегреческой мифологии «Медузу-Горгону» со змеями на голове. Это офиура-сестонофаг и своими лучами вылавливает мелких животных из воды.

Развитие с метаморфозом. Поздняя личинка офиур – офиоплутеус с длинными радиальными отростками. Некоторые офиуры живородящие.

Молодые офиуры развиваются в выводковых камерах матери на диске между лучами. Некоторые виды могут размножаться бесполом путем.

Офиуры имеют существенное значение в цепях питания в морских биоценозах. Они питаются мелкими донными организмами и планктоном, а сами служат пищей другим животным.

### **Класс Морские ежи (Echinoidea)**

Представители класса – малоподвижные донные иглокожие без лучей, преимущественно шаровидной, реже яйцевидной формы или уплощенные. У большинства из них хорошо развит скелет, образующий сплошной панцирь. Морские ежи покрыты многочисленными иглами, которые причленяются к телу подвижно при помощи особых шарнирных суставов. Ежи движутся на амбулакральных ножках с присосками, а некоторые виды могут передвигаться на иглах, как на ходулях. Всего известно около 800 видов морских ежей.

Класс делится на два подкласса: Правильные и Неправильные ежи.

Правильные ежи обладают хорошо выраженной радиальной симметрией. Их тело обычно шаровидное, реже слабо сплющенное. На оральном полюсе у них находится рот, на аборальном – анус, амбулакральные ножки располагаются пятью сдвоенными рядами по радиусам. Все внутренние органы, кроме осевого комплекса и пищеварительной системы, радиально-симметричны.

У неправильных ежей преобладает билатеральная симметрия. Их тело может быть яйцевидным, сердцевидным или совершенно плоским. Рот расположен в центре или на краю тела. Анус смещен на край тела. Двигутся они всегда ротовым отверстием вперед. Такая ориентация кишечника является проявлением билатеральной симметрии. Нарушения радиальной симметрии проявляются в уменьшении

числа гонад и других органов.

Правильные ежи более многочисленны в современной фауне. Большинство из них растительноядные, но имеются виды, питающиеся мелкими беспозвоночными и детритом. Для них характерно наличие жевательного аппарата – аристотелева фонаря. Это в основном открытоживущие формы, хорошо защищенные от врагов панцирем, острыми, нередко ядовитыми иглами. Однако у них немало врагов. Ежей истребляют чайки, бросая их с высоты на камни и затем выедавая их мягкие части тела. Каланы разбивают панцири ежей камнями. Ежами питаются также некоторые рыбы, крабы, морские звезды.

Икра морских ежей, богатая белками и биологически активными веществами, используется в пищу и человеком. Промысел ежей особенно развит в дальневосточных морях.

Неправильные ежи были особенно многообразны в древние эпохи, а теперь они представлены лишь немногими видами. Среди них наиболее часто встречаются плоские ежи с мягкими иглами, которые зарываются в мягкий грунт. Это микрофаги, питающиеся очень мелкими организмами: фораминиферами, диатомовыми водорослями.

Своеобразны среди неправильных ежей сердцевидки (*Echinocardida*). Их выпуклое тело сверху напоминает сердце. Ежи-сердцевидки зарываются в песок при помощи острых длинных игл на переднем расширенном конце тела. Рот вооружен нижней лопатообразной «губой» и окружен амбулакральными ножками, которые собирают пищу из нарытого песка. Для осуществления дыхания еж через вертикальный ход выставляет наружу длинные кистевидные амбулакральные ножки, выполняющие функцию кожных жабер.

Морские ежи развиваются со сложным метаморфозом. Личинка с длинными лучами – эхиноплутеус. Формирующийся из личинки еж как бы отпочковывается от нее и изменяет ориентацию осей тела. Всего известно около 800 видов ежей. Они занимают существенное место в цепях питания в морских биоценозах и имеют значение в переработке и минерализации органики. Вымершие морские ежи входят в состав известковых осадочных пород и служат руководящими формами в геологии.

### **Класс Голотурии (Holothurioidea)**

Голотурии, или морские огурцы, представляют особую группу иглокожих с мягкими покровами и слабо развитым скелетом.

Большинство голотурий – медленно ползающие по дну животные с продолговатым телом, на переднем конце которого расположен рот, окруженный щупальцами. Их тело напоминает огурец с рядами бугорков и цветком на конце. Движение осуществляется при помощи амбулакральных ножек с присосками, хорошо развитых на брюшной стороне тела (три сдвоенных ряда), а ножки на спинной стороне тела

недоразвиты (два ряда). У боконогих голотурий имеются 2–3 пары боковых выступов тела, в которые заходят амбулакральные каналы. Эти выступы подобны ногам и служат для передвижения. Роющие голотурии безногие, похожи на червей и движутся при помощи сокращения мускулатуры тела. Размеры голотурий колеблются от нескольких миллиметров до 1–2 м. Встречаются плавающие голотурии с боковыми плавниками, как у каракатиц, или зонтикообразные со студенистым телом, подобные медузам.

У большинства голотурий преобладает билатеральная симметрия. У них различается спинная сторона тела с недоразвитыми амбулакральными ножками и брюшная сторона с хорошо развитыми ножками. Во внутреннем строении билатеральная симметрия выражается в строении кишечника с парными водными легкими, в наличии непарной гонады, кювьеровой железы.

Однако радиальная симметрия свойственна многим системам органов голотурий: амбулакральной, псевдогемальной, кровеносной, нервной. Кроме того, у них имеется пятилучевой жевательный аппарат, пять ветвящихся щупалец.

В коже голотурий разбросаны разнообразные скелетные элементы причудливой формы. Они хорошо сохраняются в ископаемом состоянии и свидетельствуют о существовании голотурий уже в кембрии. Под кожей голотурий располагаются кольцевые мышцы, а под ними пять продольных мышечных пучков. Специальные мускулы-ретракторы втягивают внутрь переднюю часть тела, а у некоторых видов бывают втяжные щупальца.

Питаются голотурии преимущественно органическими веществами и мелкими организмами, находящимися в грунте, т.е. являются детритофагами. Голотурии с древовидными щупальцами – сестонофаги. А плавающие виды питаются планктоном.

Представляют интерес защитные свойства голотурий, которые развиты сильнее, чем у других иглокожих со скелетным панцирем. При опасности голотурии «выстреливают» из задней кишки особые липкие нити кювьеровой железы, проток которой открывается в кишечник или выбрасывают все содержимое полости тела. Некоторые виды отрывают заднюю часть тела на съедение врагу. Но в последующем все недостающие части тела регенерируют.

В основном голотурии раздельнополые, но имеются отдельные гермафродитные виды, особи которых вначале функционируют как самцы, а позднее – как самки. Это повышает их репродуктивные возможности.

Развитие с метаморфозом. Поздние личинки – аурикулярии выполняют функцию расселения. Встречаются живородящие виды, вынашивающие молодь на спине в выводковой камере.

Голотурии имеют существенное значение в цепях питания в море. Они питаются оседающей органикой и мелкими организмами, а сами голотурии служат пищей очень многим более крупным морским животным.

Всего известно около 900 видов голотурий, из них 40 видов промысловые. Большинство съедобных видов относится к щитовиднощупальцевым голотуриям, которых называют трепангами.

### **Происхождение иглокожих**

От кого же произошли вторичноротые и какова их связь с первичноротыми? Все представители вторичноротых в период эмбрионального развития проходят стадию гастролы. Значит, они произошли, в конечном счете, от кишечнополостных. Однако существующие в настоящее время низшие вторичноротые сложно устроены – они имеют кровеносную систему, вторичную полость тела и т.д. Трудно допустить, чтобы эти сложные животные возникли непосредственно из кишечнополостных. Ведь возникновению кольчатых червей и мягкотелых, т.е. первичноротых, стоящих приблизительно на той же ступени развития, что и иглокожие, предшествовало появление нескольких групп низших червей (плоских и др.). Поэтому некоторые ученые полагают, что между кишечнополостными и современными низшими вторичноротыми было несколько групп вторичноротых животных, которые по своей организации были сложнее первых, но проще, чем вторые, и эти промежуточные группы в настоящее время не существуют. Согласно другой точке зрения, вторичноротые произошли от первичноротых, обладавших уже кровеносной системой и вторичной полостью тела. Однако среди современных целомических первичноротых нет животных, к которым были бы близки вторичноротые. В общем, вопрос о происхождении последних остается пока не разрешенным. В лучшем положении находится вопрос о происхождении высших вторичноротых (к которым относятся и позвоночные) от низших представителей этой группы.

### **Тип Погонофоры (Pogonophora)**

Погонофоры – целомические животные, занимающие промежуточное положение между трохофорными и вторичноротыми. Это морские, преимущественно глубоководные формы, ведущие прикрепленный образ жизни. Тело погонофор червеобразное, заключенное в трубку. Нижний конец трубки погружен в грунт, а верхний конец выступает над поверхностью грунта. Из трубки выступает головной отдел тела погонофор со щупальцами или особыми лопастями. Внешне погонофоры напоминают многощетинковых червей (Sedentaria), выделяющих защитные трубки.

В 1937 г. шведский ученый Иоганессон выделил этих животных в самостоятельный класс Pogonophora в пределах типа кольчатых червей. В дальнейшем отечественный зоолог А.В. Иванов (1955, 1975) доказал, что погонофоры представляют самостоятельный тип целомических животных – Pogonophora, обнаруживающий лишь внешнее сходство с кольчатыми червями.

Всего известно около 150 видов погонофор, но еще большее число видов ждут своего описания. К погонофорам относятся два класса: класс Френулаты, или Уздечковые (Frenulata), и класс Афренулаты – Вестиментиферы (Afrenulata-Vestimentifera).

### **Общая характеристика типа Погонофоры**

Тело погонофор состоит из четырех отделов: головной лопасти со щупальцами или с лопастями; короткого второго отдела, часто с хитиновым пояском-уздечкой; длинного третьего отдела с ресничными полями и прикрепительными папиллами; короткого четвертого отдела со вторичной сегментацией и метамерными опорными щетинками.

Кожно-мускульный мешок состоит из однослойного эпителия с тонкой кутикулой, кольцевой и продольной мускулатурой. Железами однослойного эпителия выделяется хитиновая трубка, защищающая тело.

Целом закладывается энтероцельно из первичной кишки и состоит у взрослых погонофор из непарного мешка в головной лопасти и парных мешков в остальных трех отделах. Нередко целом в четвертом отделе вторично сегментируется. Имеются две пары целомодуктов: почки и половые протоки.

Пищеварительная система у взрослых погонофор отсутствует. Долгое время было неясно, как происходит питание у погонофор. Способ питания у погонофор был разгадан совсем недавно при изучении вестиментифер (Afrenulata – Vestimentifera), обнаруженных на больших глубинах океана на гидротермали близ горячих подводных серных источников.

Оказалось, что вестиментиферы находятся в симбиозе с сероокисляющими бактериями. В туловищном отделе вестиментифер обнаружена губчатая ткань – трофосома, переполненная серобактериями. Питательные вещества погонофоры получают за счет хемосинтеза своих симбионтов.

Погонофоры обладают кровеносной системой с ярко-красной кровью, содержащей гемоглобин. Кровеносная система замкнутая. Спинной кровеносный сосуд образует в переднем отделе тела сердце, у большинства видов заключенное в перикард целомического происхождения. Гемоглобин крови обеспечивает транспорт не только кислорода для дыхания, но и сероводорода для хемосинтеза, осуществляемого серобактериями.

Таким образом, взаимовыгодный симбиоз погонофор с серобактериями заключается в том, что первые предоставляют бактериям убежище в тканях своего тела и снабжают их сероводородом, а серобактерии кормят погонофор, которые утратили пищеварительную систему.

Дыхание у погонофор кожное. Газообмен преимущественно происходит через щупальца, находящиеся на головной лопасти.

Нервная система без ганглиев и состоит из мозгового нервного сплетения и брюшного ствола. Органы чувств развиты слабо и в основном представлены чувствующими клетками.

Погонофоры раздельнополы. Гонады и половые протоки парные. Оплодотворение сперматофорное. Нередко молодь развивается в трубке самки.

Дробление яйца спиральное, детерминированное. Закладка мезодермы и целома энтероцельная. Первоначально закладывается четыре пары целомических мешков. Развитие с метаморфозом. Личинка погонофор состоит из четырех сегментов и несет два пояса ресничек.

### **Происхождение Погонофор**

Погонофоры по многим особенностям организации близки к кольчатым червям. Тело погонофор сегментировано. Зона роста тела у них находится перед задним концом. Кожно-мускульный мешок, кровеносная система, выделительные органы, трохофорообразная личинка идентичны таковым у некоторых кольчатых червей.

Вместе с тем погонофоры имеют своеобразные черты в закладке мезодермы, сходные с таковыми у вторичноротых животных. Нервная система погонофор без ганглиев близка к таковой у низших червей. Адаптации погонофор к неподвижному образу жизни в трубках не имеют аналогов (отсутствие кишечника, симбиоз с хемоавтотрофными бактериями и др.).

Положение погонофор в системе животных до сих пор вызывает споры. По концепции А.В. Иванова тип погонофоры занимают промежуточное положение между трохофорными и вторичноротыми животными. Другие современные ученые склоняются к сближению погонофор с аннелидами и включению их в группу трохофорных животных.

### **Этапы филогении основных групп беспозвоночных**

Рассматривая огромное разнообразие форм беспозвоночных, можно по степени сложности строения расположить эти формы на нескольких уровнях. В главных чертах это ярусное расположение отвечает эволюционному пути, пройденному животными. Группы животных, расположенные между одними и теми же горизонталями имеют приблизительно одинаковую сложность организации.

У основания филогенетического «древа» животных находятся одноклеточные. Это самый примитивный уровень организации животных, так как все функции одноклеточного организма выполняются одной клеткой и ее специализированными структурами – органеллами. В пределах подцарства наблюдаются переходы к многоклеточности (колониальность). Предполагается, что древние незеленые колонии жгутиконосцев осуществили исторический переход к многоклеточности у животных.

Подцарство многоклеточные представляет собой качественно более высокий уровень организации животных, у которых различные функции организма выполняются специализированными клетками или многоклеточными органами. Среди современных многоклеточных можно выделить несколько уровней организации, которые отражают этапность эволюционного процесса многоклеточных.

К самым примитивным многоклеточным относятся фагоцителлообразные, включающие один тип пластинчатых. По своей организации пластинчатые представляют живую модель гипотетического предка многоклеточных – фагоцителлы (по Мечникову). Им свойственны только два основных типа клеток: двигательные – жгутиковые (кинетобласт) и пищеварительные – амебоидные (фагоцитобласт). Такая функциональная дифференциация клеток в организме существенно отличает многоклеточных от колониальных одноклеточных с однородными клетками.

Следующий, более продвинутый уровень организации многоклеточных представляют паразои, к которым из современных животных относятся только губки. В отличие от фагоцителлообразных губки состоят из множества специализированных клеток, выполняющих разнообразные функции (покровную, скелетную, пищеварительную и др.). Однако у губок еще отсутствуют оформленные ткани, органы, нет нервных и чувствительных клеток. Низкий уровень организации губок проявляется в их высокой регенерационной способности, взаимопревращаемости клеток (явление соматического эмбриогенеза).

Согласно современной гипотезе А.В. Иванова, эти низшие надразделы многоклеточных (фагоцителлообразные и пластинчатые) произошли от гипотетического предка – фагоцителлы. Их ранние фазы развития: бродяжка у трихоплаксов и личинка-паренхимула и губок – модель фагоцителлы. При этом пластинчатые сохранили план строения фагоцителлы, а у губок двигательные клетки переместились внутрь тела и стали выполнять функцию водно-двигательной системы, обеспечивающей фильтрацию.

Высшие многоклеточные образуют надраздел Еуметазои. Их тело состоит уже из оформленных тканей, органов, выполняющих разные функции. Впервые на этом этапе развития животных появляются нервные

и чувствительные клетки. Среди них также можно выделить несколько групп организмов, находящихся на разных уровнях организации, отражающих эволюционную тенденцию их прогрессивного развития.

Низшую ступень среди них образуют двуслойные животные с радиальной симметрией (раздел Радиальные), к которым относятся типы кишечнополостных и гребневики, ведущих малоактивный или прикрепленный образ жизни. Их тело формируется из двух зародышевых листков: наружного – эктодерма и внутреннего – энтодерма. Согласно современным воззрениям, радиальное, как и низшие надразделы многоклеточных произошли от фагоцителлы. Об этом свидетельствует строение личинок кишечнополостных, похожих на паренхимулу губок. При эволюционном переходе от фагоцителлы к кишечнополостным кинетобласт дал начало эктодерме и у подвижных форм (личинки кишечнополостных и гребневики) сохранилось ее первоначальная двигательная функция. Кишечнополостные перешли в основном к прикрепленному образу жизни. Оба типа сохранили первичную радиальную симметрию.

Высшую ступень в развитии Еуметазой представляют билатеральные трехслойные животные (раздел Билатеральные), ведущие, как правило, активный образ жизни. У них различают передний и задний концы тела. Рот смещен на брюшную сторону тела, что привело к формированию билатеральной симметрии. Однако, целый ряд групп из билатеральносимметричных вторично вернулись к радиальной симметрии (иглокожие), сохранив частично билатеральность строения. Тело билатеральных образуется из трех зародышевых пластов: эктодермы, энтодермы и промежуточного слоя – мезодермы.

Ранее считали, что билатеральносимметричные животные произошли от радиальносимметричных. В настоящее время выяснилось, что паренхиматозность строения сохраняют низшие билатеральные (типы Плоские и Круглые черви), а двуслойность тканевого строения наблюдается только у радиальносимметричных. О самостоятельности этих двух путей эволюционного развития свидетельствуют также существенные различия их эволюционно продвинутых признаков. Так, у радиальносимметричных изначально образовалась кишечная полость и особые опорные структуры в мезоглее. У билатеральносимметричных кишечник возник позднее из внутреннего слоя паренхимы. Большое прогрессивное значение у них имело возникновение третьего зародышевого листка – мезодермы и формирований из него мускулатуры, гонад. Впервые у билатеральных появляется выделительная система органов (протонефридии). Кроме того, с развитием билатеральной симметрии, связанной с поступательными движениями билатеральносимметричных животных, обособляется головной отдел тела с нервными узлами и органами чувств.

Таким образом, надрадел Еуметазои развивался в двух направлениях (Радиальносимметричные и Билатеральносимметричные) от исходных фагоцителлообразных предков.

В эволюции Билатеральных различают два этапа: образование низших бесполостных и высших целомических животных.

Бесполостные объединяют группу типов, у которых отсутствует вторичная полость тела – целом. У плоских червей и некоторых круглых промежуток между органами заняты паренхимой, а у более продвинутых групп круглых червей и немуртин образуется первичная полость тела – схизоцель за счет разрушения паренхимы. Наиболее примитивными среди современных бесполостных принято считать бескишечных турбеларий, сохраняющих во многом черты фагоцителлообразных предков.

Высший подраздел билатеральных животных образуют целомические, у которых образуется вторичная полость тела – целом, выстланная целомическим эпителием мезодермального происхождения. Образование целома завершило в эволюции животных формирование внутренней среды организма. Их эволюция связана с формированием кровеносной системы, метамефидиев, развитой нервной системы и органов чувств.

Вероятно, что первичные целомические животные обладали следующими признаками: аметамерией, сочетанием развитой первичной полости тела и формирующегося целома, отсутствием кровеносной системы, наличием лестничной нервной системы, близкой к ортогону, но с выраженным окологлоточным кольцом. Роль органов выделения могли выполнять протонефридии или целомодукты. Покровы, по-видимому, включали поля ресничного эпителия, а мускулатура была представлена кольцевыми и продольными мышцами. Все перечисленные особенности указывают на родство и возможное происхождение целомических животных от турбелариеподобных предков.

Большинство целомических или вторичнополостных составляют сегментированные животные с метамерно расчлененным целомом. Различают малосегментные формы (тип Щупальцевые) и многосегментные или полимерные (типы Кольчатые черви, Членистоногие и Хордовые).

Типы членистоногих и моллюсков берут начало от кольчатых червей, первые от полимерных, вторые от олигомерных. Оба типа представлены целомическими животными. Как у тех, так и у других кровеносная система приобретает сердце, органы дыхания (жабры у раков, ктении у моллюсков, трахеи у насекомых) строго специализируются и служат исключительно для газообмена. В центральной нервной системе у многих представителей обоих типов наблюдается, с одной стороны, сильная концентрация ганглиев, а с другой – увеличение относительных размеров мозга. Сильно развиваются органы

чувств, особенно глаза, которые у головоногих, высших раков и насекомых не уступают в сложности строения органу зрения человека. Ученые затрудняются в оценке того, который из этих типов более высокоорганизован.

С одной стороны, моллюски имеют более совершенную кровеносную систему: это единственные из беспозвоночных, у которых наблюдается дифференцировка сердца на желудочек и предсердие.

С другой стороны, членистоногие снабжены более совершенными органами движения, богато расчлененными конечностями и крыльями, также у них имеются воздушные органы дыхания. Все это привело представителей типа членистоногих, в частности паукообразных и насекомых к широкой адаптации в сторону наземного образа жизни.

При рассмотрении филогении беспозвоночных животных можно провести вертикаль, рассекающую целомических животных на две большие группы: Первичноротые и Вторичноротые. Очевидно, эти филогенетические ветви имели общее начало среди первобытных целомических животных, а затем развивались самостоятельно и параллельно друг другу. По-видимому, промежуточное положение между первичноротыми и вторичноротыми занимают Щупальцевые и Щетинкочелюстные.

Вторичноротые образуют вторую крупную ветвь в эволюции целомических животных. К ним относятся типы: Иглокожие, Полухордовые и Хордовые. Тело вторичноротых в эмбриогенезе формируется из трех сегментов, рот у них закладывается вторично, мезодерма образуется энтероцельным путем, кожа состоит из эктодермального эпителия и мезодермального кутикула. Вершиной эволюции вторичноротых явился тип Хордовые. Среди хордовых вершины эволюции достигли позвоночные животные.

В ветви развития вторичноротых типы Погонофор и Полухордовых стоят на низшей ступени развития. Организация обоих типов сводится к четырехсегментному строению. На организацию погонофор сильный отпечаток наложило обитание в длинных защитных трубках, погруженных нижним концом в ил, тогда как развитие полухордовых пошло по линии приспособления к роющему и сидячему образу жизни. Спорным в настоящее время остается вопрос и о происхождении погонофор.

### ***Вопросы для обсуждения***

- 1. Каковы особенности строения вторичноротых животных?*
- 2. Каковы особенности скелета иглокожих?*
- 3. Каковы особенности строения кровеносной системы иглокожих?*
- 4. Какие особенности внешнего строения прослеживаются в пределах типа Иглокожие?*
- 5. Как осуществляется размножение и развитие иглокожих?*

## ЛАБОРАТОРНЫЙ ПРАКТИКУМ

### **ЦАРСТВО ЖИВОТНЫЕ (ZOA) ПОДЦАРСТВО ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ (Protozoa)**

Простейшие как одноклеточные животные. Основные органеллы простейших. Движение, питание и пищеварение, выделение, дыхание. Бесполое и половое размножение.

#### **ТИП САРКОМАСТИГОФОРЫ (SARCOMASTIGOPHORA)**

##### **ПОДТИП САРКОДОВЫЕ (Sarcodina)**

Амеба обыкновенная (псевдоподии и движение, сократительная вакуоль, ядро, включения). Раковинные корненожки: арцелла и диффлюгия. Фораминиферы. Строение раковин.

##### **ПОДТИП ЖГУТИКОВЫЕ (Mastigophora, или Flagellata)**

КЛАСС (Phytomastigophorea) Эвглена зеленая: жгутик, глазок, хроматофор, ядро. Движение. Вольвокс.

КЛАСС (Zoomastigophorea) Трипаномы на препаратах.

ПОДТИП ОПАЛИНЫ (Opalinata) Опалины (живые из клоаки лягушки).

##### **ТИП АПИКОМПЛЕКСЫ (Apicomplexa)**

##### **КЛАСС СПОРОВИКИ (Sporozoa)**

Грегарины (из мучного червя или черного таракана). Особенности цитоплазмы. Оболочка. Ядро. Включения. Цисты и споры гregarин из семенных пузырей дождевого червя. Кокцидии в клетках кишечника кролика (разные стадии). Малярийный плазмодий (демонстрация готовых препаратов).

#### **ТИП ИНФУЗОРИИ (CILIOPHORA)**

##### **КЛАСС РЕСНИЧНЫЕ ИНФУЗОРИИ (Ciliata)**

##### **КЛАСС СОСУЩИЕ ИНФУЗОРИИ (Suctoria)**

Инфузория туфелька (строение на живом материале, движение, трихосты, ядерный аппарат). Опыты с эвгленами и инфузориями по таксисам. Разнообразие инфузорий (трубач, сувойка, стилонихия и др.).

### **ПОДЦАРСТВО МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ ЖИВОТНЫЕ (Metazoa)**

#### **НАДРАЗДЕЛ НИЗШИЕ МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ (Parazoa)**

##### **ТИП ГУБКИ (SPONGIA, PORIFERA)**

Примитивность строения, ирригационная система, особенности питания и пищеварения, скелет. Представители. Элементы скелета губок: известковые и кремневые спикулы. Спонгиновые волокна. Разрезы (окрашенные микропрепараты) губок сиконоидного и лейконоидного типа; строение жгутиковых камер. Гемулы пресноводных губок. Демонстрация макропрепаратов различных губок (бодяга, туалетная губка).

#### **НАДРАЗДЕЛ НАСТОЯЩИЕ МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ (Eumetazoa)**

##### **РАЗДЕЛ ЛУЧИСТЫЕ (Radiata)**

##### **ТИП КИШЕЧНОПОЛОСТНЫЕ,**

##### **или СТРЕКАЮЩИЕ (COELENTERATA, или CNIDARIA)**

Двуслойность, радиальный тип строения, две формы существования, особенности питания и пищеварения. Примитивность нервной системы.

##### **КЛАСС ГИДРОИДНЫЕ (Hydrozoa)**

Гидра. Морфология, питание, движение (живой объект). Микроскопия изолированных клеток мацерированной гидры. Микроскопия готовых препаратов поперечного и продольного срезов тела гидры. Регенерация.

**ПОДКЛАСС ГИДРОИДЫ (Hydroidea)**

Гидроидный полип обелия (тотальный препарат).

**КЛАСС СЦИФОИДНЫЕ (Scyphozoa)**

Усложнения строения по сравнению с гидромедузами. Сцифомедуза аурелия (тотальный препарат).

**КЛАСС КОРАЛЛОВЫЕ ПОЛИПЫ (Anthozoa)**

Восьми- и шестилучевые коралловые полипы; особенности строения, образование скелета. Актиния и мадрепоровые коралловые полипы (тотальные препараты).

**ТИП ГРЕБНЕВИКИ, или НЕСТРЕКАЮЩИЕ (STENOPHORA, или ACNIDARIA)**

**КЛАСС ГРЕБНЕВИКИ (Ctenophora)**

Особенности строения и симметрии, гребные пластинки. Гастроваскулярная и нервная системы. Изучение гребневиков на тотальных препаратах.

**РАЗДЕЛ ДВУСТОРОННЕСИММЕТРИЧНЫЕ ЖИВОТНЫЕ (Bilateria)**

**ПОДРАЗДЕЛ БЕСПОЛОСТНЫЕ (Acoelomata)**

**ТИП ПЛОСКИЕ ЧЕРВИ (PLATHELMINTHES)**

Трехслойность, двухсторонняя симметрия, паренхима. Особенности строения кожно-мускульного мешка, пищеварительной, выделительной, нервной и половой систем.

**КЛАСС РЕСНИЧНЫЕ ЧЕРВИ (Turbellaria)**

Молочно-белая планария (тотальный препарат).

**КЛАСС ТРЕМАТОДЫ, или ДИГЕНЕТИЧЕСКИЕ СОСАЛЬЩИКИ (Trematoda, или Digenea)**

Печеночный сосальщик. Пищеварительная и выделительная системы (инъектированные тотальные препараты), половая система (окрашенный тотальный препарат). Ланцетовидный сосальщик (тотальный окрашенный препарат). Развитие сосальщиков: яйца и мирации печеночного сосальщика (живой материал); спороцисты, редии и церкарии из моллюсков (окрашенные препараты или живой материал).

**КЛАСС МОНОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СОСАЛЬЩИКИ (Monogenea)** Лягушачий многоуст (тотальный препарат).

**КЛАСС ЛЕНТОЧНЫЕ ЧЕРВИ (Cestoda)**

Сколексы свиного, бычьего солитеров, лентеца широкого. Гермафродитные и зрелые проглоттиды; пистецерк (финна) свиного, бычьего солитеров (окрашенные препараты), эхинококк, карликовый цепень (тотальные препараты).

**ТИП ПЕРВИЧНОПОЛОСТНЫЕ, или КРУГЛЫЕ ЧЕРВИ (NEMATHELMINTHES)**

**КЛАСС НЕМАТОДЫ, или СОБСТВЕННО КРУГЛЫЕ ЧЕРВИ (Nematoda)**

Схизоцель. Сквозной кишечник. Половой диморфизм. Кутикула. Особенности кожно-мускульного мешка. Органы выделения. Аскарида (свиная)

или лошадиная). Изучение анатомии на вскрытии, поперечный разрез (готовый окрашенный препарат), Яйца и строение их оболочек. Представители класса нематод (фиксированный материал, готовые окрашенные препараты): власоглав, острица, трихинелла. Демонстрация живых почвенных нематод.

#### **КЛАСС КОЛОВРАТКИ (Rotatoria)**

Размеры, форма и расчленение тела коловраток. Двигательный аппарат и движение. Демонстрация живых пресноводных коловраток.

### **ПОДРАЗДЕЛ ЦЕЛОМИЧЕСКИЕ (COELOMATA)**

#### **НАДТИП ТРОХОФОРНЫЕ (TROCHOZOA)**

#### **ТИП КОЛЬЧАТЫЕ ЧЕРВИ (ANNELIDA)**

Метамерность. Целом. Кровеносная система.

**КЛАСС МНОГОЩЕТИНКОВЫЕ КОЛЬЧЕЦЫ (Polychaeta)** Параподии – первые примитивные конечности. Бродячие и сидячие формы. Нереида. Форма и расчленение тела, строение головы, пилидия и туловищного сегмента. Пескожил. Форма тела и разделение его на отделы.

**КЛАСС МАЛОЩЕТИНКОВЫЕ КОЛЬЧЕЦЫ (Oligochaeta)** Особенности организации, связанные с роющим образом жизни. Дождевой червь (живой материал). Наблюдения за движением червя, число сегментов и расположение на них щетинок, спинные поры, поясок. Вскрытие свежесексированных червей. Поперечный разрез (окрашенный препарат). Опыты по регенерации дождевого червя.

#### **КЛАСС ПИЯВКИ (Hirudinea)**

Особенности строения, связанные с временным эктопаразитизмом. Медицинская, большая и малая ложноконские пиявки (тотальные препараты). Расчленение тела, анатомия, поперечный разрез.

#### **ТИП МОЛЛЮСКИ, или МЯГКОТЕЛЫЕ (Mollusca)**

Раковина, мантия, отделы тела. Особенности строения органов пищеварения, выделения, нервной и половой систем.

#### **ПОДТИП БОКОНЕРВНЫЕ (Amphineura)**

**КЛАСС ПАНЦИРНЫЕ, или ХИТОНЫ (Loricata, или Polyplacophora)** Хитоны (тотальные препараты). Форма тела, строение головы, ноги и туловища; мантия и раковина.

#### **ПОДТИП РАКОВИННЫЕ (CONCHIFERA)**

#### **КЛАСС БРЮХОНОГИЕ (Gastropoda)**

Виноградная улитка (или другие крупные виды). Наблюдения за движением и питанием живых улиток. Вскрытие и изучение готовых анатомических препаратов. Наблюдения за движением и дыханием пресноводных улиток (прудовики, катушки, лужанки).

#### **КЛАСС ПЛАСТИНЧАТОЖАБЕРНЫЕ, или ДВУСТВОРЧАТЫЕ (Lamellibranchia, или Bivalvia)**

Отделы тела. Особенности питания и пищеварения. Органы дыхания. Беззубки и перловицы. Строение раковины. Мышцы и органы мантийной полости. Вскрытие живых моллюсков и изучение поперечных разрезов тела. Личинка (глохидий) из жабер моллюсков.

#### **КЛАСС ГОЛОВОНОГИЕ (Cephalopoda)**

Особенности строения как подвижных морских хищников. Демонст-

рация влажных препаратов осьминогов, кальмара, каракатицы. Определение двустворчатых и брюхоногих моллюсков.

### **ТИП ЧЛЕНИСТОНОГИЕ (ARTHROPODA)**

Особенности строения: отделы тела, членистые конечности, покровы, мускулатура, пищеварительная, кровеносная, нервная, половая системы. Рост. Линьки.

#### **ПОДТИП ЖАБРОДЫШАЩИЕ (Branchiata)**

##### **КЛАСС РАКООБРАЗНЫЕ (Crustacea)**

Морфология речного рака, конечности как пример функционального изменения исходной двуветвистой конечности (пример для класса). Изготовление сухого препарата конечностей на кортоне. Анатомия речного рака.

##### **НИЗШИЕ РАКООБРАЗНЫЕ.**

ПОДКЛАСС ЖАБРОНОГИЕ (Branchiopoda) Отряд Жаброногие (Anostraca). Жаброног, артемия. Отряд Листоногие (Phyllopoda). Щитень, дафнии.

ПОДКЛАСС МАКСИЛЛОПОДЫ (Maxillopoda) Отряд Веслоногие (Copepoda). Циклопы. Отряд Усоногие (Cirripedia). Морские жолуди. Отряд Карпоеды (Branchiura).

ПОДКЛАСС ВЫСШИЕ РАКООБРАЗНЫЕ (Malacostraca) Отряд Боклоплавы (Amphipoda). Боклоплавы. Отряд Равноногие (Isopoda). Мокрицы, водяные ослики. Отряд Десятиногие (Decapoda). Широкопалый речной рак, узкопалый речной рак, креветки, крабы, рак отшельник.

#### **ПОДТИП ХЕЛИЦЕРОВЫЕ (Chelicerata)**

##### **КЛАСС ПАУКООБРАЗНЫЕ (Arachnida)**

Особенности организации в связи с наземным образом жизни. Органы дыхания. Органы выделения. Внекишечное пищеварение. Ядовитые железы. Размножение и развитие. Метаморфоз у клещей. Отряд Скорпионы (Scorpiones). Внешнее строение. Расчленение тела, строение конечностей.

Отряд Пауки (Aranei). Расчленение тела. Строение ротовых конечностей (хелицеры и педипальпы) и ходильных ног. Паутинные бородавки (микропрепараты). Демонстрация влажных препаратов сольпуг, тарантулов, пауков-крестовиков, каракурта. Отряд Акариформные клещи (Acariformes). Отряд Паразитиформные клещи (Parasitiformes). Иксодовый клещ. Внешнее строение самца и самки. Щиток, конечности. Коллюще-сосущий ротовой аппарат – хоботок (микропрепараты). Пчелиный клещ (тотальные препараты). Орибатида – обитатели почвы.

#### **ПОДТИП ТРАХЕЙНОДЫШАЩИЕ (Tracheata)**

##### **НАДКЛАСС МНОГОНОЖКИ (Myriapoda)**

КЛАСС ГУБОНОГИЕ МНОГОНОЖКИ (Chilopoda) Костянка, сколопендра. Расчленение тела, строение ног и ротового аппарата.

КЛАСС ДВУПАРНОНОГИЕ (Diplopoda) Кивсяк. Расчленение тела. Строение ног.

##### **НАДКЛАСС НАСЕКОМЫЕ (Hexapoda)**

Наиболее совершенно приспособившиеся к наземному образу жизни членистоногие.

##### **КЛАСС ОТКРЫТОЧЕЛЮСТНЫЕ, или НАСТОЯЩИЕ НАСЕКОМЫЕ (Insecta-Ectognatha)**

Расчленение тела насекомого, примитивный грызущий ротовой аппарат, строение ноги (на примере крупного насекомого: жук-плавунец, майский жук, кузнечик и др.). Изготовление сухого препарата расчлененного насекомого. Анатомия насекомого (живой материал). Специализированные типы ротовых аппаратов насекомых: грызуще-сосущий, колюще-сосущий, лижущий и др. Изучение типов ротовых аппаратов на микропрепаратах. Расчленение ротовых аппаратов насекомых. Типы конечностей насекомых. Изготовление коллекции под стеклом. Строение и жилкование крыльев насекомых (майский жук, стрекоза, шмель, бабочка, крупный клоп). Изготовление коллекции под стеклом по жилкованию крыльев бабочки и стрекозы. Особенности постэмбрионального развития насекомых. Развитие с неполным и полным превращением; стадии развития. Обзор отрядов насекомых. Определение важнейших отрядов насекомых.

### **НАДТИП ВТОРИЧНОРОТЫЕ (Deuterostomia) ТИП ИГЛОКОЖИЕ (ECHINODERMATA)**

#### **ПОДТИП ПОДВИЖНЫЕ (Eleutherozoa)**

КЛАСС МОРСКИЕ ЗВЕЗДЫ (Asteroidea)

КЛАСС ОФИУРЫ, или ЗМЕЕХВОСТКИ (Ophiuroidea) Внешняя морфология звезд и ее вскрытие; поперечный разрез через луч.

КЛАСС МОРСКИЕ ЕЖИ (Echinoidea)

Вскрытие морского ежа или демонстрация соответствующего готового препарата.

КЛАСС МОРСКИЕ КУБЫШКИ, или МОРСКИЕ ОГУРЦЫ (Holothuroidea) Демонстрация влажных препаратов.

#### **ПОДТИП ПРИКРЕПЛЕННЫЕ (Pelmatozoa)**

КЛАСС МОРСКИЕ ЛИЛИИ (Crinoidea)

## ЛИТЕРАТУРА

### Основная

1. Догель В.А. Зоология беспозвоночных. – М.: Высшая школа, 1981.
2. Натали В.Ф. Зоология беспозвоночных. – М.: Просвещение, 1975.
3. Иванов А.В. Происхождение многоклеточных животных. – Л.: Наука, 1968.
4. Лопатин И.К. Общая зоология: учеб. пособие для студентов биологических факультетов университетов. – Мн.: Высшая школа, 1983.
5. Хадорн Э., Венер Р. Общая зоология. – М.: Мир, 1989.
6. Зеликман А.Л. Практикум по зоологии беспозвоночных. – М.: Высшая школа, 1965.
7. Фролова Е.Н., Щербина Г.В. Практикум по зоологии. – М.: Просвещение, 1985.
8. Иванова А.В., Полянский Ю.И., Стрелков А.А. Большой практикум по зоологии беспозвоночных. – М.: Высшая школа, 1981.
9. Плавильшиков Н.Н. Определитель насекомых. – М.: Просвещение, 1957.
10. Мамаев Б.М. и др. Определитель насекомых Европейской части СССР. – М.: Просвещение, 1985.
11. Хейсин Е.М. Краткий определитель пресноводной фауны, 1951.
12. Шарова И.Х. Зоология беспозвоночных. – М.: Владос, 1999.

### Дополнительная

1. Скрябин К.И., Шульце Р.С. Гельминтозы человека. – М.–Л., 1929. – Ч. 1.
2. Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. – М., 1964. – Т. 1.
3. Бондаренко Н.В., Поспелов С.М., Персов М.П. Общая и сельскохозяйственная энтомология. – 2-е изд. – Л.: Агропромиздат, 1991.
4. Догель В.А., Полянский Ю.И., Хейсин Е.М. Общая протозоология. – М.: Изд-во АН СССР, 1962.
5. Захваткин Ю.М. Курс общей энтомологии. – М., Агропромиздат, 1986.
6. Павловский Е.Н. Общие проблемы паразитологии и зоологии. – М.: Изд-во АН СССР, 1961.
7. Павловский Е.Н. Природная очаговость трансмиссивных болезней. – М.–Л.: Наука, 1964.
8. Росс Г., Росс Ч., Росс Д. Энтомология. – М.: Мир, 1985.
9. Яхонтов А.А. Зоология для учителя. – М.: Просвещение, 1982.
10. Жизнь животных / под ред. Л.А. Зенкевича. – М., 1968, 1969. – Т. 1–3.
11. Жизнь животных / под ред. М.С. Гилярова, Ф.Н. Правдина. – 2-е изд. – М.: Просвещение, 1984. – Т. 3.
12. Жизнь животных / под ред. Ю.И. Полянского. – 2-е изд. – М.: Просвещение, 1987. – Т. 1.
13. Жизнь животных / под ред. Р.К. Пастернак. – 2-е изд. – М.: Просвещение, 1988. – Т. 2.

Репозиторий ВГУ

Репозиторий ВГУ